

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



СЕРИЯ «НАУЧНО-БИОГРАФИЧЕСКАЯ ЛИТЕРАТУРА»
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Основана в 1959 году

РЕДКОЛЛЕГИЯ СЕРИИ
И ИСТОРИКО-МЕТОДОЛОГИЧЕСКАЯ КОМИССИЯ
ИНСТИТУТА ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ
им. С.И. ВАВИЛОВА РАН ПО РАЗРАБОТКЕ
НАУЧНЫХ БИОГРАФИЙ ДЕЯТЕЛЕЙ
ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ:

академик *Н.П. Лаверов* (председатель),
академик *Б.Ф. Мясоедов* (зам. председателя),
докт. экон. наук *В.М. Орёл* (зам. председателя),
докт. ист. наук *З.К. Соколовская* (ученый секретарь),
докт. техн. наук *В.П. Борисов*, докт. физ.-мат. наук *В.П. Визгин*,
канд. техн. наук *В.Л. Гвоздецкий*, докт. физ.-мат. наук *С.С. Демидов*,
член-корреспондент РАН *А.А. Дынкин*, академик *Ю.А. Золотов*,
докт. физ.-мат. наук *Г.М. Идлис*, академик *Ю.А. Израэль*,
докт. ист. наук *С.С. Илизаров*, докт. филос. наук *Э.И. Колчинский*,
академик *С.К. Коровин*, канд. воен.-мор. наук *В.Н. Краснов*,
докт. ист. наук *Б.В. Лёвшин*, член-корреспондент РАН *М.Я. Маров*,
докт. биол. наук *Э.Н. Мирзоян*, докт. техн. наук *А.В. Постников*,
академик *Ю.В. Прохоров*, докт. геол.-минерал. наук *И.А. Резанов*,
член-корреспондент РАН *Л.П. Рысин*,
докт. геол.-минерал. наук *Ю.Я. Соловьёв*,
академик *И.А. Шевелёв*

В.Н. Жолкевич
К.П. Генкель

Павел Александрович
ГЕНКЕЛЬ
1903 – 1985

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Вл.В. КУЗНЕЦОВ



МОСКВА
НАУКА
2006

УДК 576 (092)
ББК 28.080.1
Ж79

Рецензенты:

доктор биологических наук *Т.И. Трунова*,
доктор биологических наук *Л.В. Чеснова*

Жолкевич В.Н.

Павел Александрович Генкель, 1903–1985 / В.Н. Жолкевич, К.П. Генкель ; отв. ред. Вл.В. Кузнецов. – М. : Наука, 2006. – 130 с. – (Научно-биографическая литература). – ISBN 5-02-034060-X (в пер.).

Книга посвящена жизни и деятельности выдающегося физиолога растений, члена-корреспондента Академии педагогических наук СССР, профессора Павла Александровича Генкеля. Научные интересы П.А. Генкеля были исключительно широки и разносторонни. Большинство его работ посвящено проблемам экологической физиологии и физиологии растительной клетки, а также истории биологии. Им выполнены фундаментальные исследования физиологических изменений у растений различных экологических групп в стрессовых условиях и путей адаптации к этим условиям.

Для биологов, историков науки и широкого круга читателей.

Темплан 2006-I-110

ISBN 5-02-034060-X

- © Жолкевич В.Н., Генкель К.П., 2006
- © Российская академия наук и издательство «Наука», серия «Научно-биографическая литература» (разработка, оформление), 1959 (год основания), 2006
- © Редакционно-издательское оформление. Издательство «Наука», 2006

Предисловие

Предлагаемая вниманию читателя книга посвящена одному из наиболее выдающихся физиологов растений XX столетия Павлу Александровичу Генкелю (1903–1985).

Член-корреспондент Академии педагогических наук СССР, заслуженный деятель науки РСФСР, доктор биологических наук, профессор П.А. Генкель внес значительный вклад в развитие физиологии растений и создал крупную научную школу. Он обладал поистине феноменальной эрудицией, а круг его интересов казался неограниченным, охватывая не только общепфизиологические, но и многие общепбиологические проблемы.

После смерти основоположника отечественной экологической физиологии Н.А. Максимова П.А. Генкель в течение 30 лет возглавлял эколого-физиологическое направление исследований в нашей стране. Он неизменно интересовался также физиологией растительной клетки, вопросами покоя, криптобиоза (анабиоза), симбиоза; много внимания уделял истории биологии и популяризации научных знаний.

П.А. Генкель провел фундаментальные исследования физиологических изменений у растений различных экологических групп в стрессовых условиях (при водном дефиците, перегреве, засолении, низких положительных и отрицательных температурах) и особенно путей адаптации к этим условиям; разработал методы предпосевного закаливания к засухе, засолению, низким положительным температурам, а также методы диагностики устойчивости к названным стресс-факторам. П.А. Генкель ввел понятия о сопряженной и конвергентной устойчивости. Он открыл явление, названное им обособлением протоплазмы в период глубокого покоя и выяснил связь этого явления с морозостойкостью растений. П.А. Генкель разработал новую эколого-физиологи-

ческую классификацию растений различных местообитаний (в том числе ксерофитов и галофитов). Он выяснил природу лишайников, показав, что последние возникли в результате симбиоза не только гриба и водоросли (как это считалось ранее), но также еще и азотфиксирующей бактерии, т.е. лишайники представляют собой тройственный «союз» гриба, водоросли и бактерии. П.А. Генкель ввел понятие о гомеостатической воде, под которой подразумевается то минимальное (пороговое) содержание воды, ниже которого растение уже не в состоянии поддерживать основные физиологические функции, повреждается и погибает. Все сделанное им и его школой полностью подтверждается, вошло в золотой фонд фитофизиологии и получило международное признание. Идеи П.А. Генкеля еще долго будут освещать путь новым и новым поколениям исследователей.

Подавляющая часть многогранной научно-исследовательской и научно-организационной деятельности П.А. Генкеля неразрывно связана с Академией наук СССР, прежде всего, с Институтом физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР, в котором он проработал 44 года – с 1939 по 1983 г. Все эти годы он заведовал лабораторией, в 1950–1955 гг. одновременно являлся заместителем директора Института, а в 1955–1960 гг. – заместителем академика-секретаря Отделения биологических наук АН СССР. При его активном участии в Институте физиологии растений создан фитотрон, начали издавать журнал «Физиология растений», заместителем главного редактора которого он был в течение 19 лет. Среди целой плеяды талантливых ученых, работавших в Институте физиологии растений во второй половине XX в., П.А. Генкель был, пожалуй, самым выдающимся.

П.А. Генкель особенно любил педагогическую работу, работу с молодежью. Многие годы он преподавал в вузах Перми (Пермский университет, Уральский сельскохозяйственный институт) и Москвы (Московский университет, Московский областной педагогический институт), где воспитал немало первоклассных специалистов. Итогом его педагогической деятельности явились несколько учебников и учебных пособий, а признанием заслуг в данной области – избрание членом-корреспондентом Академии педагогических наук РСФСР, а затем Академии педагогических наук СССР. П.А. Генкель подготовил около 50 кандидатов наук. При его консультации защищено 15 докторских диссертаций.

Книга состоит из трех разделов. В первом разделе описаны жизненный путь, научно-исследовательская, научно-организационная, педагогическая и общественная деятельность П.А. Генке-

ля, во втором – проанализировано его научное наследие, в заключении подведены общие итоги. Далее приводятся основные даты жизни и деятельности П.А. Генкеля, список его трудов, список работ, вышедших под его редакцией, публикации о П.А. Генкеле, список процитированной литературы. В приложении публикуются воспоминания современников о П.А. Генкеле. В книге впервые представлены фотографии из семейного архива.

Авторы выражают глубокую благодарность вдове П.А. Генкеля Ирине Григорьевне Сухановой за предоставление материалов, необходимых при оформлении рукописи, а также за ряд ценных советов.

**Жизненный путь.
Научно-исследовательская,
научно-организационная, педагогическая
и общественная деятельность**

Г л а в а I

**Потомственный биолог.
Роль отца в формировании П.А. Генкеля
как ученого и как человека**

Павел Александрович Генкель родился 26(13) января 1903 г. в Санкт-Петербурге в семье известного ботаника профессора Александра Германовича Генкеля. Таким образом, он был потомственным биологом. Его первым учителем стал отец, благодаря которому Павел Александрович еще в детские и юношеские годы получил разносторонние и глубокие знания по биологии, стал влюбленным в природу натуралистом, а в дальнейшем сформировался как ученый с исключительно широким кругозором и эрудицией. Впрочем, в этом отношении ему значительно помог классик физиологии растений, профессор Дмитрий Анатольевич Сабинин, с которым Павел Александрович общался на протяжении многих лет.

Отец Павла Александровича, Александр Германович Генкель (1872–1927), был подлинным ученым-энтузиастом, неутомимым тружеником, крупным организатором и популяризатором науки, просветителем, общественным деятелем и, что, пожалуй, особенно важно, гуманистом, альтруистом, человеком щедрой души [Николаев, 1959; Пермский университет в воспоминаниях современников, 1996; Москальцова, Яшин, 2001; а также 8, 293, 323]. Все эти качества в полной мере передались и Павлу Александровичу.

Александр Германович происходил из старинного аристократического немецкого рода Henckel von Donnersmark. Его отец, Герман Августович, – прусский подданный, офицер, из-за мате-

риальных трудностей в 1850-х годах покинул Берлин и переехал со всей семьей в Россию. Однако в Петербурге он смог устроиться лишь простым железнодорожным служащим. В 1884 г. Герман Августович умер. Поскольку пенсии семья не получала, его вдове, Августе Карловне, и троем детям пришлось самим добывать средства для существования. Августа Карловна и дочь Анна стали давать уроки музыки, старший сын, студент Герман, – уроки немецкого языка в богатых семьях. Младший же сын, 12-летний Александр, некоторое время жил в семье сенатора П.Н. Шульца, отца своего гимназического товарища, Коли; в его обязанность входило разговаривать с Колей только по-немецки.

Случилось так, что Августа Карловна и ее дочь начали обучать музыке дочерей генерал-лейтенанта А.И. Макшеева и таким образом семья Генкелей познакомилась с семьей А.И. Макшеева. Алексей Иванович Макшеев (1822–1892) – дворянин по происхождению, помещик, профессиональный военный, профессор Николаевской академии генерального штаба, вместе с тем географ и увлеченный исследователь Средней Азии. В молодости был участником существовавшего в 1845–1849 гг. в Петербурге кружка либерально настроенной интеллигенции, известного как кружок петрашевцев (поскольку его возглавлял видный деятель освободительного движения М.В. Петрашевский). А.И. Макшеев много путешествовал по Средней Азии, изучая тогдашний Туркестанский край, куда он попал по долгу военной службы. Он участвовал во многих походах и экспедициях, которые дали ему возможность близко познакомиться с краем. Сделанные наблюдения послужили основой для ряда научных трудов. А.И. Макшеев – автор 26 публикаций, из которых 16 посвящены Средней Азии [Макшеев, 1896]. Его итоговый труд назывался «Военно-статистическое обозрение Российской империи» (в Академии Генерального штаба он преподавал статистику).

Александр Генкель с 6-го класса гимназии стал бывать в семье А.И. Макшеева, а в 1901 г. женился на его дочери Анне. Брак оказался удачным. Из шестерых детей Павел был старшим. Анна Алексеевна Макшеева (1872–1952) была хорошо образованным человеком. В гимназические годы она в совершенстве овладела французским и немецким языками, а окончив Фребелевские курсы, стала фельдшером-окулистом. Посвятив свою жизнь семье и детям, она способствовала их интеллектуальному развитию. Все шестеро детей говорили и читали по-французски и по-немецки.

Александр Германович в 1891 г. успешно закончил гимназию. В том же году поступил на естественное отделение физико-

математического факультета Петербургского университета, которое окончил в 1896 г., получив диплом I степени. Был оставлен при кафедре ботаники университета для подготовки к профессорскому званию. Научную работу начал еще будучи студентом второго курса под руководством выдающихся ученых Х.Я. Гоби и Г.А. Надсона. В 1901 г. был утвержден приват-доцентом и стал работать на кафедре ботаники у своего учителя Х.Я. Гоби. В 1902 г. защитил диссертацию на соискание ученой степени магистра ботаники, а в 1911 г. – диссертацию на степень доктора ботаники.

Александр Германович очень увлекался не только научно-исследовательской, но и особенно научно-популяризаторской деятельностью.

Следует заметить, что на том историческом этапе передовая, либерально настроенная часть русской интеллигенции чрезвычайно беспокоилась об интересах обездоленных народных масс и была готова всем пожертвовать ради устранения тирании, торжества равноправия и справедливости. Вместе с тем, по мнению этой части интеллигенции, равноправие и справедливость были бы невозможны без беспощадной борьбы с отсталостью и невежеством. Поскольку Александр Германович принадлежал именно к подобным интеллигентам и больше думал о людях, чем о себе, его буквально обуревало стремление нести знания в массы. Поэтому, помимо занятий в университете, он преподавал в целом ряде общеобразовательных учебных заведений Петербурга – Петрограда, а позже и Перми (различные курсы, училища, гимназии, вечерние воскресные школы для рабочих). Летом он обычно выезжал на курсы для народных учителей (например, в Курск, Полтаву, Саратов). Он принимал непосредственное участие в создании учебных заведений нового типа, «открывавших народу дорогу к знаниям», в частности заведений с совместным обучением (в то время обучение в средних учебных заведениях было раздельным). Александр Германович впервые осуществил совместное обучение в 1905 г. во вновь открытом в Петербурге коммерческом училище Н.М. Глаголевой, директором которого он сам и стал. Лекции Александра Германовича и все проводившиеся им занятия неизменно проходили с большим успехом, живо и увлекательно. Александр Германович решительно выступал против схоластической системы обучения. Он уделял исключительное внимание наглядности и доходчивости преподавания – организовывал лабораторные работы, создавал различные наглядные пособия, ратовал за использование микроскопа в школе, за проведение загородных экскурсий. Он выпустил ряд учебных пособий, например «Школьный ботанический

атлас», атлас по анатомии и физиологии растений, практическое руководство для учителей «Тридцать простейших опытов по физиологии растений» (которое Международная ассоциация ботаников отметила дипломом), «Микроскоп и простейшие способы пользования им» и многие др.

В годы первой мировой войны Александр Германович, полагая, что он непременно обязан чем-то помочь воюющему народу, во время летних отпусков 1915 и 1917 гг. выезжал на фронт от санитарной организации. Во время одной из поездок был контужен разорвавшимся снарядом, и с тех пор у него резко ухудшилось зрение. В 1917 г. командовал полевым санитарным транспортом под Двинском. Солдаты этого транспорта настолько полюбили своего командира, что солдатский комитет даже принял постановление о представлении А.Г. Генкеля к награждению орденом Георгия.

В 1916 г. Александр Германович со всей семьей переехал из Петрограда в Пермь, где усилиями молодых ученых, в основном выходцев из Петроградского университета, создавался новый университет. Первоначально этот университет назывался Пермским отделением Петроградского университета. Александр Германович организовал и возглавил в нем кафедру ботаники (позднее переименованную в кафедру морфологии и систематики растений), а также – на пустыре – создал Ботанический сад. В Пермском университете работало немало других выдающихся ученых. Среди них – А.А. Рихтер, В.Н. Беклемишев, А.А. Заварзин, А.А. Любищев, Д.А. Сабинин. Позднее Павел Александрович Генкель вспоминал: «Пермский университет отличался прекрасным подбором научных кадров. ...В университете сложились и всегда поддерживались демократические отношения между профессорами, преподавателями и студентами. Пермский университет представлял единый, хорошо спаянный и дружный коллектив. В дальнейшем, работая во многих вузах нашей страны, я нигде не встречал подобной взаимосвязи между студентами и профессорско-преподавательским составом» [318. С. 12–14].

В Перми А.Г. Генкель развил поистине кипучую научно-организационную и общественную деятельность, которая (как и в Петербурге-Петрограде) не ограничивалась одним университетом, а распространялась на другие вузы, на фабрики, заводы, школы. В одном из рабочих районов Перми, Мотовилихе, организовал рабочий университет. Читал бесчисленное количество лекций на заводах, в казармах, школах, народных домах; для чтения лекций постоянно выезжал в различные пункты Пермской области и благодаря этому неплохо знал свой край.

В 1922 г. началось изменение административно-территориального деления страны – упразднились губернии, уезды, волости и создавались области, округа, районы. Первым взялся за осуществление этой реформы Урал. В уральских губерниях, Пермской, Екатеринбургской, Челябинской и Тюменской, были сформированы соответствующие комиссии по районированию. Председателем Пермской губернской комиссии по районированию стал А.Г. Генкель. Таким образом, именно он провел разделение Пермской области на округа и районы. Эта работа потребовала, естественно, немало времени и сил, но А.Г. Генкель занимался ею с увлечением.

Александр Германович был очень демократичен в общении с окружающими. К нему запросто приходили рабочие и студенты; со всеми техническими служащими он всегда здоровался за руку. Поэтому довольно скоро он стал чуть ли ни самым популярным человеком в Перми.

Хотя А.Г. Генкель считался ученым-криптогамистом, т.е. специалистом по низшим организмам (прежде всего, по водорослям и грибам), для его работ – как научных, так и особенно научно-популярных – характерен широкий общебиологический подход даже в тех случаях, когда исследования касались, казалось бы, сугубо частных вопросов альгологии или микологии. По существу он был разносторонним биологом-эволюционистом, да и не только биологом. В круг его интересов входили даже освоение Северного морского пути (он трижды – в 1924, 1925 и 1926 гг. участвовал в экспедициях, работавших в Карском море) и строительство Волго-Донского канала.

Хорошее знание языков (немецкого, французского, английского, итальянского, шведского, норвежского, датского, греческого, латыни) позволило Александру Германовичу стать превосходным переводчиком. Им сделано более 20 переводов книг не только по биологии, но и по философии. Среди переводов по биологии труды видного немецкого дарвиниста Э. Геккеля «Мировые загадки», «Естественная история миротворения», «Борьба за эволюционную идею», капитальный двухтомник австрийского ботаника А. Кернера фон Марилауна «Жизнь растений», книги «Морфология, анатомия и физиология растений» В. Мигулы, «Жизнь и строение цветка» О. Меце и П. Кнута, «Как возникли вселенная и человечество» В.Петерсен-Кинберга, «Сущность жизни» И. Рейнке, «Распределение растений в зависимости от внешних условий» Е. Варминга и др. Эти переводы существенно помогли русскому читателю непосредственно познакомиться со многими фундаментальными трудами иностранных биологов.

Среди переводов по философии нужно, прежде всего, назвать перевод знаменитой книги одного из предшественников научного социализма, выдающегося английского мыслителя первой трети XVI в. Томаса Мора «Утопия», выдержавшей четыре издания (в 1903, 1905, 1918 и 1923 гг.). «Утопия» (или «Золотая книга о наилучшем устройстве государства») сыграла большую роль в развитии социалистических идей. Т. Мор подверг беспощадной критике капиталистические порядки, при которых господствует частная собственность, а народные массы живут в нищете. По мнению Т. Мора, где только есть частная собственность, где все меряют на деньги, там вряд ли когда-либо возможно правильное и успешное течение государственных дел. Он описал идеальный, с его точки зрения, общественный строй, который осуществлен на придуманном автором острове Утопия. Там господствует общественная собственность, уничтожена противоположность между городом и деревней, созданы все условия для разностороннего физического и умственного развития личности. Все трудятся, а продукты находятся в изобилии; распределяются продукты по потребности. Образование доступно всем. Управление государством основано на демократических принципах. Таким образом, Т. Мор фактически обрисовал основные черты будущего коммунистического общества. Осуществив перевод этой замечательной книги, А.Г. Генкель внес немалый вклад в развитие освободительного движения в России.

Среди переводов А.Г. Генкеля по философии следует далее назвать книгу другого мужественного борца за социалистические идеи, Т. Кампанеллы, «Государство солнца» (три издания), книг Д. Штрауса «Вольтер», А. Лихтенберга «Философия Ницше», К. Каутского «Томас Мор и его “Утопия”».

Из сказанного нетрудно догадаться, что А.Г. Генкель был убежденным материалистом. Действительно, он состоял в социал-демократической партии, а в его кабинете висел портрет Карла Маркса. Его квартира в Петербурге-Петрограде, а также его дача служили местом явок революционеров. В 1907 г. у него на даче в Сейвесте (Финляндия) жили В.И. Ленин и Н.К. Крупская (В.И. Ленин в это время находился на нелегальном положении).

Весьма характерен финал жизненного пути А.Г. Генкеля. Зимой 1927 г. в университете возник пожар. Первым из профессорско-преподавательского состава, бросившихся его тушить и спасать оборудование, был Александр Германович. Борьба с огнем продолжалась двое суток. Пожар ликвидировали, но участие в его тушении оказалось для Александра Германовича роковым: он промок, продрог и окончательно подорвал

свое здоровье. Вскоре он слег, а 9 апреля 1927 г. его не стало. Ему было тогда лишь 54 года. В похоронах А.Г. Генкеля участвовали около 15 тыс. человек, в том числе коллективы университета и техникумов, рабочие пермских заводов, представители различных общественных организаций. В.Н. Мирскова вспоминает: «Помню потрясающую душу картину похорон. Печаль утраты была всеобщей. От Заимки до собора двигалась сплошной стеной толпа народа. Гроб несли над головами на вытянутых вверх руках, передавая его вперед к месту захоронения» [Пермский университет в воспоминаниях современников. 1996. С. 124]. После смерти Александра Германовича улицу, на которой расположено главное здание Пермского университета, называли улицей Генкеля. Так она называется и поныне. Его имя носит также созданный им Ботанический сад при Пермском университете. На одном из заседаний, посвященных памяти А.Г. Генкеля, химик проф. Д.В. Алексеев говорил о неподкупной честности, доброте и отзывчивости Александра Германовича. Он подчеркнул полное отсутствие корыстолюбия. Генкель жил и умер бессеребренником. Закончил он свою речь следующими словами: «Души высоких людей принято сравнивать с пламенем. Я разрешу себе дать другое собственное сравнение. Существуют атомы гелия, которые, летя в пространстве, зажигают другие атомы и оставляют после себя светящийся след... Таков был и Александр Германович. Он нес знания в массы и отдавал свои знания людям, ушел, оставив после себя такой же светлый след» [323. С. 87–88].

Может показаться, что мы уделили Александру Германовичу излишне много внимания. Однако, во-первых, этот удивительный человек заслуживает гораздо большего, а, во-вторых, зная его особенности, легче понять и особенности его сына Павла, понять дух того окружения, в котором рос и воспитывался Павел, понять, почему Павел тоже стал альтруистом и бессеребренником. Позднее Павел Александрович посвятит своему отцу не только отдельные статьи, но и целую монографию [323]. Другую монографию он посвятит учителю своего отца – профессору Христофору Яковлевичу Гоби [288]. Несколько забегаая вперед, отметим, что профессору Дмитрию Анатольевичу Сабину, которого Павел Александрович считал своим вторым – после отца – непосредственным учителем, он тоже посвятит монографию [318]. Трудно не согласиться с тем, что такое выражение благодарности у потомков встречается далеко не всегда. Все это свидетельствует об исключительном духовном благородстве Павла Александровича.

Когда Павел попрос, он поступил в немецкую гимназию Петер-шуле. Еще в гимназические годы, в 12 лет, он начал ассистировать отцу на занятиях: развешивал таблицы, готовил демонстрации с микроскопом. По словам Павла Александровича, отец воспитывал его в аудитории [323. С. 5].

Г л а в а II

Годы в Перми. Рядом с Д.А. Сабининым

Как уже было сказано выше, в 1916 г. Павел Александрович вместе с родителями переехал из Петрограда в Пермь. Здесь он окончил реальное училище и в 1919 г. поступил на естественное отделение физико-математического факультета Пермского университета.

В своих воспоминаниях сестра Павла Александровича, Мария Александровна (доцент Пермского университета, филолог по специальности) пишет: «Павел был очень красив. У него была благородная аристократическая внешность: стройный, высокий блондин, изящный и элегантный. Хорошие манеры, прекрасное знание немецкого и французского языков делали его незаменимым при встречах с иностранцами... Будучи человеком творчески одаренным, Павел был и очень трудолюбив... В молодости Павел – душа компании. Он прекрасно танцует, мастерски дирижирует общим вальсом, недурно поет. Он весел и остроумен» [Пермский университет в воспоминаниях современников. 1996. С. 60–61].

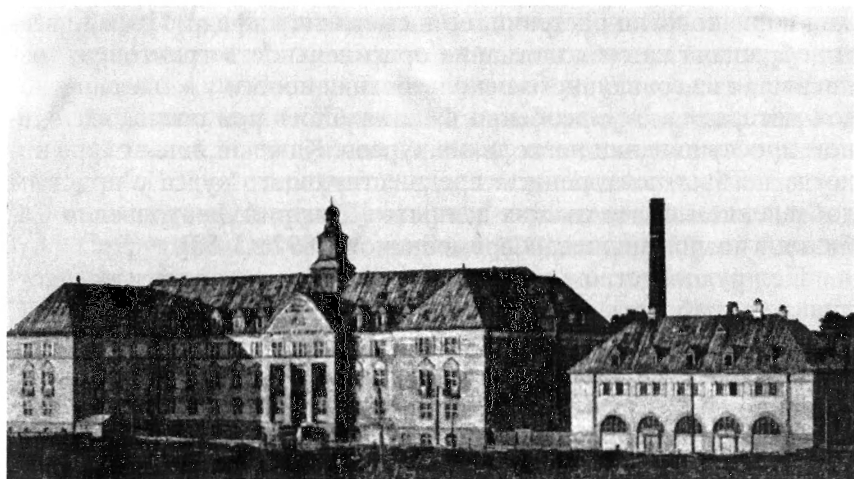
19-летний Павел Александрович женился на Марии Ивановне Желваковой (1904–1967), с которой счастливо прожил 31 год. Мария Ивановна много помогала П.А. Генкелю в работе. Веселая, жизнерадостная, темпераментная и остроумная женщина, она не только писала стихи и хорошо танцевала, но была и неплохим экспериментатором в лаборатории или на опытном участке. Павел Александрович и Мария Ивановна воспитали двух дочерей – Майю и Ксению. Майя Павловна (1924–1993) стала детским врачом-инфекционистом, а Ксения Павловна (род. в 1936 г.) пошла по стопам отца и стала физиологом растений. Она – кандидат биологических наук. С 1959 г. работает в Институте физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН. В настоящее время является помощником председателя Научного совета по физиологии растений и фотосинтезу РАН, а также ученым секретарем Экспертной комиссии по присуждению премии имени К.А. Тимирязева РАН.

С весны 1920 г., будучи студентом, Павел Александрович уже работал на кафедре ботаники (которой заведовал его отец) сначала в качестве препаратора, затем – лаборанта. Одновременно преподавал естествознание и химию в Институте народного образования. У отца Павел Александрович прошел превосходную школу по морфологии, систематике и экологии растений. Благодаря этому, в отличие от подавляющего большинства фитофизиологов, особенно современных, он свободно ориентировался во всех вопросах, так или иначе связанных с жизнью растений в природной обстановке, с особенностями растений различных экологических групп, систематикой и морфологией растений. Это, безусловно, помогало ему в выборе наиболее подходящих объектов при проведении физиологических исследований, при интерпретации и обобщении полученных данных. Поэтому неудивительно, что для его работ характерен широкий общебиологический подход.

В 1924 г. Комитет Северного морского пути пригласил Александра Германовича Генкеля возглавить биологическую партию экспедиции по изучению Карского моря. Александр Германович взял с собой Павла. Находилась экспедиция на ледоколе «Малыгин», основное назначение которого заключалось не в научных исследованиях, а в проведении иностранных судов по Карскому морю. Следовательно, цель биологической экспедиции была побочной, и ее участникам приходилось приспосабливаться к расписанию ледокола. На ходу и на стоянках они брали пробы. Всего с 6 августа по 20 сентября 1924 г. были взяты пробы в 66 местах. Пробы немедленно исследовали под микроскопом, материал зарисовывали, измеряли, фиксировали и упаковывали. Были выявлены несколько новых видов диатомовых водорослей и новый амeboидный организм, названный А.Г. Генкелем *Steatamoeba karskiensis*.

После окончания университета в 1924 г. П.А. Генкель был оставлен в качестве научного сотрудника на кафедре анатомии и физиологии растений, которой с того же года стал заведовать переехавший в 1918 г. в Пермь из Петрограда Д.А. Сабинин. Под его руководством Павел Александрович проработал вплоть до отъезда Д.А. Сабинина из Перми в 1929 г. [318].

Дмитрий Анатольевич Сабинин (1889–1951), ныне признанный классиком физиологии растений, обладал исключительным даром научного предвидения. Редкая наблюдательность и поразительное умение анализировать факты позволяли ему видеть значительно дальше большинства своих современников. Нередко приходится удивляться точности сделанных Д.А. Сабининым



Здание естественно-исторических кафедр и лабораторий Пермского государственного университета (1926 г.)

выводов, которые в его время другим исследователям представлялись недостаточно обоснованными или даже просто фантастическими. Весь последующий ход событий свидетельствует о том, что Д.А. Сабинин, в сущности, предсказал основные пути развития фитофизиологии и разрешение целого ряда ее кардинальных проблем на много лет вперед. Поэтому чем больше проходит времени, тем все ярче вырисовывается то непреходящее значение, которое имели труды Д.А. Сабинина, его неутомимая деятельность для научного прогресса [Дмитрий Анатольевич Сабинин в воспоминаниях современников, 1992; Жолкевич, 1983].

Доктор биологических наук О.Ф. Туева, работавшая вместе с Д.А. Сабининым в 1925–1941 гг. в Перми, Средней Азии и Москве, вспоминала: «В своих лекциях Дмитрий Анатольевич не ограничивался изложением «классического» материала, а всегда обогащал их новейшими данными. Обычно он выписывал эти данные из журналов и монографий мелом на доске. Внимание аудитории всегда привлекала большая гора книг на кафедре, приносимых Дмитрием Анатольевичем. К этой гряде литературы многие слушатели стремились подойти в перерыве между лекциями. Насыщенность лекций Дмитрия Анатольевича была очень высокой – он практически не разрешал себе затрачивать время на отступления, развлекающие аудиторию. Такой характер ведения курса привлекал на лекции Дмитрия Анатольевича, помимо студентов, также научных сотрудников не только кафедры анато-

мии и физиологии растений, но и смежных кафедр. Прежде всего, обращала на себя внимание оригинальность трактовки, возникавшая из совокупного использования нового и «классического» материала. Это особенно чувствовалось при последовательном прослушивании нескольких курсов. Каждый новый курс никогда не был повторением предшествующего курса с простым добавлением более свежих данных» [Дмитрий Анатольевич Сабинин в воспоминаниях современников, 1992. С. 50].

Под руководством этого неординарного человека и посчастливилось работать П.А. Генкелю. Впоследствии он писал: «С Дмитрием Анатольевичем Сабининым меня связывали долгие годы знакомства. Юность моя прошла в Пермском университете, где мой отец, Александр Германович Генкель, с 1916 г. служил профессором. В условиях небольшого периферийного университета все его работники были знакомы, наносили друг другу визиты, и неудивительно, что в 1918 г., когда в Пермь был приглашен Д.А. Сабинин в качестве старшего ассистента на кафедру анатомии и физиологии растений к профессору А.А. Рихтеру, я вскоре с ним познакомился. Мне было в то время 15 лет, и наше знакомство продолжалось до трагической кончины Дмитрия Анатольевича в 1951 г. Окончив Пермский университет в 1924 г., я на следующий год был приглашен Д.А. Сабининым, тогда уже профессором, в качестве ассистента и работал под его руководством до его отъезда из Перми в 1929 г. Во второй раз мы работали вместе с ним в Московском университете в 1939–1941 гг., когда я тоже стал профессором. Яркая и самобытная личность Дмитрия Анатольевича жива в моей памяти, и я всегда с глубокой благодарностью вспоминаю своего учителя, которому я столь многим обязан» [Дмитрий Анатольевич Сабинин в воспоминаниях современников, 1992. С. 29]. «В лице Д.А. Сабинина наука имела глубоко принципиального ученого, в котором хорошо сочетались огромная эрудиция теоретика и талант экспериментатора, умевшего не только точно, но и красиво работать» [318. С. 5].

После смерти отца Павлу Александровичу пришлось в течение трех лет читать три курса по морфологии и систематике низших и высших растений. Вместе с тем в 1927 г. Д.А. Сабинин передал ему курс по микробиологии, который до того читал он сам. Поэтому первые научно-исследовательские работы, выполненные Павлом Александровичем на кафедре анатомии и физиологии растений Пермского университета, касались именно микробиологической тематики. Так, он изучал распространение азотобактера в различных почвах Троицкого округа Уральской области.

Ниже приводится подписанный проф. Д.А. Сабининым отзыв о П.А. Генкеле как кандидате на должность штатного научного сотрудника I разряда по Биологическому научно-исследовательскому институту при Пермском государственном университете.

«Павел Александрович Генкель, сын известного ботаника – проф. А.Г. Генкеля, с ранних лет втягивается в знакомство с растительным миром и работу научно-исследовательского характера. Сотрудничая со своим отцом А.Г. Генкелем, Павел Александрович приобретает большие знания по альгологии, фитопланктону и систематике высших растений.

В 1924 г., после окончания курса в Пермском университете, П.А. едет на работу в Карское море и там совместно с А.Г. Генкелем делает интересную работу «О новом способе размножения диатомей». Установленный ими способ амебоидного размножения диатомей отмечался позже и одним японским ботаником. Эта первая работа П.А. Генкеля сразу ввела его в разработку сложных и трудных вопросов исследования развития низших организмов.

В 1924 и 1925 гг. Павел Александрович публикует две работы, посвященные изучению цветковых растений Ямала и острова Диксона. Павел Александрович критически проработал материал, собранный лично им и другими работниками Карской экспедиции. П.А. удалось установить ряд новых растений для Ямала, а также наметить ряд интересных проблем по экологии растений.

В 1926 г. П.А. по приглашению Троицкой научной почвенно-ботанической экспедиции изучает распространение *Azotobacter chr.* в почвах Троицкого округа. Павел Александрович применяет к решению этого вопроса новейшие методы почвенно-микробиологических исследований, предложенные Виноградским.

В результате громадного материала, проработанного П.А. в течение весны, лета и зимы 1926 г., ему удается получить ряд выводов важного методического значения. Оказалось, что в почвах солонцов в верхних горизонтах A_1 , A_2 *Azotobacter* часто отсутствует, встречаясь в лежащих ниже B_1 , B_2 . Подобные факты, несколько парадоксальные с точки зрения наших представлений о физиологии *Azotobacter*, должны в дальнейшем учитываться, как важный в методическом отношении момент. Работа П.А. представляет один из первых опытов связи распространения микроорганизмов почвы с генетическими почвенными горизонтами.

Кроме того, последняя работа П.А., печатаемая в «Известиях Биологического научно-исследовательского института при ПГУ», представляет большой интерес и со стороны материала, собранного в ней.

Наблюдая в течение ряда лет Павла Александровича, его научно-исследовательскую работу, я могу засвидетельствовать, что он является очень добросовестным, исполнительным и трудоспособным работником. Большие способности П.А., живой и глубокий интерес к научной работе, успехи его новых научных работ – все это, думаю, мне, гарантирует успешное дальнейшее продолжение научно-исследовательской работы Павлом Александровичем.

Приобретенные П.А. навыки, его научные достижения, ширина его научной подготовки заставляют меня считать его вполне достойным кандидатом на должность научного сотрудника I разряда».

В 1929 г. Д.А. Сабинин уехал из Перми. Однако контакты со своим учителем П.А. Генкель поддерживал до конца жизни Д.А. Сабинина. Так, в 1931 г. по приглашению Д.А. Сабинина он посетил Западную зональную станцию Всесоюзного института льна (Энгельгардтовскую сельскохозяйственную опытную станцию), где под руководством Д.А. Сабинина проводили опыты сотрудники лаборатории физиологии растений Научно-исследовательского института по удобрениям (Д.А. Сабинин заведовал названной лабораторией). П.А. Генкель подробно ознакомился с этими опытами. Позднее, перейдя на работу в Москву, он постоянно сотрудничал с Д.А. Сабининым как в Московском университете, так и в Институте физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР.

После отъезда Д.А. Сабинина П.А. Генкель стал первым лицом на кафедре анатомии и физиологии растений Пермского университета, а в 1931 г. – профессором и заведующим кафедрой. Вместе с тем Павел Александрович являлся деканом биологического факультета университета, а с 1936 по 1939 г. – директором Биологического научно-исследовательского института при Пермском университете. В 1930–1933 гг. Павел Александрович также заведовал кафедрой физиологии растений (которую он сам и организовал) Уральского сельскохозяйственного института в Перми; с 1933 по 1938 г. возглавлял Пермское общество испытателей природы. В 1935 г. ему без защиты диссертации присудили ученую степень кандидата биологических наук. В 1932 г. Павел Александрович начал руководить аспирантами.

Е.В. Миронова, вспоминая о работе Павла Александровича в Перми, пишет: «Всесторонне образованный, глубоко интеллигентный, чуткий и добрый человек, он создал на кафедре атмосферу доброжелательности, взаимоуважения и серьезного отношения

к педагогической и научно-исследовательской работе. Увлеченный наукой, он работал над проблемой повышения устойчивости культурных растений к неблагоприятным условиям и, в частности, к засухе. Базой для решения этой проблемы был Троицкий лесостепной заповедник, а также лаборатория кафедры и хорошо оборудованный вегетационный домик в Ботаническом саду Пермского университета. Профессор П.А. Генкель разработал метод предпосевного закаливания растений к засухе. Применение этого метода в полевых условиях давало значительную прибавку урожая при засухе. Усилия сотрудников кафедры были направлены на изучение физиологических особенностей предпосевно закаленных растений... Кроме проблем повышения засухоустойчивости растений, П.А. Генкель изучал природу лишайникового симбиоза. Исследованиями была обнаружена азотофиксирующая способность лишайника. В Бюллетене Московского общества испытателей природы была напечатана статья П.А. Генкеля «О лишайниковом симбиозе...» П.А. Генкель был прекрасным педагогом. Его эмоциональные, содержательные лекции привлекали на кафедру много студентов, которые сначала работали в студенческом кружке, а затем посещали научный коллоквиум кафедры и выполняли дипломные работы. Под руководством П.А. Генкеля защитили кандидатские диссертации его ученики и аспиранты: К.Ф. Калмыков, Л.А. Викулина, Е.В. Богословская, К.Ф. Филиппова, С.С. Колотова. Павел Александрович и его брат Алексей Александрович Генкель (талантливый ботаник, сценарист и режиссер) были душой факультета. Они активно участвовали в организации студенческих вечеров и ежегодных новогодних балов-маскарадов. На этих новогодних вечерах под руководством А.А. Генкеля разыгрывались театрализованные постановки, в которых принимали участие и студенты, и научные работники, и члены их семей. Вот почему на эти вечера приходили и научные работники других вузов города» [Пермский университет в воспоминаниях современников, 1996. С. 124–125].

Как видно из приведенных выше воспоминаний Е.В. Мироновой, еще в Перми П.А. Генкель приступил к своим широко известным исследованиям по засухоустойчивости растений. Особое внимание было обращено на разработку методов повышения засухоустойчивости путем предпосевного закаливания. Результаты этих исследований легли в основу докторской диссертации, защита которой состоялась в 1940 г. уже после переезда Павла Александровича в Москву.

Глава III

Московский период

В 1939 г., по приглашению директора Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева Академии наук СССР академика А.Н. Баха, П.А. Генкель переехал из Перми в Москву. В Институте физиологии растений (ИФР), с которым неразрывно связана вся его последующая деятельность, Павел Александрович стал заведовать лабораторией. Его лаборатория до 1943 г. называлась лабораторией солеустойчивости, с 1943 по 1953 г. – лабораторией физиологии растительной клетки, с 1953 по 1958 г. – лабораторией физиологии устойчивости, с 1958 г. – лабораторией засухо- и солеустойчивости, с 1970 г. – лабораторией засухоустойчивости. В 1950–1955 гг. он одновременно являлся заместителем директора ИФР, а в 1955–1960 гг. – заместителем академика-секретаря Отделения биологических наук Академии наук СССР. В ИФР П.А. Генкель проработал 44 года, до 1983 г.

В Москве Павел Александрович возобновил сотрудничество с Д.А. Сабининым, который с 1932 по 1948 г. заведовал кафедрой физиологии растений Московского университета, а в 1938–1941 гг. заведовал также лабораторией минерального питания ИФР.

Вскоре после переезда в Москву, в 1940 г., Павел Александрович успешно защитил докторскую диссертацию на тему «Исследования по физиологии засухоустойчивости». Экспериментальная часть диссертации была выполнена в Пермском университете и Троицком лесостепном заповеднике. Защита состоялась в Московском университете. Официальными оппонентами были такие крупные ученые, как Н.А. Максимов, А.А. Рихтер, Д.А. Сабинин. Материалы диссертации легли в основу первой монографии Павла Александровича «Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения», выпущенной Издательством Академии наук СССР в 1946 г. и ставшей настольной книгой многих фитофизиологов и агрономов. За эту монографию Президиум Академии наук СССР в 1947 г. присудил П.А. Генкелю премию имени К.А. Тимирязева (эта премия присуждается один раз в 3 года за лучшую работу по физиологии растений). В 1952 г. данная монография была переведена на венгерский язык.

Начало Великой Отечественной войны застало Павла Александровича в Москве. В октябре–ноябре 1941 г., когда шла ожесточенная битва за Москву, П.А. Генкель находился в составе рабочего (коммунистического) батальона, в который ушел добровольно; поэтому позднее его наградили медалью «За оборону

Москвы». В декабре 1941 г. он был отозван из батальона и присоединился к ИФРу, эвакуированному в г. Фрунзе.

В 1943 г. П.А. Генкель вступил в ряды Всесоюзной коммунистической партии (большевиков).

После окончания войны начались работы по строительству станции искусственного климата (фитотрона) при Институте физиологии растений, в которых П.А. Генкель принял самое активное участие, почему-то не нашедшее никакого отражения в сводках по истории физиологии растений в Академии наук [История и современное состояние физиологии растений в Академии наук, 1967; Кузнецов, Шевякова, 2003].

Впервые мысль о необходимости создания станции искусственного климата при ИФРе высказал Н.А. Максимов еще до войны. Война, естественно, прервала подготовку к сооружению подобной станции. Однако почти сразу после окончания войны появилась возможность получить необходимое для станции оборудование из Германии в порядке выплаты ею репараций. Проектом строительства занялись немецкие фирмы, находившиеся в Берлине и Дрездене. Для установления же непосредственных контактов с этими фирмами и координации всех действий по отбору оборудования требовалось присутствие достаточно авторитетного и компетентного представителя Академии наук СССР, наделенного должными полномочиями. Поэтому решением начальника спецотдела тыла Красной Армии от 8 сентября 1945 г. в советскую зону оккупации Германии был командирован именно П.А. Генкель. Соответствующий приказ по Институту физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР (№ 46 от 17 сентября 1945 г.) подписал заместитель директора ИФРа проф. А.А. Ничипорович. Павел Александрович направился в Германию в военной форме подполковника Красной Армии. Эта командировка оказалась одной из самых продолжительных (с сентября 1945 г. по май 1946 г.) его зарубежных поездок.

Помимо научно-организационных спецзаданий по подготовке строительства фитотрона и поставке соответствующего оборудования, П.А. Генкель ознакомился с работой целого ряда научных учреждений Германии. На основе собранных материалов он составил обстоятельную докладную записку «О состоянии ботанических учреждений и ботаники в Германии в 1945 году», которая содержит нижеследующие разделы и подразделы:

1. Учебная и научная работы: а) научная и учебная работа в области почвоведения; б) научная и учебная работа в области ботаники; в) научная работа в области гидробиологии; г) научная работа в области агрохимии.

II. Ботанические сады при университетах.

III. Научные музеи.

IV. Промышленные выставки.

V. Завод Цейсса.

Общие заключения и выводы.

П.А. Генкель посетил университеты в Иене и Галле, Высшую техническую школу и ботанический сад в Дрездене, Горную академию во Фрейберге, Лесной институт в Тарандте, несколько биологических институтов, Институт физической химии и ботанический сад в Берлине, а также заводы Цейсса и Шотта. При этом Павел Александрович ознакомился с новыми для того времени методами исследования, связанными с применением фазово-контрастного микроскопа, электронного микроскопа, микроманипулятора, флуоресцентной микроскопии. Возвратившись в Москву, П.А. Генкель опубликовал в журнале «Микробиология» статью, посвященную фазово-контрастному методу исследования. Это была первая публикация о фазово-контрастной микроскопии в советской научной печати. Статья вышла в 1946 г. [54].

Павел Александрович не просто знакомился с различными научными учреждениями Германии, но и сам проводил экспериментальную работу, используя фазово-контрастный микроскоп. Так, в Микробиологическом институте в Иене он исследовал природу лишайников. Ранее в совместной работе с Л.А. Южаковой [26] им был сделан вывод, согласно которому лишайники представляют собой не двойственный «союз» гриба и водоросли (как было общепринято), а тройственный «союз» гриба, водоросли и азотобактера. Однако этот вывод оспаривали некоторые авторы, полагавшие, что азотобактер является не постоянным компонентом лишайника, а всего лишь случайной примесью. С помощью фазово-контрастной микроскопии Павел Александрович убедительно показал, что у всех исследованных им шести видов лишайников азотобактер всегда присутствовал как в самом теле лишайника, так и в гонидиях. Тем самым он опроверг тезис о случайном нахождении этой бактерии в лишайниках и еще раз подтвердил наличие тройного лишайникового симбиоза.

Итогом командировки П.А. Генкеля в Германию в 1945–1946 гг. явилось не только всестороннее обеспечение сооружения станции искусственного климата при ИФРе, но и оснащение ИФРа первоклассными приборами (прежде всего, микроскопами), выпускавшимися всемирно известными немецкими заводами. Наконец, Павел Александрович установил полезные контакты со многими немецкими коллегами.

При непосредственном участии П.А. Генкеля начали издавать журнал «Физиология растений». Инициатором основания этого журнала был директор Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева академик Н.А. Максимов. До основания «Физиологии растений» периодически выходили «Труды Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР». Н.А. Максимов и его заместитель П.А. Генкель провели всю подготовительную работу по согласованию в различных инстанциях вопросов, связанных с созданием нового журнала. Однако эта работа была доведена до конца уже после смерти Н.А. Максимова и утверждения директором ИФРа А.Л. Курсанова. Видимо, именно последнее обстоятельство и послужило поводом к появлению на второй стороне обложки журнала фразы «Основан в 1954 г. акад. А.Л. Курсановым» (журнал начал выходить в 1954 г.). П.А. Генкель был заместителем главного редактора в течение 19 лет – с 1958 по 1977 г.

Павел Александрович состоял членом редколлегии целого ряда научных журналов, в 1959–1964 гг. был заместителем главного редактора «Ботанического журнала СССР». В течение восьми лет он – председатель Ученой комиссии по естествознанию Министерства просвещения РСФСР, шесть лет был председателем Экспертной комиссии по биологии Всесоюзной аттестационной комиссии (ВАК) и еще два года – членом этой комиссии, в 1965–1967 гг. – членом сельскохозяйственной секции Комитета по Ленинским и Государственным премиям СССР.

Московский период был наиболее продолжительным и самым плодотворным в жизни и деятельности П.А. Генкеля. Как уже было сказано выше, этот период неразрывно связан с Академией наук СССР и, прежде всего, с Институтом физиологии растений им. К.А. Тимирязева, в котором Павел Александрович в течение 44 лет заведовал лабораторией – с 1939 по 1983 г. Именно в ИФРе он выполнил подавляющую часть своих фундаментальных эколого-физиологических исследований, исследований по физиологии растительной клетки, водному режиму растений, покою, криптобиозу (анабиозу), симбиозу, истории биологии. В 1960 г. П.А. Генкель совместно с Е.З. Окниной получил диплом № 5 Комитета по делам изобретений и открытий при Совете Министров СССР за открытие «Процесс обособления протоплазмы».

Исследования Павла Александровича по истории биологии тесно связаны также с Институтом истории естествознания и техники АН СССР, хотя формально он и не числился сотрудником этого института. Однако при биологическом секторе (которым тогда руководил проф. Л.Я. Бляхер) Института истории естест-

вознания и техники существовал значительный внештатный актив, состоявший из известных ученых, работавших в других учреждениях и занимавшихся, наряду с экспериментальной работой, вопросами истории биологии. В состав этого актива входил и П.А. Генкель, который, по словам проф. Е.Б. Музруковой (ее воспоминания публикуются в приложении к данной книге), был одним из самых деятельных «внештатных сотрудников» биологического сектора. Вместе с тем П.А. Генкель более 10 лет (1972–1983 гг.) был председателем Специализированного совета по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук при Институте истории естествознания и техники АН СССР.

Павел Александрович сыграл весьма существенную роль в публикации трудов проф. Д.А. Сабина после 1948 г. Как известно, в августе 1948 г. состоялась печально известная сессия Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В.И. Ленина (ВАСХНИЛ). На этой сессии научное направление, которое развивал тогда Т.Д. Лысенко (пользовавшийся поддержкой в правительственных кругах) было ошибочно провозглашено единственно правильным. Противников Т.Д. Лысенко (в числе которых был и Д.А. Сабинин) не только объявили лжеучеными и реакционерами, но и стали снимать с работы без последующего трудоустройства. Подавляющее большинство их покорно смирилось со своей незавидной участью, и лишь Д.А. Сабинин нашел в себе мужество публично выступить с критикой решений сессии ВАСХНИЛ. Это произошло на общем собрании сотрудников биологического факультета Московского университета в присутствии ректора МГУ акад. А.Н. Несмеянова. По приказу Министерства высшего образования СССР он был освобожден от обязанностей заведующего кафедрой физиологии растений (которой он заведовал с 1932 г.), а также директора Ботанического сада МГУ и уволен из университета. Естественно, что при подобных обстоятельствах едва ли можно было рассчитывать на беспрепятственное издание каких-либо его трудов.

Между тем, в 1947 г. Д.А. Сабинин закончил работу над рукописью «Физиология растений», планировавшейся в качестве учебного пособия для университетов. Рукопись получила положительные отзывы трех рецензентов и была принята к опубликованию издательством «Советская наука». Однако осенью 1948 г. (т.е. вскоре после сессии ВАСХНИЛ и увольнения Д.А. Сабина из МГУ) работа по изданию книги была полностью прекращена; набор ее текста в типографии рассыпали.

После трагической смерти Д.А. Сабинаина (он застрелился 22 апреля 1951 г.) П.А. Генкель вместе с О.М. Трубецковой стали добиваться издания «Физиологии растений», только уже не в виде учебника, а в виде научной монографии в издательстве Академии наук СССР. Следует отметить, что доцент кафедры физиологии растений МГУ Ольга Михайловна Трубецкова (1902–1973) – верная ученица Д.А. Сабинаина и его ближайшая сотрудница как в Пермском, так и в Московском университетах – очень много сделала для экспериментального обоснования новаторских идей Д.А. Сабинаина и для увековечения его памяти [272; Жолкевич, 1983, 2002; Дмитрий Анатольевич Сабинин в воспоминаниях современников, 1992]. С П.А. Генкелем она сотрудничала еще в Перми. Поэтому неудивительно, что они быстро нашли общий язык и объединили усилия, когда речь зашла об издании капитального труда их учителя. Их поддержал директор Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР акад. Н.А. Максимов. После ряда перипетий монография Д.А. Сабинаина увидела свет в 1955 г. Издана она была под названием «Физиологические основы питания растений» [Сабинин, 1955], причем не только издана, но и получила премию Президиума Академии наук СССР. Ответственным редактором этой монографии, надолго ставшей настольной книгой многих биологов, был П.А. Генкель. К сожалению, в данную книгу не удалось включить полностью все содержание учебника Д.А. Сабинаина. Глава, посвященная развитию растений увидела свет лишь в 1963 г. в виде отдельной монографии [Сабинин, 1963], а вводная глава «Физиология растений: ее предмет, задачи, методы» была опубликована еще позже – в 1995 г. [Сабинин, 1995].

Помимо учебника «Физиология растений» осенью 1948 г. у Д.А. Сабинаина имелась еще одна рукопись – «О значении корневой системы в жизнедеятельности растений» (прочитанное им в июне 1948 г. Тимирязевское чтение). Этой рукописи повезло явно больше, чем учебнику: П.А. Генкель сразу же взял все дело его издания в свои руки, и издательство АН СССР выпустило его уже в следующем, 1949 г., т.е. еще при жизни Д.А. Сабинаина [Сабинин, 1949].

В 1954 г. в личной жизни Павла Александровича произошли кардинальные изменения: он расстался с Марией Ивановной Генкель и женился на Ирине Григорьевне Сухановой, с которой прожил до конца жизни. И.Г. Суханова (род. в 1925 г.) была младшим научным сотрудником ИФРа. В 1954 г. она ушла из Института и постоянно больше уже нигде не работала, превратившись в своего рода домашнего референта мужа. Она очень много помогала

П.А. Генкелю при издании его трудов и, особенно, учебников (составление предметных и именных указателей, оформление списков литературы и т.п.).

Интенсивную научно-исследовательскую и научно-организационную деятельность в Москве, как и в Перми, П.А. Генкель успешно сочетал с плодотворной педагогической работой. В 1939–1941, 1946, 1955–1959 гг. он читал лекции на кафедре физиологии растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, в 1943–1956 гг. – в Московском областном педагогическом институте им. Н.К. Крупской. К педагогической работе Павел Александрович, подобно своему отцу, питал особое пристрастие.

Человек с очень широкими интересами и эрудицией, прекрасно знавший не только физиологию растений, ботанику, микробиологию и биологию вообще, но также литературу и искусство, Павел Александрович вместе с тем был блестящим лектором. Свои яркие, эмоциональные лекции он строил неординарно. Как правило, он не излагал азы учебника. Студентам предлагалось самим ознакомиться с содержанием учебника и приходиться на лекцию, имея уже представление о том материале, которому посвящалась предстоявшая лекция. На самой же лекции приводилось много дополнительного материала, заимствованного из различных источников. По словам учившихся у П.А. Генкеля К.Л. Мартыновой и В.М. Ананьиной, его лекции оставляли неизгладимое впечатление. Это был блеск мысли, эрудиции, научной интуиции. Слушая их, студенты получали очень много не только для познания физиологии растений, но и расширяли свой общий кругозор.

Богатый педагогический опыт П.А. Генкель обобщил в нескольких учебниках (четыре учебника для вузов и один для средней школы). В 1950 г. издан учебник «Ботаника» (совместно с Л.В. Кудряшовым) для учительских институтов [79]. В 1952 г. вышло 2-е издание этого учебника [87]. В 1958 г. издан учебник для педагогических институтов «Физиология растений с основами микробиологии» [132] (в 1962 г. – 2-е издание [176], в 1965 г. – 3-е издание [196]). В 1974 г. издано учебное пособие для педагогических институтов «Микробиология с основами вирусологии» [280]. В 1975 г. издан учебник «Физиология растений» [281] для педагогических институтов (4-е, переработанное издание).

П.А. Генкель заботился не только о студентах, но и о школьниках. Специально для последних им написано учебное пособие по факультативному курсу «Физиология растений», 3-е (переработанное) издание которого вышло в 1985 г. [331]. Эта книга написана живо и увлекательно, в доходчивой форме, хорошо иллю-

стрирована схемами, рисунками, фотографиями. Весь материал изложен на современном научном уровне, без допускаемого иными авторами, пишущими для школьников, упрощенчества, искусственного затушевывания пробелов в наших знаниях или же противоречий во взглядах и суждениях отдельных исследователей. Красной нитью через всю книгу проходит мысль о том, что раскрытие тонких механизмов физиологических процессов является необходимым условием направленного воздействия на жизнедеятельность растений с целью подчинения ее разумной воле человека – иными словами, мысль о неразрывном единстве науки и практики. Вообще П.А. Генкель довольно много писал специально для средней школы [98, 163, 167, 172, 182, 199, 250, 307, 331]. Целая серия статей написана им для «Детской энциклопедии» [147, 156–159, 200–205, 220, 221, 263–268, 274–277, 282]. Кстати, Павел Александрович был одним из основателей «Детской энциклопедии». У него было также большое количество научно-популярных публикаций [39, 66, 86, 87, 92, 98, 102, 104, 106, 115, 124, 131, 137, 140, 163, 167, 169, 170, 182, 199, 284].

Под руководством П.А. Генкеля подготовлено около 50 кандидатов наук. Среди них К.Ф. Калмыков, С.С. Колотова, К.Ф. Филиппова, Е.В. Богословская, М.Д. Кушнirenко, Н.А. Сатарова, О.А. Ситникова, Г.М. Культиасова-Гринева, И.В. Цветкова, К.Л. Мартыанова, Н.И. Антипов, О.К. Демина, В.М. Ипекджиян, А.Н. Новоселова, П.Д. Бухарин, В.М. Ананьина, В.Г. Рейфман, С.В. Кушнirenко, И.Н. Андреева, Е.М. Ковальская, Д.И. Колпиков, Е.И. Покровская, Г.Р. Михайлова, А.Т. Крапивина, Р.С. Морозова, Е.Б. Куркова, А.П. Мягкова, В.А. Соловьев, Г.М. Живухина, Н.Д. Пронина, Е.И. Барская, В.Ю. Стрекова, Т.П. Петровская, Т.Т. Плотникова, Е.Ф. Иваницкая, Т.Н. Пустовойтова, Л.А. Фролова, Н.В. Балина, Е.К. Творус, А.А. Кашлан, Н.А. Шеламова и др. В 1952 г. в течение 7 месяцев Павел Александрович был также руководителем аспиранта ИФРа В.Н. Жолкевича, руководитель которого – акад. Н.А. Максимов неожиданно скончался и не довел своего воспитанника до защиты диссертации. Вместо него это сделал Павел Александрович. При помощи П.А. Генкеля защитили докторские диссертации В.Г. Конарев, Е.З. Окнина, З.С. Азизбекова, Б.П. Строгонов, Б.З. Гусейнов, С.А. Алекперов, Х.Х. Енилеев, В.О. Казарян, Н.А. Тиунов, М.Д. Кушнirenко, К.Ф. Калмыков, М.А. Али-Заде, Е.В. Жуковская, Н.И. Антипов, А.А. Агинян.

Большое место в жизни П.А. Генкеля занимали зарубежные научные командировки, во время которых он выступал с лекциями, докладами, обменивался опытом работы с зарубежными кол-

легами и, наконец, проводил совместные экспериментальные исследования. Он выезжал в 14 стран, в том числе в Германию (1945–46 гг.), Германскую Демократическую Республику (1958, 1963, 1967, 1968, 1969 гг.), Швецию (1950 г.), Болгарию (1951 г.), Польшу (1954, 1958, 1974 гг.), Италию (1955 г.), Чехословакию (1957 г.), Китай (1957–1958 гг.), Иран (1958 г.), Канаду (1959 г.), Бельгию (1964 г.), Великобританию (1964 г.), Францию (1967 г.), Югославию (1968 г.). Эти поездки осуществлялись главным образом в составе представительных советских делегаций, например Академии наук СССР, Всесоюзного общества культурных связей с заграницей (ВОКС), Всесоюзного общества по распространению политических и научных знаний.

О командировке Павла Александровича в Германию в 1945–1946 гг. уже шла речь выше. Что же касается Германской Демократической Республики, то ее П.А. Генкель посещал чаще, чем любую другую страну. Это, вероятно, объяснялось тем, что его особенно хорошо знали немецкие коллеги, с которыми он установил дружеские контакты еще во время своей первой поездки в Германию в 1945–1946 гг. В ГДР, помимо многочисленных докладов, приемов, посещений различных учреждений, он читал учебные курсы в Берлинском университете.

В Швеции П.А. Генкель выступил с докладом о состоянии покоя у растений на VII Международном ботаническом конгрессе (Стокгольм, 1950 г.), в Канаде – с докладом о путях повышения устойчивости растений на IX Международном ботаническом конгрессе (Монреаль, 1959 г.), в Великобритании – с докладом о физиологических основах адаптации растений к засухе и засолению на X Международном ботаническом конгрессе (Эдинбург, 1964 г.), во Франции – с докладом об истории физиологии растений в СССР на Международном конгрессе историков науки (Париж, 1967 г.).

Об экспериментальных исследованиях, проведенных в Германии в 1945–1946 гг., уже упоминалось. Весьма обстоятельные исследования были выполнены в Китае, где П.А. Генкель находился в течение трех зимних месяцев 1957–1958 гг. Эти исследования касались, прежде всего, проблем, связанных с периодом покоя и с холодоустойчивостью растений. Полученные результаты опубликованы совместно с китайскими коллегами как в отечественных изданиях («Физиология растений», «Известия АН СССР, серия биологическая»), так и в китайском журнале («Acta Botanica») в 1958–1959 гг.

Во время пребывания за границей обычно предусматривалась та или иная культурная программа – ознакомление с различ-

ными достопримечательностями, историческими и культурными ценностями, шедеврами архитектуры и искусства, что имело для Павла Александровича – человека широко и разносторонне образованного и весьма эмоционального – отнюдь немаловажное значение. Он получал при этом истинное наслаждение, в особенности при поездках в Италию, Францию и ГДР, которые произвели на него неизгладимое впечатление.

* * *

Всего перу П.А. Генкеля принадлежит свыше 300 научных и научно-популярных работ, в том числе 8 монографий и 5 учебников. Достойным признанием его заслуг стало присвоение почетного звания заслуженного деятеля науки РСФСР, присуждение премии имени К.А. Тимирязева, избрание членом-корреспондентом Академии педагогических наук РСФСР, членом-корреспондентом Академии педагогических наук СССР, награждение орденами Ленина, Красной Звезды, Трудового Красного Знамени, Дружбы народов и многими медалями.

Скончался Павел Александрович 9 сентября 1985 г. в Москве после тяжелой болезни.

Научное наследие

Научные интересы П.А. Генкеля были исключительно широки и разносторонни. Значительная часть его работ выполнена в плане экологической физиологии и физиологии растительной клетки. В неразрывной связи с исследованиями устойчивости растений к неблагоприятным внешним воздействиям (засухе, засолению, чрезмерно низким и высоким температурам) в поле зрения П.А. Генкеля постоянно находились такие кардинальные общебиологические проблемы, как характер ответной реакции организмов на стресс, криптобиоз (анабиоз), покой, симбиоз. Нет, пожалуй, ни одного физиологического процесса, ни одной клеточной функции, которые так или иначе не затрагивались бы в его исследованиях. Большое внимание Павел Александрович уделял истории биологии, а также популяризации ее достижений.

Г л а в а IV

Представления о характере ответной реакции организмов на неблагоприятные внешние воздействия.

Установление понятий о сопряженной и конвергентной устойчивости

Занимаясь решением эколого-физиологических проблем, П.А. Генкель неизменно проявлял повышенный интерес к природе ответной реакции организмов на экстремальные воздействия. При этом он совершенно справедливо полагал, что выяснение указанной природы имеет первостепенное значение для правильной интерпретации экспериментальных данных по физиологии устойчивости.

Обоснование некорректности применения принципа Ле-Шателье для объяснения сущности биологических явлений

Прежде всего, Павел Александрович решительно выступил против уподобления реакции организмов на внешние воздействия смещению подвижного равновесия, иными словами, против применения используемого в химии и физике принципа Ле-Шателье для объяснения природы ответной реакции живых организмов на внешние воздействия. Сформулированный в 1884 г. принцип Ле-Шателье может быть выражен следующим образом: если на равновесную систему производить внешнее воздействие, то равновесие смещается в сторону, указываемую этим воздействием, и до тех пор, пока нарастающее в системе противодействие не станет равно внешнему воздействию. Некоторые биологи (особенно Г. Вальтер) полагали, что с помощью принципа Ле-Шателье наконец-то можно будет объяснить целесообразность реакции растений на внешние воздействия, например, на действие засухи. Павел Александрович вполне резонно указал на неприменимость принципа Ле-Шателье к живым системам хотя бы уже потому, что эти системы являются неравновесными, а принцип Ле-Шателье справедлив лишь для равновесных систем. Вот как он резюмировал свои возражения: «Нельзя рассматривать реакцию организма на внешние влияния как на смещение подвижного равновесия. Воздействие внешних условий на организм дает весьма сложную реакцию организма как целого на это влияние, вызывая возникновение новообразований. Иными словами, реакция на внешнее воздействие не однозначна, а носит сложный многогранный характер. Поэтому принцип Ле-Шателье, предлагаемый некоторыми авторами как обоснование целесообразности реакций организма на внешнее воздействие, не может служить таковым, так как он относится к совершенно другой категории явлений, из области неорганической природы. Целесообразность приспособлений объясняется историей развития организмов и носит не абсолютный, а относительный характер» [56. С. 13].

Критика концепции единой устойчивости и неспецифичности ответной реакции организмов на все экстремальные воздействия

До сих пор все еще дебатруется вопрос о существовании единой устойчивости к различным экстремальным воздействиям и о том, является ли ответная реакция организмов на эти воздействия специфической или же неспецифической. П.А. Генкель был последовательным и убежденным противником представлений

об единой устойчивости и о неспецифичности (монотонности) ответной реакции организмов на воздействие чуть ли ни всех без исключения стрессорных факторов.

Представления об единой устойчивости или неспецифичности ответной реакции организмов в той или иной форме в разное время развивали Л.И. Сергеев [Sergejev, Lebedev, 1936; Сергеев, 1953], Дж. Левитт [Levitt, 1956, 1972], Д.Н. Насонов и В.Я. Александров [1940], А.А. Шахов [1956], Г. Селье [1960, 1972], Г.В. Удовенко [1979] и ряд других авторов [Александров, 1975, 1985; Меерсон, 1986; Neumann et al., 1989; Тарчевский, 2001 и др.]. Так, согласно Д.Н. Насонову и В.Я. Александрову [1940], реакция протопласта клетки на окружающие воздействия монотонна и выражается в том, что при самых различных воздействиях происходят одни и те же изменения в следующей последовательности: 1) изменения степени дисперсности биоколлоидов в сторону ее уменьшения, 2) изменения проницаемости протопласта в сторону повышения, 3) денатурация белков протопласта, 4) паранекротические изменения ядра, 5) коагуляция протопласта.

Г. Селье [1960, 1972] ввел в биологию термин «стресс». Так он обозначил состояние, в которое переходит животный организм в ответ на повреждающее действие неблагоприятного внешнего фактора. По его мнению, стресс – это интегральный неспецифический ответ на повреждающее действие, направленный на выживание организма за счет мобилизации защитных систем. Предложенный Г. Селье термин стресс, относившийся к животным с их нервной системой, был некритически перенесен на растения. П.А. Генкель предложил вместо него термин «фитостресс», но выражение «стресс» так прочно укоренилось, что ничего изменить уже не удалось.

Представление о неспецифичности ответной реакции, как подчеркивает П.А. Генкель [324], сформировалось в основном при изучении повреждений и гибели растений, тогда как мнение, что ответная реакция организма на самом деле гораздо сложнее и состоит как из неспецифических, так и специфических реакций, возникло при изучении адаптационных изменений, когда специфические ответы явно выступают на первый план. После перечисления многочисленных конкретных примеров, подтверждающих высказанное положение, Павел Александрович приводит следующее высказывание Ю.А. Урманцева относительно специфичности или неспецифичности ответной реакции: «Ответные реакции растений на действие разных неблагоприятных условий, по крайней мере, в ряде случаев могут предстать в виде специфич-

ческих реализаций одной и той же закономерности. Кстати, именно так обстоит дело с известными в литературе многочисленными колоколообразными кривыми, выражающими зависимость тех или иных функций растений от действия того или иного неблагоприятного фактора, кривыми, имеющими одну и ту же форму колокола, но тем не менее достоверно отличающимися друг от друга своими амплитудами, высотами и скошенностями (координатами). Обоснованная же на подобного рода данных концепция об единой устойчивости растений действительно была бы истинной, если бы во всех случаях – для всех функций растения и всех неблагоприятных условий – исследователи получали бы один и тот же “колокол” или, что то же, совокупность совмещающихся по своим координатам “колоколов”. В целом же, исходя из философских соображений, мы всегда должны ожидать открытия специфического лишь как особенного проявления общего. Метафизическую дилемму либо “специфично”, либо “неспецифично” придется заменить диалектическим синтезом – “специфическим как особенным проявлением общего”» [Урманцев, 1979. С. 1241]. По мнению П.А. Генкеля, предложенное Ю.А. Урманцевым решение, объединяющее положение об общем и специфическом в устойчивости растений к неблагоприятным окружающим условиям, вполне удовлетворительно интегрирует различные точки зрения.

Трехфазность ответной реакции растений при стрессе

Согласно представлениям П.А. Генкеля, под влиянием неблагоприятных внешних условий (засухи, засоления, холода, мороза и др.) у растений возникает комплекс защитно-приспособительных реакций. Одна часть этих реакций носит общий, неспецифический характер, тогда как другая вполне специфична. В целом же ответная реакция состоит из трех фаз. Первая фаза (фаза реакции) характеризуется более или менее однотипными, хотя и не обязательно тождественными при различных стрессорных воздействиях, изменениями, затрагивающими практически все жизненные процессы. В настоящее время данную фазу часто связывают с явлениями раздражимости и «узнавания», с участием находящихся на поверхности клеток сенсоров, воспринимающих внешние воздействия и передающих соответствующие сигналы в геном; при этом одни гены индуцируются, а другие репрессируются. Природа упомянутых сенсоров и передаваемых в геном сигналов пока что остается не выясненной. Вторая фаза (фаза адаптации) связана со специфическими физиологическими изме-

нениями, направленными на выживание организма в конкретно создавшихся неблагоприятных условиях. Что же касается третьей, последней, фазы, то это может быть или фаза восстановления после прекращения действия стрессора (фаза реституции) или же фаза повреждения и гибели, наступающая при продолжающемся губительном действии стрессора, когда способность к адаптации уже полностью исчерпана и начинаются некротические изменения, вначале обратимые, а затем необратимые [324]. Кстати, сходную трехфазную природу ответной реакции на стресс предполагает и Г. Селье [1972]: 1) фаза тревоги; 2) фаза сопротивления; 3) фаза истощения; если фаза истощения длится достаточно долго, то наступает смерть.

Установление понятий о сопряженной и конвергентной устойчивости

Отрицая существование единой устойчивости решительно ко всем без исключения экстремальным факторам, П.А. Генкель вместе с тем ввел понятия о сопряженной и конвергентной устойчивости [212, 311, 324]. О сопряженной устойчивости, по его мнению, можно говорить в тех случаях, когда под влиянием неблагоприятных условий окружающей среды одновременно повышается устойчивость к двум или даже к нескольким стрессорам, причем сопряженная устойчивость может быть не только положительной, но и отрицательной. Это обобщение имеет принципиально важное практическое значение, указывая на невозможность селекции организмов на повышенную устойчивость одновременно ко всем стрессорам [324].

В качестве примеров положительной сопряженной устойчивости можно привести одновременное повышение устойчивости к водному дефициту и перегреву у предпосевно закаленных к засухе растений; это же закаливание одновременно увеличивает устойчивость к сульфатному засолению, а также морозоустойчивость. Примером отрицательной сопряженной устойчивости является снижение хлоридоустойчивости у предпосевно закаленных к засухе растений. В современной литературе проявление положительной сопряженной устойчивости обозначают термином «кросс-адаптация» [Кузнецов, Дмитриева, 2005].

Конвергентная устойчивость имеет место, когда сопротивляемость различных организмов обусловлена одинаковыми условиями их существования.

Помимо типичных случаев конвергенции, П.А. Генкель отмечал и случаи нетипичной конвергенции, когда неодинако-

вые экстремальные воздействия приводят к одинаковому результату. Например, у древесных пород зимой обнаруживается высокая жароустойчивость, связанная с обезвоживанием и накоплением липидов на поверхности протопласта. Наконец, наблюдаются случаи расходящейся нетипичной конвергентной устойчивости, когда одинаковое воздействие приводит к неодинаковому результату. Все эти факты подчеркивают очень сложный характер приспособительных реакций у растений [324].

Глава V

Разработка проблемы засухоустойчивости растений. Предпосевное закаливание к засухе

Хотя П.А. Генкель детально исследовал воздействие на растения целого ряда абиотических экстремальных факторов – засухи (в том числе водного дефицита и перегрева), избыточного засоления, чрезмерно низкой температуры (как положительной, так и отрицательной), наибольшее внимание в своих работах он уделил все же засухе. Исследования по засухоустойчивости, включая разработку и практическое применение метода предпосевного закаливания к засухе, а также разработку методов диагностики засухоустойчивости как для целей фитофизиологии, так и для целей селекции, были начаты Павлом Александровичем еще в Перми [15, 18–21, 25, 27, 29, 30, 33, 34], а затем продолжались на протяжении всей его научной деятельности. Этим исследованиям посвящена его докторская диссертация, а также две капитальные монографии: самая первая – «Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения» [56], в 1947 г. удостоенная Президиумом Академии наук СССР премии имени К.А. Тимирязева, и самая последняя – «Физиология жаро- и засухоустойчивости растений» [324]. В итоге проведенной поистине титанической работы создано новое направление исследований – повышение устойчивости растений к экстремальным условиям путем предпосевного закаливания наклюнувшихся семян, сложились принципиально новые понятия, сделаны фундаментальные обобщения, намечены перспективы дальнейших научных поисков.

Формулирование понятий

Начиная разработку проблемы засухоустойчивости, П.А. Генкель полагал, что только достаточно широкое и четкое определение самого понятия засухоустойчивости позволит правильно обобщить и свести воедино наблюдаемые факты, причем подобное определение не должно содержать в себе объяснения путей борьбы с засухой, так как эти пути чрезвычайно разнообразны.

В конце XIX в. известный немецкий ботаник А. Шимпер выдвинул положение, согласно которому ксерофитам свойственна пониженная транспирация, позволяющая им экономно расходовать с большим трудом достаемую им воду. Представление А. Шимпера о ксерофитах как о растениях-скопидомах, чрезвычайно экономно расходующих воду, были подкреплены всего лишь несколькими опытами с такими своеобразными обитателями пустынь, как кактусы. Однако эти представления очень быстро распространились и стали почти непререкаемой истиной, по всей вероятности, в силу того, что они удовлетворяли «здравому смыслу» [Максимов, 1952].

Перелом наступил только после признанных классическими работ Н.А. Максимова, доказавшего ограниченность воззрений А. Шимпера. На основе проведенных им и его сотрудниками многочисленных опытов Н.А. Максимов сформулировал засухоустойчивость как способность переносить засуху, способность легко оправляться после длительного завядания с наименьшим ущербом как для самого растения, так и для приносимого им урожая [Максимов, 1926, 1952].

Работы Н.А. Максимова произвели настоящий переворот в экологической физиологии [Манойленко, 1999]. По мнению П.А. Генкеля, данное Н.А. Максимовым определение явилось наиболее удачным. Тем не менее он все же не стал довольствоваться этим (действительно, очень удачным) определением, а сформулировал свое собственное, похожее на максимовское, краткое, но весьма емкое определение: засухоустойчивыми называются растения, способные в процессе своего онтогенеза приспособляться к действию засухи без значительного ущерба для себя и своего воспроизведения; при подобном определении в большинстве случаев отпадает необходимость деления засухоустойчивости на агрономическую и биологическую: у дикорастущего растения в природной обстановке, как и у культурного растения, критерием лучшей приспособленности к засухе является сохранение не только самого растения

как такового, но и его способности к воспроизведению при засухе [324]. «Подобное понятие засухоустойчивости подчеркивает, что все признаки, ее характеризующие, не представляются чем-то застывшим, а весьма подвижны. Засухоустойчивость, с этой точки зрения, мыслится не как статический признак, а как процесс, связанный с циклом развития растений и окружающими условиями» [56. С. 215].

П.А. Генкель не только сформулировал приведенное выше определение засухоустойчивости, но и дал исчерпывающе полное определение засухи как биометеорологического явления: «Засуха характеризуется длительным, а иногда и кратковременным бездождным периодом, повышенной температурой воздуха, увеличением дефицита насыщения влажности воздуха, что вызывает усиление испарения и транспирации, в результате чего происходит обезвоживание и перегрев растений, вызывающие их повреждение, снижение продуктивности, а в ряде случаев не только повреждение, но и гибель растений» [324. С. 20].

Характеризуя засухоустойчивость растений, Павел Александрович подчеркивал, что она суммируется из устойчивости к обезвоживанию и устойчивости к перегреву; последняя, в свою очередь, складывается из устойчивости к повышенной температуре (теплоустойчивости или жароустойчивости) и устойчивости к действию прямой солнечной радиации, когда проявляется фотодинамическое действие прямого солнечного света (гелиустойчивости) [324]. При изучении возникновения тех или иных защитных приспособлений он придавал большое значение историческому (т.е. эволюционному) подходу, без привлечения которого, по его мнению, нельзя разобраться в отдельных особенностях физиологии и экологии различных свойств и приспособлений в растительном мире.

Так как пути борьбы с засухой у разных растений оказались чрезвычайно разнообразными, пришлось разрабатывать соответствующую классификацию растений в зависимости от их засухоустойчивости и способов противостоять засухе. Начав с классификации ксерофитов [56], Павел Александрович не стал довольствоваться ею и в дальнейшем разработал более детальную эколого-физиологическую классификацию растений различных местообитаний, в том числе и ксерофитов [317].

Эколого-физиологическая классификация растений различных местообитаний

В зависимости от способности регулировать свой водообмен все растения, как известно, подразделяются на гомеогидровые и пойкилогидровые. Последние вообще не могут его регулировать, тогда как у первых в процессе эволюции выработался комплекс регулирующих приспособлений (корневая система, водопроводящие ткани, устьичный аппарат, кутикула, водоудерживающая способность клеток). Таким образом, возникновение гомеогидрового водообмена следует рассматривать как важнейший этап на пути эволюции функций. К гомеогидровым относится большинство высших растений (цветковых, голосеменных, папоротникообразных); к пойкилогидровым – бактерии, грибы, водоросли, лишайники, некоторые мхи, ряд папоротникообразных и лишь очень немногие цветковые растения (например, *Myrothamnus flabellifolia* и *Ramondia nathaliae*). При значительном дефиците влаги пойкилогидровые организмы могут потерять почти всю свою воду, переходя в состояние скрытой жизни – криптобиоза (анабиоза). Эти организмы способны переносить глубокое обезвоживание благодаря тому, что для них потеря воды до воздушно-сухого состояния является не патологией, а нормой реагирования. Описан случай, когда пролежавший в гербарии 107 лет *Nostoc commune* после увлажнения стал обнаруживать признаки жизнедеятельности.

Павел Александрович неизменно проявлял повышенный интерес к физиологии пойкилогидровых растений. Реакция на обезвоживание у этих растений, по его данным, протекает однофазно – интенсивность дыхания и фотосинтеза снижаются по мере потери воды постепенно [324]. Механизм перехода в криптобиоз у всех изученных им организмов был одним и тем же. Этот механизм основывается на сохранении энергетической полноценности дыхания при обезвоживании вплоть до воздушно-сухого состояния с последующей гелефикацией протопласта [228, 303, 324]. Существенно также, что при обезвоживании у пойкилоксерофитов не накапливаются ингибиторы роста, что позволяет им быстро возобновлять вегетацию после увлажнения.

В зависимости от засухоустойчивости все растения обычно принято делить на три большие группы: мезофиты, ксерофиты и гигрофиты. Павел Александрович дал им соответствующие характеристики [56, 324].

Мезофиты – растения умеренно-влажных местообитаний, обладающие большой пластичностью и приспособляемостью к окружающим условиям, в той или иной мере выносящие кратко-

временный водный дефицит и перегрев, характеризующиеся сбалансированным водным режимом и мезоморфной структурой.

Гигрофиты – растения влажных местообитаний, не выносящие значительного водного дефицита и не обладающие способностью приспосабливаться к почвенной засухе.

Ксерофиты – растения сухих местообитаний и сухого сезона, обладающие способностью в процессе онтогенеза хорошо приспосабливаться к засухе (перегреву и обезвоживанию) благодаря наличию ряда признаков и свойств, возникших под влиянием условий существования и естественного отбора в процессе эволюции популяций.

П.А. Генкель разделяет точку зрения, согласно которой гигрофиты, ксерофиты и некоторые галофиты произошли от мезофитов. Мезофиты менее специализированы и в то же время обладают значительной пластичностью, позволяющей им изменяться в разных направлениях. Именно это свойство и привело в ходе эволюции к изменениям, вызвавшим процессы ксерогенеза, гидрогенеза и галогенеза.

Накопив достаточный экспериментальный материал и обобщив имевшиеся литературные данные, Павел Александрович вначале [56] разработал свою собственную детальную классификацию растений засушливых местообитаний, а позднее и эколого-физиологическую классификацию растений различных местообитаний [324]. При этом классификация растений сухих местообитаний стала еще более детализированной. Обе классификации П.А. Генкеля представляются – в сопоставлении с аналогичными классификациями других авторов – особенно обстоятельными. В них четко показана чрезвычайная неоднородность ксерофитов в отношении как анатомо-морфологической структуры, так и способов регуляции своего водного режима. Всех ксерофитов П.А. Генкель разделил на несколько подгрупп. Приводим сначала его первую [56] общую классификацию растений засушливых местообитаний.

А. Ксерофиты

1. Суккуленты.
2. Эвксерофиты.
3. Гемиксерофиты.
4. Пойкилоксерофиты.

Б. Ксерофитоиды

1. Ксерофитоидные гелиофиты.
2. Суккулентоидные гелиофиты.

В. Псевдоксерофиты

1. Эфемеры.
2. Эфемероиды.
3. Эфемерофиллы.

Перечисленные группы Павел Александрович характеризовал следующим образом.

Суккуленты отличаются неглубоко идущей корневой системой, мясистыми листьями или стеблями, редуцированной поверхностью, водозапасающей тканью, накоплением больших запасов воды и медленным ее расхождением, низким осмотическим давлением клеточного сока, поразительной способностью переносить значительное повышение температуры.

Для эвксерофитов характерны медленная транспирация, снижение транспирации в часы наибольшего напряжения метеорологических факторов, крайне высокая жаростойкость, значительное осмотическое давление клеточного сока, способность переносить длительное завядание, наличие покрова из волосков, которые замедляют транспирацию, а также несколько ограничивают перегрев.

Гемиксерофитам свойственна весьма длинная корневая система, часто идущая от грунтовой воды и бесперебойно снабжающая растения водой. Они отличаются большой интенсивностью транспирации и ксероморфной структурой, высоким осмотическим давлением клеточного сока, менее жароустойчивы, чем эвксерофиты, обладают слабой водоудерживающей способностью и не выносят длительного завядания.

Пойкилоксерофиты – это пойкилогидровые растения, не регулирующие свой водный режим и переносящие засуху благодаря исключительной способности их протопластов к высыханию до воздушно-сухой массы. Достигнув последнего, они впадают в криптобиоз (анабиоз) и в этом состоянии переносят засуху. При увлажнении возобновляют активную жизнедеятельность.

Для ксерофитоидных гелиофитов характерно высокое осмотическое давление клеточного сока. Интенсивность транспирации у них занимает промежуточное положение между эвксерофитами и гемиксерофитами, жаростойкость не ниже, чем у гемиксерофитов. Устойчивы к обезвоживанию.

Суккулентоидные гелиофиты имеют более слабо выраженную суккулентность, чем настоящие суккуленты.

Псевдоксерофиты уходят от засухи, под которую попадают только покоящиеся органы (семена, луковицы, клубни, корневища). К этой категории относятся эфемеры – однолетние травянистые растения, вегетирующие рано весной, когда почва еще достаточно увлажнена осенне-зимними осадками, эфемероиды – многолетние травянистые растения, эфемерофиллы – многолетние растения, теряющие свою листву в засушливый период.

Эколого-физиологическая классификация растений различных местообитаний, предложенная Павлом Александровичем значительно позднее [324], выглядит следующим образом.

А. Ксерофиты

Суккуленты (запасают воду, используют эндогенную воду):

- а) стеблевые (кактусы);
- б) листовые (алоэ).

Эвксерофиты:

- а) травянистые степные;
- б) травянистые пустынные (гиперксерофиты, гипоксерофиты);
- в) древесные.

Гемиксерофиты:

- а) степные, мало жароустойчивые;
- б) пустынные, более жароустойчивые.

Пойкилоксерофиты (при сильном обезвоживании переходят в криптобиоз (анабиоз):

аэрофитные водоросли, большинство лишайников, некоторые мхи, ряд папоротников и папоротникообразных, немногие цветковые растения (*Myrothamnus flabellifolia* и др.).

Стипаксерофиты:

степные злаки (*Stipa* sp. *Koehleria* и др.)¹.

Криоксерофиты:

подушкообразные растения на холодных почвах и вечной мерзлоте Забайкалья.

Лауроксерофиты:

вечнозеленые растения Средиземноморья (*Ruscus aculeatus* и др.).

Гигроксерофиты:

Phragmites communis, *Scirpus lacustris* и др.

Эфемерофильные ксерофиты:

Fouqeria splendens, *Amygdalus bucharica* и др.

Аэроксерофиты (растут за счет атмосферной влаги, в частности туманов):

хвойниковое растение *Welwitschia mirabilis*.

¹ Стипаксерофиты – узколистные злаки, которые способны переносить сравнительно большой перегрев и умеренный водный дефицит. Имеют сильно разветвленную корневую систему, располагающуюся, в основном, в верхних горизонтах почвы.

Б. Ксерофитоиды

Суккулентоидные гелиофиты:

Sedum purpureum и др.

Ксероморфные гелиофиты:

Fragaria collina и др.

Телаксерофитоиды:

Phlomis tuberosa, *Filipendula hexapetala*, *Lathyrus tuberosus* и др.

Однолетники песчаных пустынь (вегетируют только во влажные годы).

В. Псевдоксерофиты

Эфемеры:

лесные, полупустынные и пустынные.

Эфемероиды:

лесные, полупустынные и пустынные.

Эфемерофиллы.

Г. Мезофиты

Гелиофитные.

Суккулентные, сциофитные.

Эфемероподобные:

яровые злаки, пшеница, овес, ячмень и др.

Д. Гигроморфные растения

Растения, не регулирующие своего водного режима (пойкилогидровые):

а) пойкилогигрофиты;

б) пойкиломезофиты.

Растения, регулирующие свой водный режим (гигрофиты).

Водные растения пресных водоемов:

а) гидрофиты;

б) гидатодофиты.

Ж. Галофиты

Водные (морские и других засоленных водоемов):

а) стеногалинные;

б) эвригалинные.

Полусухопутные:

растения мангров и другие растения черты приливов

Наземные:

а) эвгалофиты (накапливающие соли):

1) галосуккулентные формы;

2) галоксерические формы.

- б) криногалофиты (выделяющие соли);
- в) глюкогалофиты (мало поглощающие соли);
- г) локогалофиты (локализующие соли).

По мнению Павла Александровича, мезофиты, несомненно, дали начало ксерофитоидам, а из последних образовались ксерофиты; некоторые ксерофиты произошли непосредственно из мезофитов. Пойкилоксерофиты являются как первичными (большинство низших растений), так и вторичными – некоторые мхи, папоротникообразные и немногочисленные цветковые растения. Резко различающиеся друг от друга группы ксерофиты произошли, очевидно, от разных мезофитов. Весьма вероятно, что и отдельные группы галофитов произошли от гигрофитов, а другие – от мезофитов.

Несомненно, что для разработки подобной классификации автор должен превосходно знать не только физиологию, но также ботанику (анатомию, морфологию, систематику) и экологию, а главное – быть широко эрудированным биологом вообще. Именно таким и был П.А. Генкель.

Предпосевное закаливание к засухе

Приступая к широкомасштабным исследованиям по засухоустойчивости, П.А. Генкель поставил перед собой задачу не только охарактеризовать отрицательное воздействие засухи и выявить конкретные пути адаптации к ней растений, но и разработать практические мероприятия по борьбе с этим пагубным явлением путем повышения засухоустойчивости растений.

В 1920-х годах И.И. Туманов [1926] пытался закалывать против засухи вегетирующие растения, подвергая их одно- или многократному (до 16 раз) завяданию. При этом засухоустойчивость действительно увеличивалась. Однако вместе с тем задерживался рост, тратились ранее накопленные питательные вещества и в целом продуктивность растений сильно снижалась. Следовательно, закалка достигалась слишком дорогой ценой и для практических целей себя не оправдывала.

Исходя из представления о повышенной пластичности и приспособляемости растений, прежде всего в молодом возрасте, П.А. Генкель разработал и теоретически обосновал принципиально новый подход к проблеме закаливания против засухи – предпосевное закаливание семян. Он решил закалывать не взрослые, вегетирующие растения (подобно тому, как это делал И.И. Туманов), а набухшие, слегка наклюнувшиеся, но еще не

тронувшиеся в рост семена. Предложенный им прием заключался в чередовании (обычно трехкратном, а иногда и однократном) намачивания и подсушивания набухших семян. Последние выдерживали 24 или 48 ч в намоченном состоянии, а затем подсушивали на воздухе или в сушилках до воздушно-сухого состояния. Таким образом, Павел Александрович заставил растение переносить засуху и адаптироваться к ней еще до посева. Закаливание приводило к глубокой перестройке жизнедеятельности развивавшегося зародыша и, как следствие, к значительному, причем необратимому, повышению устойчивости растения к обезвоживанию и перегреву на протяжении всего онтогенеза. Более того, некоторые виды растений сохраняли закаленное состояние даже в нескольких последующих поколениях, т.е. предпосевное закаливание могло вызвать длительную модификацию. Одновременное повышение устойчивости предпосевно закаленных растений как к обезвоживанию, так и к перегреву П.А. Генкель обычно приводил в качестве наглядного примера сопряженной устойчивости [324].

Павел Александрович установил, что непременным условием успеха при проведении закаливания является своевременный выбор момента первого подсушивания набухших семян: важно провести его до начала деления клеток зародыша. Вместе с тем выяснилось, что к закаливанию способны только те виды растений, которые выдерживают более или менее длительное завядание и адаптируются к нему; чем растение хуже переносит обезвоживание, тем труднее оно проходит процесс закаливания [324].

Подобного закаливания против засухи до работ П.А. Генкеля (начало 30-х годов XX в.) не проводил никто. Правда, имелось некоторое количество публикаций как отечественных, так и зарубежных исследователей, обнаруживших способность набухших, а затем высушенных семян прорасти после нового намачивания и набухания. В своей монографии [56] Павел Александрович подробно разбирает результаты этих опытов. Несмотря на несомненный интерес, упомянутые опыты носили сугубо отрывочный, эпизодический характер, а в теоретическом отношении вопрос о предпосевной закалке против засухи и вовсе был не разработан – он даже вообще не поднимался.

Таким образом, П.А. Генкель по праву явился основоположником нового, чрезвычайно плодотворного и перспективного направления исследований – повышения устойчивости растений к экстремальным условиям путем предпосевного закаливания еще не тронувшихся в рост наклюнувшихся семян.

Хотя первые опыты по предпосевному закаливанию к засухе были поставлены П.А. Генкелем совместно с С.С. Колотовой еще в 1932 г. [15], интерес к всестороннему изучению подобного закалывания не ослабевал у Павла Александровича на протяжении всей его последующей научной деятельности, т.е. около 50 лет. В итоге многолетних тщательных исследований накоплен весьма солидный фактический материал, касающийся как самой техники проведения закалывания во всех ее деталях (в том числе в зависимости от особенностей опытного объекта), так и сущности индуцируемых закалыванием физиологических изменений [15, 18, 20, 25, 29, 33, 34, 36, 45, 56, 57, 80, 101, 102, 149, 166, 167, 170, 179, 186, 193, 194, 205, 237, 254, 258, 299, 305, 306, 309, 321, 324, 326, 328]; составлены соответствующие методические инструкции [27, 30, 56, 238, 324].

При работе с такими сельскохозяйственными культурами, как озимая и яровая пшеница, ячмень, просо, кукуруза, гречиха, подсолнечник, фасоль, сахарная и столовая свекла, морковь, томаты, огурцы, дыни и др., установлено, что в условиях засухи предпосевно закаленные растения на 20–30% увеличивают урожай по сравнению с незакаленными. Существенно, что закалывание не снижает всхожести семян.

Подводя итоги широкого практического применения предпосевного закалывания, П.А. Генкель отмечает, что данный прием легче всего применять к овощным культурам, поскольку для посева требуется относительно небольшое количество семян (томаты, морковь), а для зерновых его можно использовать только при условии широкой механизации всех процессов или же для семенных участков.

Метод предпосевного закалывания П.А. Генкеля одобрен во многих научно-исследовательских учреждениях как нашей страны, так и за рубежом. Он успешно прошел испытания в производственных условиях, включая опытные станции, колхозы и совхозы. Этот метод апробирован в ряде стран, в том числе в Индии, Китае, Болгарии, Австралии, где всегда давал в засушливых условиях хорошие результаты.

Особенность предпосевного закалывания к засухе по методу П.А. Генкеля заключается в том, что это закалывание не только повышает засухоустойчивость как таковую, но и оказывает поразительно мощное, причем пролонгированное воздействие на всю жизнестойкость растений, стимулируя жизненные процессы подобно универсальному биогенному стимулятору. В частности, предпосевная закалка к засухе приводит к повышению не только засухоустойчивости, но и морозоустойчивости, а также устойчи-

вости растений к сульфатному засолению (это еще один пример положительной сопряженной устойчивости).

П.А. Генкелем и его сотрудниками показано, что у закаленных растений увеличивается функциональная активность хроматина и интенсифицируется весь метаболизм, в том числе энергетический обмен при дыхании. Возрастают интенсивность дыхания, фотосинтеза, синтеза белка, содержание ДНК и особенно РНК, АТФ, фосфорилирующая активность митохондрий и коэффициент Р/О, активность многих ферментов. Увеличиваются гидрофильность биоколлоидов, содержание связанной воды, осмотическое давление клеточного сока, вязкость и эластичность протопласта, стабилизируются мембраны. Все это способствует увеличению оводненности и водоудерживающей способности закаленных растений. Благодаря усилению дыхания у закаленных растений образуется больше метаболической воды, чем у незакаленных. Особо важное значение Павел Александрович придавал увеличению энергетической эффективности дыхания, поскольку повреждающее действие засухи тесно связано с нарушением энергетического обмена при дыхании – с подавлением окислительного фосфорилирования и уменьшением содержания кислоторастворимых фосфорорганических соединений [Жолкевич, 1968].

У закаленных растений развивается ксероморфная структура: у них сеть жилок гуще, клетки эпидермиса и устьиц мельче, число устьиц на единицу листовой поверхности больше; в то же время площадь листа увеличена, т.е. наблюдается несколько особый тип ксероморфизма, поскольку обычно развитие ксероморфной структуры сопровождается уменьшением размеров листьев, иными словами, ксероморфизм обычно связан с некоторым угнетением ростовых процессов. У закаленных же растений ксероморфизм возникает как новообразование, обусловленное стимуляцией ростовых процессов, в частности клеточных делений в меристематических тканях. Стимуляция ростовых процессов у закаленных растений может быть связана с индуцированным закаливанием уменьшением содержания в тканях ингибиторов роста.

Закаленные растения обычно имеют более развитую корневую систему, обладающую повышенными величинами как общей, так и активной поглощающей поверхности, что увеличивает способность корней поглощать воду и минеральные вещества по сравнению с незакаленными растениями.

Предпосевное закаливание существенно сказывается и на генеративных органах. Если у незакаленных растений при засухе

часто повреждаются пыльца и клетки археоспория, в результате чего вместо тетрад возникают триады, диады, монады, то у закаленных растений стерильной пыльцы оказывается значительно меньше и в большинстве клеток археоспория образуются нормальные тетрады. Таким образом, создаются более благоприятные условия для оплодотворения.

Даже при отсутствии засухи закаленные растения обладают более интенсивным ростом и продуктивностью, чем растения незакаленные; у них лучше всхожесть и энергия прорастания, а также, что особенно интересно, более совершенна саморегуляция физиологических процессов. В качестве примера более совершенной саморегуляции Павел Александрович приводит любопытные данные по интенсивности транспирации: у закаленных растений в утренние и вечерние часы она выше, чем у незакаленных, тогда как в середине дня, наоборот, значительно ниже [56, 324].

Физиологические различия между незакаленными и закаленными растениями сохраняются на протяжении всей вегетации, но сказываются несколько различно в зависимости от фазы развития. Повышенная засухоустойчивость закаленных растений особенно рельефно проявляется в критический период развития [56].

Метод предпосевного закаливания оказался высоко эффективным для повышения не только засухоустойчивости, но и устойчивости к другим стресс-факторам – засолению, холоду (подробнее об этом речь пойдет ниже, в соответствующих разделах).

Фактически разработка метода предпосевного закаливания растений к неблагоприятным внешним воздействиям явилась одним из наиболее выдающихся достижений биологов в XX в.

П.А. Генкель вполне обоснованно считал, что метод предпосевного закаливания особенно перспективен, прежде всего, для селекционных целей – при выведении новых засухоустойчивых сортов. По его мнению, отбор засухоустойчивых форм дает лучшие результаты, если он проводится на фоне предпосевного закаливания, т.е. пары для скрещивания подбираются из закаленных растений с повышенной засухоустойчивостью. «Закаливание, – пишет он, – позволяет использовать наибольший диапазон засухоустойчивости, возможный для данной популяции или сорта. Эффективными, как мы считаем, могут быть и подбор пар при скрещивании из закаленных растений и закаливание полученного гибридного материала. Отличаясь высокой пластичностью, этот материал способен дать весьма перспективные по засухоустойчивости формы. Одну из ближайших задач практического использования метода предпосевного закаливания мы усматриваем именно в применении его для селекционных целей» [166. С. 95].

Обнадеживающие результаты были получены при сочетании предпосевного закаливания с обработкой семян ретардантами, в частности хлорхолинхлоридом [324]. Помимо предпосевного закаливания, П.А. Генкель предложил метод увеличения жароустойчивости путем повышения вязкости цитоплазмы. С этой целью сухие семена или зерновки в течение суток выдерживаются в 0,2%-ном растворе хлористого кальция, который значительно повышает вязкость цитоплазмы и устойчивость к перегреву. Аналогичным действием обладают и некоторые микроэлементы, в особенности бор [324].

Методы диагностики засухоустойчивости

В ходе многолетней работы П.А. Генкель пришел к заключению, что прямые методы испытания на засухоустойчивость в полевых условиях или засушнике обязательно должны сопровождаться дополнительным определением устойчивости к обезвоживанию и перегреву в лабораторной обстановке. В своей последней монографии [324] он достаточно подробно описал все соответствующие лабораторно-аналитические методы – как существовавшие до начала его собственных исследований, так и предложенные им самим. П.А. Генкель разработал целый ряд методов [90, 91, 101, 109, 117, 246, 259, 278, 305, 317, 324]. Для определений устойчивости к обезвоживанию – это эксикаторный метод, методы крахмальной и белковой проб, гидролиза статолитного крахмала в корневом чехлике, определение эластичности цитоплазмы; для диагностики устойчивости к перегреву (жароустойчивости) – определение температурного порога коагуляции белков цитоплазмы, определение вязкости цитоплазмы, метод гидролиза статолитного крахмала в корневом чехлике. Все перечисленные методы неоднократно проверялись и нашли самое широкое применение.

Изучение физиологии пойкилоксерофитов и семян в аспекте проблемы криптобиоза

Интерес к изучению криптобиоза (анабиоза) пробудил у Павла Александровича еще его отец – А.Г. Генкель. В дальнейшем ему пришлось вплотную заняться проблемами этого столь загадочного явления, работая с пойкилоксерофитами, а также с семенами и плодами.

Термины «криптобиоз» и «анабиоз» сплошь и рядом считаются чуть ли не синонимами. Однако, по мнению Павла Алексан-

дровича, термин «криптобиоз», несомненно, более корректен, нежели чаще применяемый термин «анабиоз»: «криптобиоз» означает «скрытую жизнь», тогда как «анабиоз» – жизнеспособное, но не активное состояние. Непродуманное использование термина «анабиоз» привело к широко распространенному неверному представлению, согласно которому жизнь в состоянии анабиоза якобы совершенно останавливается, а при наступлении благоприятных условий возникает вновь. При употреблении же термина «криптобиоз» имеется в виду сохранение жизни, но в качественно ином состоянии. Поэтому при выходе из криптобиоза и возвращении к активной жизнедеятельности вовсе не требуется возникновения жизни заново.

Итак, будем исходить из того, что криптобиоз – это состояние скрытой жизни, когда жизненные процессы полностью не останавливаются, но настолько сведены к минимуму, что они практически не улавливаются доступными в настоящее время методами исследования. Именно этим состояние криптобиоза и отличается от состояния активной жизнедеятельности.

При изучении физиологии довольно обширной группы, в основном низших растений – пойкилоксерофитов, П.А. Генкель непосредственно выявил органическую связь криптобиоза и засухоустойчивости у этих чрезвычайно любопытных растений [56, 228, 240–242, 247, 261, 283, 290, 303, 324, 332]. Он установил, что пойкилоксерофиты, являющиеся самыми засухоустойчивыми растениями, способны переносить обезвоживание вплоть до воздушно-сухого состояния только благодаря тому, что они впадают в криптобиоз; при последующей же регидратации они полностью восстанавливают активную жизнедеятельность. Существенно, что способные впадать в криптобиоз растения или вообще не имеют вакуолей, или же их вакуоли очень мелкие. По данным П.А. Генкеля, обезвоживание до воздушно-сухого состояния является для пойкилоксерофитов не патологией, а нормой реакции, сложившейся в ходе эволюции. Именно поэтому по мере прогрессирования обезвоживания они не обнаруживают характерной для типичных гомеогидровых растений двухфазной ответной реакции, выражающейся в том, что на начальном этапе обезвоживания ряд физиологических процессов активируется – усиливается дыхание и наблюдается кратковременный подъем фотосинтеза (феномен Бриллиант), а затем подавляется (сплошь и рядом достаточно резко). Наличие подобной двухфазной ответной реакции обычно свидетельствует о том, что организм испытывает стрессорное воздействие. Для пойкилоксерофитов же засуха – не стресс, а норма.

У пойкилоксерофитов при наступлении засухи интенсивность дыхания и фотосинтеза вообще не возрастает, а постепенно, плавно снижается до самого конца обезвоживания. На заключительном этапе обезвоживания протопласт не коагулирует, но сжимается (имеет место плазмоконтракция – отхождение плазмы от клеточных стенок; у некоторых пойкилоксерофитов наблюдается равномерное сжатие всей клетки вместе с оболочкой, т.е. циторриз). При этом протопласт приобретает очень высокую вязкость, что свидетельствует о значительном уменьшении степени дисперсности биокolloидов. Этот процесс изменения структуры Павел Александрович назвал гелефикацией, при которой не нарушаются целостность внутриклеточных структур (в частности, мембран и рибосом) и потенциальная согласованность метаболизма. Однако гелефикация возможна лишь при сохранении энергетической полноценности дыхания до самого конца обезвоживания. Действительно, судя по тому, что содержание кислото-растворимых фосфорорганических соединений, в том числе АТФ, по мере обезвоживания не только не уменьшается, но, наоборот, даже несколько возрастает, дыхание пойкилоксерофитов остается энергетически эффективным вплоть до перехода в криптобиоз. Поэтому в состоянии криптобиоза их клетки хорошо обеспечены макроэргическими соединениями, способствующими сохранению ферментов и целостности внутриклеточной структуры, а при регидратации – быстрому возобновлению активной жизнедеятельности. Соответствующие данные были получены в опытах с пойкилоксерофитными видами мхов, лишайников и цианобактерий *Nostoc*. Под влиянием 2,4-динитрофенола, разобщающего окисление с фосфорилированием, пойкилоксерофиты теряют способность впадать в криптобиоз [290], что подчеркивает ведущую роль сохранения энергетически полноценного дыхания для перехода в состояние криптобиоза. Сохранение энергетически полноценного дыхания вплоть до конца обезвоживания П.А. Генкель считал непременным условием успешного перехода растения в криптобиоз, а углубление представлений о роли макроэргических связей при этом – важнейшей задачей будущих исследований [324].

Заслуживают особого внимания результаты опытов с пойкилоксерофитным мхом *Funaria hydrometrica* [332]. Оказалось, что этот мох вступал в криптобиоз только при относительно медленном обезвоживании (до 90 мин). При быстром же обезвоживании (40–50 мин) наблюдалась типичная двухфазная ответная реакция: вначале повышение интенсивности дыхания, а затем ее резкое снижение; к концу обезвоживания большинство клеток уже по-

гибало. Следовательно, никакого перехода в криптобиоз не наступало. Павел Александрович объясняет это тем, что в природной обстановке столь быстрого высушивания обычно не происходит. В процессе эволюции для пойкилоксерофитов нормой стало сравнительно медленное обезвоживание. Очень быстрое высушивание в эту норму не входит, являясь для них уже патологией. Поэтому оно и вызывает двухфазную ответную реакцию, свидетельствующую о повреждении растений.

При изучении особенностей криптобиоза П.А. Генкель не ограничился лишь пойкилоксерофитами, а обратился также к работе с семенами и плодами, поскольку предположение о том, что семена находятся в криптобиозе, уже высказывали такие крупные физиологи, как П. Беккерель и Г. Молиш (Павел Александрович в своей последней монографии [324] цитирует их публикации, относящиеся соответственно к 1907 и 1923 гг.). Однако позднее все же возобладало представление о нахождении семян не в криптобиозе, а в состоянии органического или глубокого покоя.

П.А. Генкель на основании проведенных им опытов пришел к выводу, что на определенном этапе своего развития созревшие семена, равно как зерновки и семянки большинства растений, находятся не в состоянии покоя, а в криптобиозе [242, 324, 332]. Об этом свидетельствуют очень высокая вязкость цитоплазмы, приобретающей характер плотного геля, значительное увеличение содержания кислоторастворимого органического фосфора (в том числе АТФ), сохранение белоксинтезирующей системы, а также плазмоконтракция. Что же касается органического покоя, то, по мнению Павла Александровича, семена большинства культурных травянистых растений проходят его еще в процессе послеуборочного дозревания, т.е. до вхождения в криптобиоз. Поскольку зрелые семена находятся не в состоянии покоя, а в криптобиозе, хранить их следует при несколько меньшей влажности, чем это обычно принято.

Покой существенно отличается от криптобиоза. Прежде всего, различается агрегатное состояние содержимого клеток. В криптобиозе протопласт гелефицирован, а в покое он имеет характер вязкой жидкости. Хотя при покое обмен веществ и ослаблен, тем не менее он отчетливо проявляется, тогда как при криптобиозе он практически не улавливается. Во время глубокого покоя происходит обособление протопластов, когда плазмодесмы втягиваются внутрь клетки. Несмотря на то что этот процесс и похож на плазмоконтракцию при криптобиозе, он не тождествен ей, поскольку агрегатное состояние клеточного содержимого различно.

Глава VI

Исследования глубокого покоя и его связи с морозоустойчивостью растений

Открытие явления обособления протопластов в период глубокого покоя

Первая публикация П.А. Генкеля и Е.З. Окниной, посвященная изменениям состояния протоплазмы во время периода покоя, появилась в 1945 г. [47]. А 6 мая 1960 г., на основании решения Государственного комитета по делам изобретений и открытий СССР, в Государственном реестре открытий СССР под № 5 было зарегистрировано открытие П.А. Генкеля и Е.З. Окниной с приоритетом открытия 29 ноября 1945 г. Авторам выдан диплом на открытие, сформулированное следующим образом: «Установлено ранее неизвестное явление обособления протоплазмы в растительных клетках при переходе их в состояние покоя. Обособление протоплазмы выражается в потере связи между клетками, разобщении плазмодесм и отхождении протоплазмы от стенок клеток. При выходе клеток из состояния покоя обособление протоплазмы прекращается».

Следует отметить, что термин «покой» не вполне удачен, хотя он прочно и вошел в научную литературу. Этот термин появился и утвердился, вероятно, вследствие того, что наиболее бросающейся в глаза чертой растения, находящегося в состоянии покоя, является остановка видимого роста, т.е. новообразования органов и элементов клеточных структур, а также замедление ряда физиологических процессов; поэтому может показаться, что растение словно замирает. Между тем, жизненные процессы в состоянии покоя отнюдь не останавливаются, они лишь претерпевают весьма существенные изменения [Сабинин, 1963]. Эти изменения тесно связаны с перезимовкой или же с подготовкой к новому ростовому циклу.

П.А. Генкель различал три фазы покоя: 1) органический покой, из которого растение не выходит ни при каких воздействиях; в это время осуществляются кардинальные перестройки нуклеинового и белкового обмена, о чем свидетельствует отрицательная реакция Фейльгена на ДНК и Браше на РНК; 2) глубокий покой, при котором исчезают плазмодесмы и протопласты обособляются, теряя связь с клеточными стенками и между собой; 3) вынужденный покой, когда растение уже

готово возобновить рост, что оно и делает при благоприятных внешних условиях. Глубокий покой может наблюдаться одновременно с органическим или после него. По мнению Павла Александровича, морозоустойчивость наиболее тесно связана именно с глубоким покоем.

Итак, состоянию глубокого покоя свойственны отсутствие видимого роста, снижение интенсивности и изменение направленности метаболизма, а также коренная перестройка внутриклеточной структуры, которую П.А. Генкель и Е.З. Окнина называли обособлением протоплазмы.

Обособлению протоплазмы (в последнее время вместо термина «протоплазма» обычно употребляют термин «протопласт»; им мы в дальнейшем и будем пользоваться) посвящены многочисленные публикации П.А. Генкеля и его сотрудников, в которых подробно описано это крайне интересное явление [47, 59, 61, 62, 88, 94, 98, 142, 169, 180, 181, 183, 185, 189, 198, 213, 227, 231–233, 244, 265].

Обособление заключается в исчезновении плазмодесм, которые разрываются и втягиваются в протопласты, потере контактов протопластов с оболочкой и отходе их от оболочки, сжатию (контрактации) протопластов, иными словами, в утрате связей между отдельными клетками. При этом поверхность клеток у древесных пород покрывается липидным слоем, т.е. протопласты как бы блокируются от внешних воздействий. Липидный слой предохраняет протопласты от чрезмерного обезвоживания. Началу обособления предшествует накопление в клетках сахаров. У озимых культур обособление происходит во время второй фазы закаливания и представляет собой как бы завершающий этап формирования морозоустойчивости растений.

Обособление протопластов можно установить, в частности, по форме плазмолиза. Вследствие отсутствия плазмодесм протопласт в гипертоническом растворе сахарозы быстро принимает округлую форму (т.е. наблюдается выпуклый плазмолиз), а нити К. Хехта (названные так в честь открывшего их в 1912 г. ученого и представляющие собой протоплазматические нити, отходящие от клеточных стенок к плазмализирующемуся протопласту) отсутствуют. Во время же вегетации или неглубокого покоя, когда протопласты соседних клеток соединены плазмодесмами и никакого обособления нет, плазмолиз получается вогнутой формы, а хехтовские нити обнаруживаются без особого труда.

Связь обособления протопластов и морозоустойчивости растений

П.А. Генкель рассматривал обособление протопластов как морфологическое выражение глубоких изменений в обмене веществ и структуре содержимого клеток, которые позволяют растению переносить трудные условия перезимовки.

Павел Александрович, его сотрудники и последователи показали, что состояние покоя у большинства древесных и кустарниковых пород значительно глубже, чем у многолетних травянистых растений. Из травянистых наименее морозостойкими являются озимые культуры. Соответственно состояние глубокого покоя и обособление протопластов у них выражены не столь рельефно. Далеко не все цитрусовые культуры имеют глубокий покой и обособление протопластов. У цитрусовых, обладающих этим свойством, оно сильнее проявляется в условиях севернее расположенного Сочи, чем в Сухуми, находящегося южнее. В общем же, чем сильнее выражено обособление протопластов и чем больше тканей оно охватывает, тем устойчивее растения к отрицательным температурам. Находящиеся в глубоком покое растения в зимнее время сохраняют больше питательных веществ, которые используются после начала роста весной.

Явление обособления протопластов и исчезновения плазмодесм оказалось возможным использовать при диагностике глубины покоя и морозоустойчивости растений [88, 94, 103, 180, 183, 189, 213, 231]. В качестве дополнительных диагностических признаков П.А. Генкель рекомендовал наблюдения за характером плазмолиза в гипертоническом (например, молярном) растворе сахарозы (выпуклая форма плазмолиза и отсутствие нитей Хехта соответствуют состоянию глубокого покоя, вогнутая форма плазмолиза и наличие нитей Хехта – переходу в состояние покоя или же выходу из него), а также определение скорости наступления колпачкового плазмолиза в растворах роданистого калия (чем медленнее наступает колпачковый плазмолиз, тем меньше степень набухания цитоплазмы и тем устойчивее состояние покоя); особенно четко эту зависимость можно наблюдать у древесных пород.

Открытие П.А. Генкеля и Е.З. Окниной получило многочисленные подтверждения как в нашей стране, так и за рубежом. Однако нашлись и недоброжелатели, выступившие с безапелляционными заявлениями о полной несостоятельности всей концепции П.А. Генкеля и Е.З. Окниной [Александров, Шухтина, 1964, 1966; Метлицкий, Тюрина, 1966].

В.Я. Александров и Г.Г. Шухтина при этом ссылались на результаты своей экспериментальной работы, проведенной в течение двух лет в основном с зимующими под снегом травянистыми растениями. По их мнению, обособление протопластов есть артефакт, обнаруживаемый только при приготовлении срезов, а при рассмотрении отдельных отрезков листа никакого обособления не наблюдается. Это заключение В.Я. Александров преднамеренно афишировал на различных научных форумах, благодаря чему оно получило непомерно широкую огласку.

П.А. Генкель терпеливо и обстоятельно отвечал на высказанные возражения [213, 231, 233]. Он объяснил, что В.Я. Александров и Г.Г. Шухтина допустили серьезную методическую ошибку, используя в своей работе силиконовое масло, которое (особенно при низкой температуре) быстро проникает в клетку и накапливается в вакуоле. Поэтому приводимый этими авторами характерный вид клеток в силиконовом масле с ярко выделяющейся вакуолью является не нормальным изображением клетки при перезимовке, а артефактом, и применять на морозе силиконовое масло для изучения явления обособления протопластов нельзя. Кстати, непригодность силиконового масла для прижизненных клеточно-физиологических исследований достаточно убедительно показана в работе Ф.Д. Сказкина [1968]. В работе Александрова и Шухтиной не было контроля, так как все свои наблюдения они вели только на зимующих растениях и нигде не приводили сравнительных наблюдений на растениях, вышедших из покоя. И, вообще, эти авторы не имели надлежащего биологического критерия наличия глубокого покоя, так как судили о покое не по реальному состоянию растений, а по календарным датам, что, разумеется, недопустимо.

Развернутым ответом на возражения Александрова и Шухтиной является также весь материал сборника «Физиология состояния покоя у растений», выпущенного в издательстве «Наука» в 1968 г. под редакцией А.А. Прокофьева, Ф.Д. Сказкина и П.А. Генкеля. Этот сборник содержит 18 статей.

Значительно позднее, уже после смерти П.А. Генкеля, ряд зарубежных исследователей опубликовал данные, во многом аналогичные результатам, полученным П.А. Генкелем и Е.З. Окниной, и фактически подтверждающие их корректность [Lachaud, 1989; Malone, Ashworth, 1991; Ristic, Ashworth, 1993, 1994; Larcher, 1995].

Г л а в а VII

Работы по холодостойкости растений. Предпосевное термическое закаливание

Причины повреждений и гибели теплолюбивых растений при низких положительных температурах

Холодостойкости (т.е. устойчивости растений к низким положительным температурам) П.А. Генкель уделил явно меньшее внимание, чем засухо-, морозо- или солеустойчивости, о чем свидетельствует даже простое перечисление его публикаций по данному вопросу [68, 108, 138, 140, 141, 145, 182, 212]. Однако сделано им довольно много. При проведении данных исследований Павла Александровича (девизом которого всегда было единство науки и практики) интересовали не только причины повреждений и гибели теплолюбивых растений при близких к 0° температурах, но и пути повышения устойчивости этих растений к названным температурам.

Первой публикацией явилась выполненная совместно с К.П. Марголиной работа «О причинах гибели растений при низких положительных температурах» [68]. В этой работе установлено, что теплолюбивые растения – огурцы наиболее устойчивы к охлаждению (при 3°) в фазу цветения, когда вязкость протопластов сильно уменьшается. Поэтому авторы высказали предположение, согласно которому устойчивость к охлаждению у теплолюбивых зависит от исходной величины вязкости: чем вязкость ниже, чем выше и устойчивость, ибо тем больше понадобится времени для возрастания вязкости до критического предела, при котором обмен веществ не сможет нормально осуществляться. Возрастание вязкости, по их мнению, должно привести к замедлению обмена, агрегации и коагуляции протопласта. Следует отметить, что Павел Александрович вообще придавал изменениям вязкости решающее значение для устойчивости растений к высоким и низким температурам [122], поскольку вязкость является интегральным показателем структурированности протопласта. В упомянутой работе П.А. Генкеля и К.П. Марголиной также установлен интересный факт ослабления у охлаждавшихся растений связи белка с хлорофиллом, следствием чего явилась повышенная извлекаемость последнего; содержание хлорофилла уменьшалось.

В опытах, выполненных П.А. Генкелем во время пребывания его в Китае [145], подтверждены установленные в работе

В.Н. Жолкевича [1955] данные о двухфазном характере изменений вязкости протопластов у теплолюбивых растений при низких положительных температурах: в начальный период охлаждения вязкость прогрессирующе уменьшается; увеличение же вязкости наступает незадолго до отмирания и является, по-видимому, первым шагом на пути к коагуляции не успевших распасться биокolloидов.

Итоги всех исследований по холодостойкости подведены в написанной Павлом Александровичем совместно с С.В. Кушнirenко монографии «Холодостойкость растений и термические способы ее повышения» [212]. В этой монографии, во-первых, содержится подробный обзор имевшихся к тому времени литературных и собственных данных относительно причин повреждения и гибели теплолюбивых растений при низких положительных температурах, а во-вторых, обобщены и проанализированы результаты опытов по повышению холодоустойчивости теплолюбивых путем предпосевной термической обработки (закаливания) набухших и наклюнувшихся семян.

Относительно причин гибели теплолюбивых растений при низких положительных температурах авторы предлагают нижеследующую гипотезу. Охлаждение вызывает понижение вязкости протопластов, сменяющееся значительным его повышением. С изменениями агрегатного состояния протопластов связаны изменения активности ферментов. Нарушается сопряжение окисления с фосфорилированием и соответственно уменьшается энергетическая эффективность дыхания, вследствие чего ослабляется подача энергии, необходимой для поддержания прижизненной внутриклеточной структуры и осуществления основных жизненных функций. Согласованность процессов обмена необратимо расстраивается, и растение погибает. У холодостойких растений температуры, близкие к 0°, не нарушают обмена веществ или же эти нарушения незначительны и обратимы. Репарационные процессы имеются и у теплолюбивых растений, но лишь при кратковременном влиянии пониженных температур.

Предпосевное термическое закаливание

Начиная работу по предпосевному термическому закаливанию, Павел Александрович руководствовался как собственным опытом, накопленным в ходе проведения предпосевого закаливания к засухе, так и данными, полученными другими исследователями по предпосевному термическому закалива-

нию (первая соответствующая ссылка относится к 1875 г., остальные в основном к 40–50-м годам XX столетия). Некоторые авторы рекомендовали непрерывное охлаждение, большинство же других отдавали предпочтение обработке семян сменой тепла и холода как более эффективному приему по сравнению с непрерывным охлаждением. Закаливание переменными температурами получило особенно широкую известность после работ А.Е. Вороновой, опубликованных в 1950–1959 гг., в которых она сообщала, что предложенная ею предпосевная обработка семян повышала холодостойкость и даже устойчивость к заморозкам томатов, огурцов, арбузов, баклажан, кукурузы [212].

В работе П.А. Генкеля, А.П. Сарычевой, О.А. Ситниковой [108], проведенной в полевых условиях (Московская область), набухшие семена кукурузы закаливали как при постоянной температуре (от 0 до -1° в течение 3 нед), так и при переменной (12 ч при $18-20^{\circ}$, затем при температуре от 0 до -1°). Прибавка урожая зрелого зерна при закалке постоянной низкой температурой составила 30,1%, при закалке переменной температурой – 65,8%, т.е. закаливание при переменной температуре оказалось более эффективным. Следует заметить, что об эффективности заделки Павел Александрович судил по повышению не только холодостойкости, но и продуктивности растений.

П.А. Генкель и С.В. Кушниренко на начальном этапе своей экспериментальной работы провели совместные с А.Е. Вороновой полевые опыты с кукурузой в Далматове (Курганская область). Следующим этапом стали опыты, поставленные в фитотроне ИФРа в Москве. Помимо этого, проводились опыты в различных климатических районах страны с другими теплолюбивыми культурами.

Основными объектами были кукуруза, томаты и огурцы, причем для каждой культуры подобраны оптимальные условия закаливания. Подбор этих условий, естественно, был весьма тщательным, так как малейшие изменения условий (продолжительности намачивания семян, температуры, продолжительности пребывания при ней, последовательности смены температуры, температурного режима после предпосевной обработки) не только снижали эффективность закаливания, но и приводили порой к отрицательным результатам. Как уже было сказано, об эффективности закаливания судили по увеличению не только холодостойкости, но и продуктивности растений.

Обсуждая перспективы предпосевного закаливания, П.А. Генкель и С.В. Кушниренко полагали, что термическое закаливание семян овощных и бахчевых культур благодаря небольшой массе семян, обычно подготавливаемой к посеву, вполне может найти применение в производственных условиях; что же касается таких теплолюбивых культур, как хлопчатник и кукуруза, для производственного посева которых пришлось бы замачивать, охлаждать, а затем высевать большие массы влажных семян, то предпосевное закаливание их семян может найти применение лишь в научно-исследовательской работе по изучению природы холодостойкости, а также в селекционной работе при отборе наиболее холодостойких форм.

Определяя целый ряд физиологических показателей (вязкость протопластов, фотосинтез, дыхание, накопление сухого вещества, содержание хлорофилла и др.), авторы охарактеризовали физиологические особенности закаленных растений в сравнении с незакаленными. В частности, оказалось, что у предпосевно закаленных растений при охлаждении вязкость протопластов в первый период снижается сильнее, а в последующий повышается медленнее, чем у незакаленных. Закаленным растениям при охлаждении свойственны более высокая интенсивность фотосинтеза и дыхания, повышенное содержание белкового азота и хлорофилла, что хорошо согласуется с повышенной интенсивностью ростовых и репродуктивных процессов. В целом же ответные физиологические реакции закаленных растений во многом оказались подобными реакциям растений, холодостойких по своей природе.

В заключение следовало бы отметить, что именно в монографии «Холодостойкость растений и термические способы ее повышения» в главе «Физиологические основы адаптации растений к неблагоприятным условиям существования» впервые выдвинуто впоследствии развитое и углубленное представление о сопряженной устойчивости. Анализируя различные представления о природе ответной реакции живых организмов на различные неблагоприятные внешние воздействия и достаточно резко критикуя концепцию единой устойчивости и неспецифичности ответной реакции растений на все стрессорные воздействия, Павел Александрович вместе с тем ввел понятие о сопряженной устойчивости. Подробнее об этом сказано выше, в соответствующем разделе главы IV.

Глава VIII

Вклад в изучение солеустойчивости растений. Предпосевное солевое закаливание

Исследования по солеустойчивости растений, как и по засухоустойчивости, П.А. Генкель начал еще в Перми и не прекращал на протяжении всей своей научной деятельности [35–38, 40–44, 46, 53, 82, 84, 100, 112, 119, 150, 152, 158, 194, 203, 209, 222, 224, 239, 248, 268, 269, 304]. Последняя публикация датирована 1978 г. Характерно, что уже самые первые работы были посвящены повышению солеустойчивости путем предпосевного закаливания семян [35,36]. Эти работы были выполнены совместно с С.С. Колотовой, которая являлась также соавтором первых работ Павла Александровича по предпосевному закаливанию к засухе [15, 33, 36]. Именно проблеме солеустойчивости посвящено прочитанное Павлом Александровичем в 1950 г. XII Тимирязевское чтение «Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения» [100].

П.А. Генкель предложил следующее определение понятия галофиты: это «растения засоленных местообитаний, легко приспособляющиеся в процессе своего онтогенеза к высокому содержанию солей в почве благодаря наличию признаков и свойств, возникших в процессе эволюции под влиянием условий существования». Гликофитами же он назвал «растения пресных местообитаний, обладающие сравнительно ограниченной способностью приспособляться к засолению в процессе индивидуального развития, так как условия их существования в процессе эволюции не благоприятствовали возникновению данного свойства» [100. С. 74–75].

Неоднородность галофитов и разнообразие путей их адаптации к засолению

П.А. Генкель подчеркивал неоднородность галофитов. Выше, в главе IV, приведена составленная на основе литературных данных и собственных исследований Павла Александровича эколого-физиологическая классификация растений различных местообитаний, в том числе и галофитов. Согласно этой классификации, галофиты, прежде всего, подразделяются на водные, полусухопутные и наземные. К водным галофитам относятся обитатели морских и других засоленных водоемов, которые, в свою очередь, подразделяются на стенога-

линные и эвригалинные формы. Первые из них живут при более или менее постоянных условиях засоления, тогда как вторые переносят значительные колебания засоленности среды. Полусухопутными являются мангровые и другие растения зоны приливов. Наземные галофиты состоят из четырех групп: эвгалофиты (накапливают в своих клетках и тканях большое количество солей), криногалофиты (выделяют избыток солей через специальные железки), глюкогалофиты (отличаются низкой проницаемостью пограничных мембран для солей, что снижает поступление последних; их осмотический актив состоит преимущественно из органических соединений; населяют менее засоленные местообитания) и, наконец, локогалофиты (локализующие соли). На солончаках встречаются еще и псевдоксерофиты, длинная корневая система которых достигает менее засоленных грунтовых вод; они не выносят сильного засоления и «уходят» от него.

Хотя некоторые авторы считали галофитов растениями-солелюбами, Павел Александрович полагал, что галофиты скорее солевыносливые, чем солелюбивые растения. Например, оптимум развития даже такого солеустойчивого растения, как солерос, лежит при засолении субстрата 0,10–0,15% по хлору; при более высоких концентрациях хлора развитие солероса уже угнетается.

Из всех перечисленных выше групп первичными галофитами П.А. Генкель считал лишь морские водоросли, у которых способность обитать в соленой воде возникла очень давно и в пресных водах они существовать уже не могут. Все же остальные галофиты, включая и мангров, произошли от гликофитов. Об этом свидетельствуют, в частности, хорошее прорастание семян многих галофитов в незасоленных средах, а также прорастание семян у мангров на материнском растении – вивипария (живорождение), являющееся несомненным приспособлением к засолению.

Роль разнокачественности засоления

По мнению П.А. Генкеля, господствовавшая с конца XIX в. теория А. Шимпера о физиологической сухости засоленных почв, обусловленной высоким осмотическим давлением почвенного раствора, явно страдала излишней односторонностью, так как, помимо осмотического действия, соли проявляют еще и токсическое действие, которое оказалось гораздо более опас-

ным, чем сугубо осмотическое. Более того, токсическое действие солей, как выяснилось, зависит от их химического состава. Поэтому при изучении солеустойчивости совершенно необходимо учитывать не только общую степень засоления среды, но и его качество, что особенно убедительно установлено в лаборатории П.А. Генкеля его сотрудником Б.П. Строгоновым [1962]. Выявлены три типа солеустойчивости: хлоридоустойчивость, сульфатоустойчивость и карбонатоустойчивость. Представление о роли разнокачественного засоления устранило ряд противоречий, имевшихся в литературе, например об интенсивности транспирации на засоленных почвах (при сульфатном засолении интенсивность транспирации, как правило, увеличивается, а при хлоридном – уменьшается).

В результате проведенных исследований установлено, что в условиях хлоридного засоления формируется галосуккулентная структура, характеризующаяся уменьшением площади листьев, увеличением размера клеток эпидермиса, уменьшением количества устьиц на единицу площади листа, утолщением листовой пластинки за счет разрастания как палисадной, так губчатой паренхимы; уменьшается степень дифференциации сосудистой системы.

При сульфатном засолении развивается галосуккулентная структура. Наряду с утолщением листовой пластинки уменьшаются размеры клеток эпидермиса, увеличивается количество устьиц на единицу площади листа, хорошо развивается и дифференцируется проводящая система.

При хлоридном засолении в большей степени подавляется деление клеток, чем растяжение, тогда как при сульфатном имеет место обратная картина. Вместе с тем при хлоридном засолении интенсивность основных метаболических процессов ниже, чем при сульфатном. В условиях сульфатного засоления по сравнению с хлоридным уменьшается содержание в тканях воды и интенсифицируется транспирация, уменьшаются осмотическое давление клеточного сока, вязкость протопластов, а также степень гидрофильности биоколлоидов. В условиях засоления у бобовых растений накапливаются диаминны (путресцин и кадаверин), оказывающие токсическое действие. Путресцин накапливается при хлоридном, а кадаверин – при сульфатном засолении.

Карбонатное засоление сильно угнетает рост, вызывает хлороз, повышает вязкость и гидрофильность протопластов, ослабляет связь белка с хлорофиллом, усиливает ксероморфизм.

**Отец П.А. Генкеля,
Александр Германович
Генкель (1900 г.)**



**Родители П.А. Генкеля –
Александр Германович и
Анна Алексеевна Генкель
(1910 г.)**



**Семья А.Г. Генкеля (1910 г.): Александр Германович, Анна Алексеевна,
Павел (7 лет), Нина (5 лет), Оля (5 лет), Алеша (2 года)**

**Павел Генкель – ученик
реального училища.
Пермь (1919 г.)**



**Кафедра ботаники
Пермского университета
В центре А.Г. Генкель,
позади него – Павел
(1920-е годы)**





**Кафедра анатомии
и физиологии растений
Пермского университета.
В центре Д.А. Сабинин,
рядом с ним П.А. Генкель
(1920-е годы)**

Д.А. Сабинин (1947 г.)



П.А. Генкель – молодой преподаватель Пермского университета (1920-е годы)



**П.А. Генкель в
лаборатории Пермского
университета
(1920-е годы)**



**Мария Ивановна Генкель
(жена) (1949 г.)**



Кафедра физиологии растений Московского государственного университета

В центре Д.А. Сабинин, крайний слева в первом ряду П.А. Генкель. Вместе с выпускниками 1936 г.



**П.А. Генкель во время
командировки
в Германию (1945 г.)**

**П.А. Генкель
и М.И. Генкель среди
участников экспедиции
в Троицком заповеднике
(1948 г.)**





П.А. Генкель среди участников экспедиции в Каменной степи (1949 г.)



П.А. Генкель с группой учеников (Е.И. Покровская-Лейцина, Г.М. Культиасова-Гринева, К.Л. Мартянова, Н.А. Сатарова, Т.П. Петровская, А.Н. Новоселова, И.В. Цветкова, В.М. Ипекджиян, М.Д. Кушниренко, В.Е. Космакова, К.Ф. Калмыков) (1952 г.)



П.А. Генкель с дочерью Майей (1951 г.)



П.А. Генкель (1952 г.)



**Ирина Григорьевна Суханова (жена)
(1958 г.)**



**В кабинете директора Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева
А.Л. Курсанова**

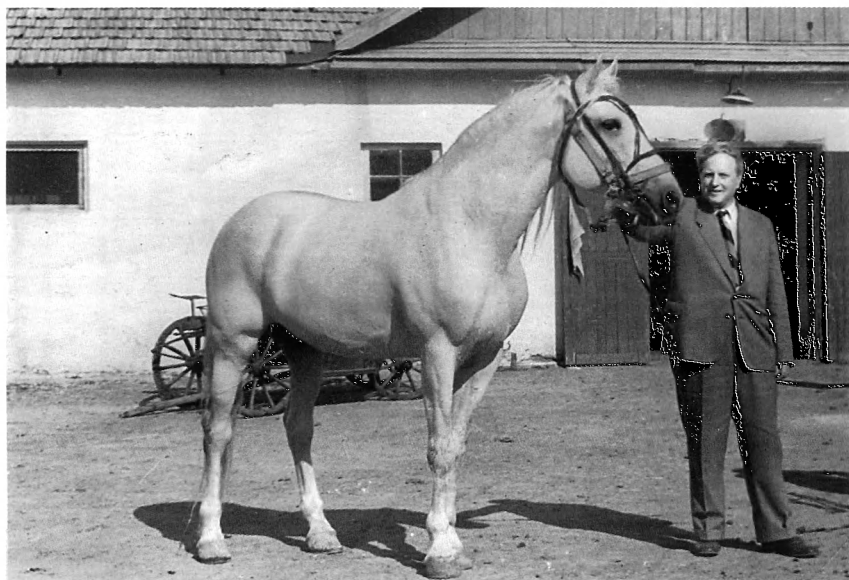
Слева направо – А.А. Ничипорович, А.А. Прокофьев, П.А. Генкель,
И.И. Туманов, А.Л. Курсанов (1953 г.)



П.А. Генкель во время научной командировки в Италию
В перерыве между заседанием на конференции в Риме (1955 г.)



Во Флоренции (1955 г.)



П.А. Генкель в Молдавии (1957 г.)



Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР
У вегетационного домика с сотрудниками лаборатории И.В. Цветковой и
К.А. Бадановой (1957 г.)



**С сотрудниками лаборатории И.Н. Андреевой, Н.Д. Прониной, Л.В. Бакановой
и дочерью Ксенией (1957 г.)**



П.А. Генкель и А.Н. Белозерский (Уфа, 1958 г.)



На Байкале (1957 г.)



В Кишиневском сельскохозяйственном институте (1957 г.)



П.А. Генкель во время научной командировки в Китай (1958 г.)



Китай. Гуаньчжоу (1958 г.)



С сотрудниками Института физиологии растений АН Китая (1958 г.)



Во время научной командировки в Канаду (Торонто, 1959 г.)



Группа сотрудников Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР, собравшихся в связи с проводами на пенсию А.Н. Бояркина (в центре, справа от А.Л. Курсанова) (1961 г.)



**Во время посещения Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева
президентом АН СССР М.В. Келдышем**
Слева направо – Н.Н. Протасова, П.А. Генкель, М.В. Келдыш, А.Л. Курсанов
(1962 г.)



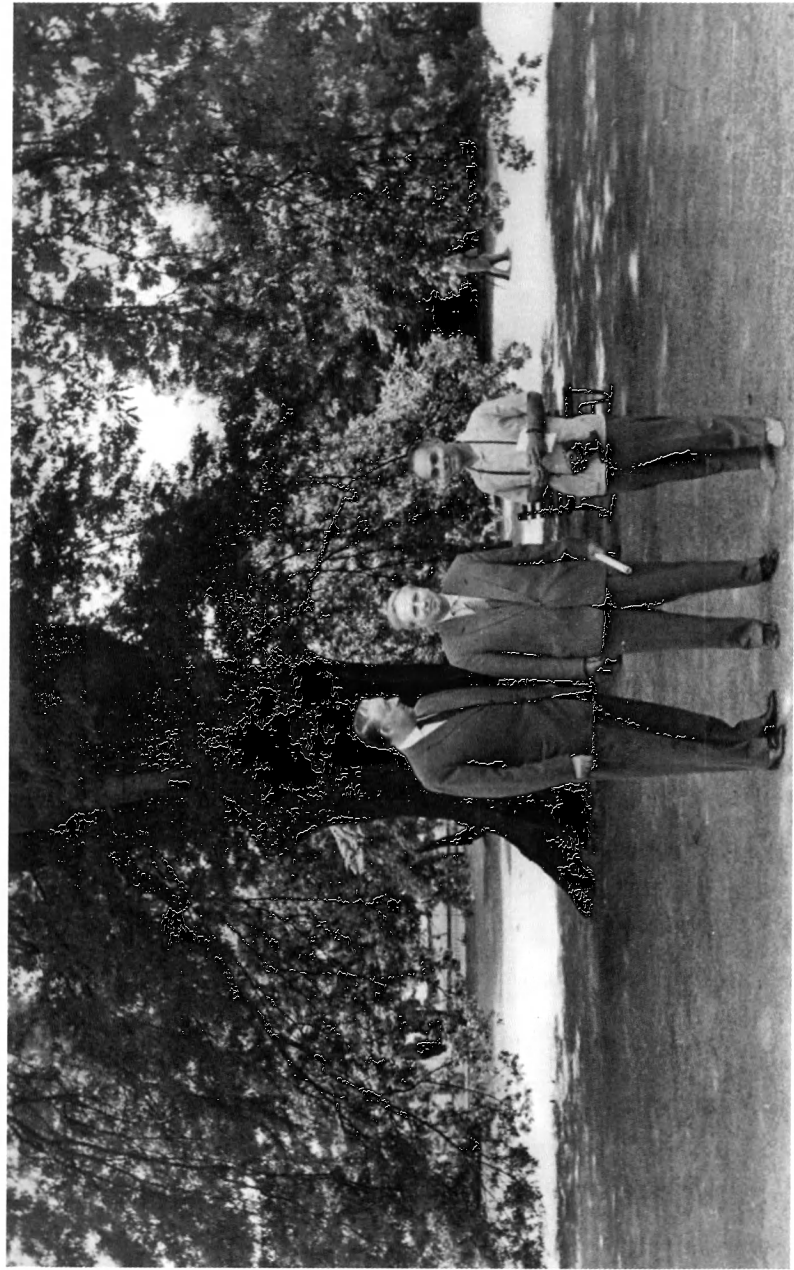
На даче у А.Л. Курсанова с профессором Тюкей (1962 г.)



С сотрудниками лаборатории в «светлом дворике» фитотрона Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР (1963 г.)



В Сибири (Ардеши, 1964 г.)



Лондон, Кью-Гарден (с А.Л. Курсановым и Б.Б. Вартапетяном) (1964 г.)



Во время научной командировки в Великобританию (экскурсия по Эдинбургу, 1964 г.)



Во время научной командировки в Бельгию (1964 г.)



Ашхабад, посещение ботанического сада с профессором Ф.В. Вентом (1965 г.)

**С аспирантом из Сирии
А. Кашланом (1964 г.)**

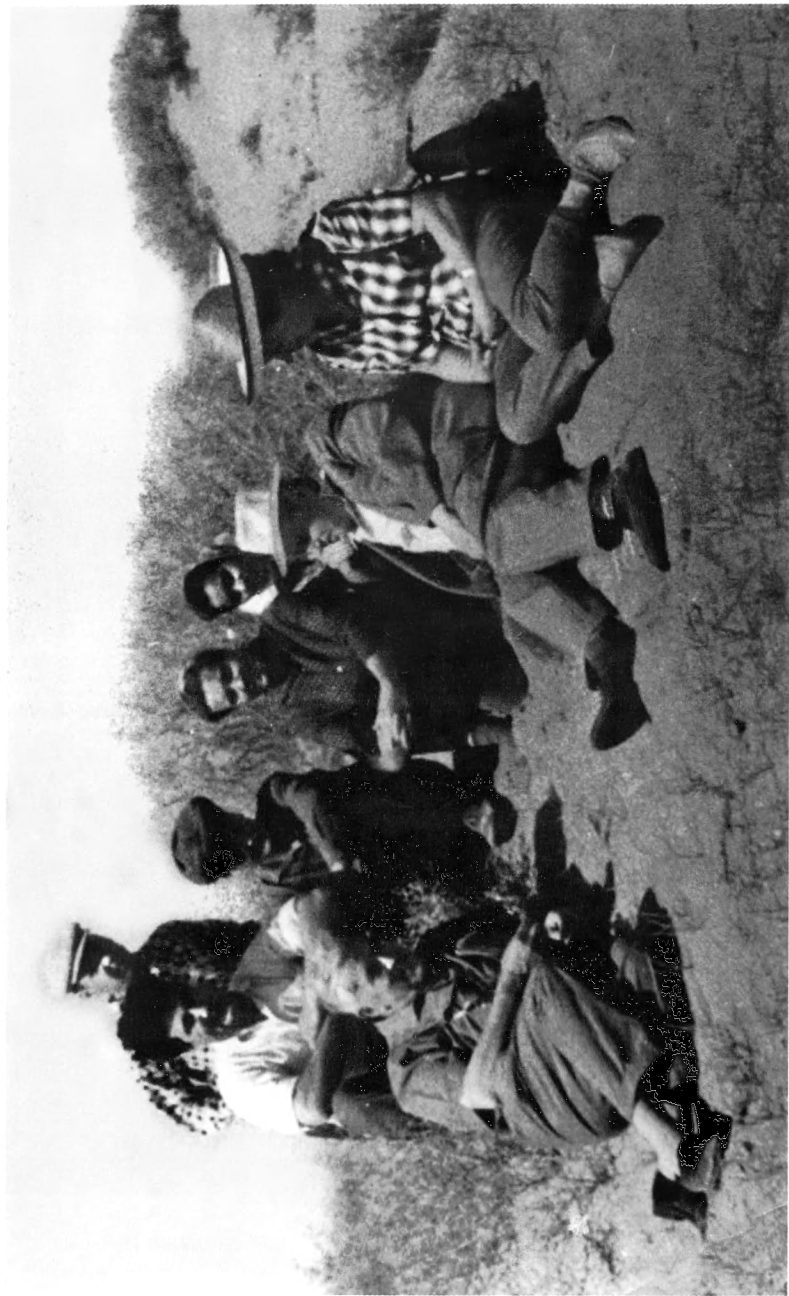


**П.А. Генкель
и А.Л. Курсанов
с индийской коллегой
в ИФРе (1967 г.)**





П.А. Генкель во время научной командировки в Германию (1967 г.)



Каракумы, с профессором Ф.В. Вентом (1965 г.)



С иностранными гостями в «светлом дворике» фитотрона ИФР (1967 г.)



Б.П. Строгонов, П.А. Генкель, проф. Ф.В. Вент (Нидерланды) в «светлом дворике» фитотрона ИФРа (1968 г.)



В конференц-зале ИФР

В первом ряду слева направо – Н.С. Петин, П.А. Генкель, Р.Х. Турецкая, во втором ряду – В.И. Кефели, И.Н. Кузовкина, в третьем ряду – А.Г. Верещагин, В.П. Холодова (1970-е годы)



Члены редсовета и сотрудники редакции журнала «Физиология растений»

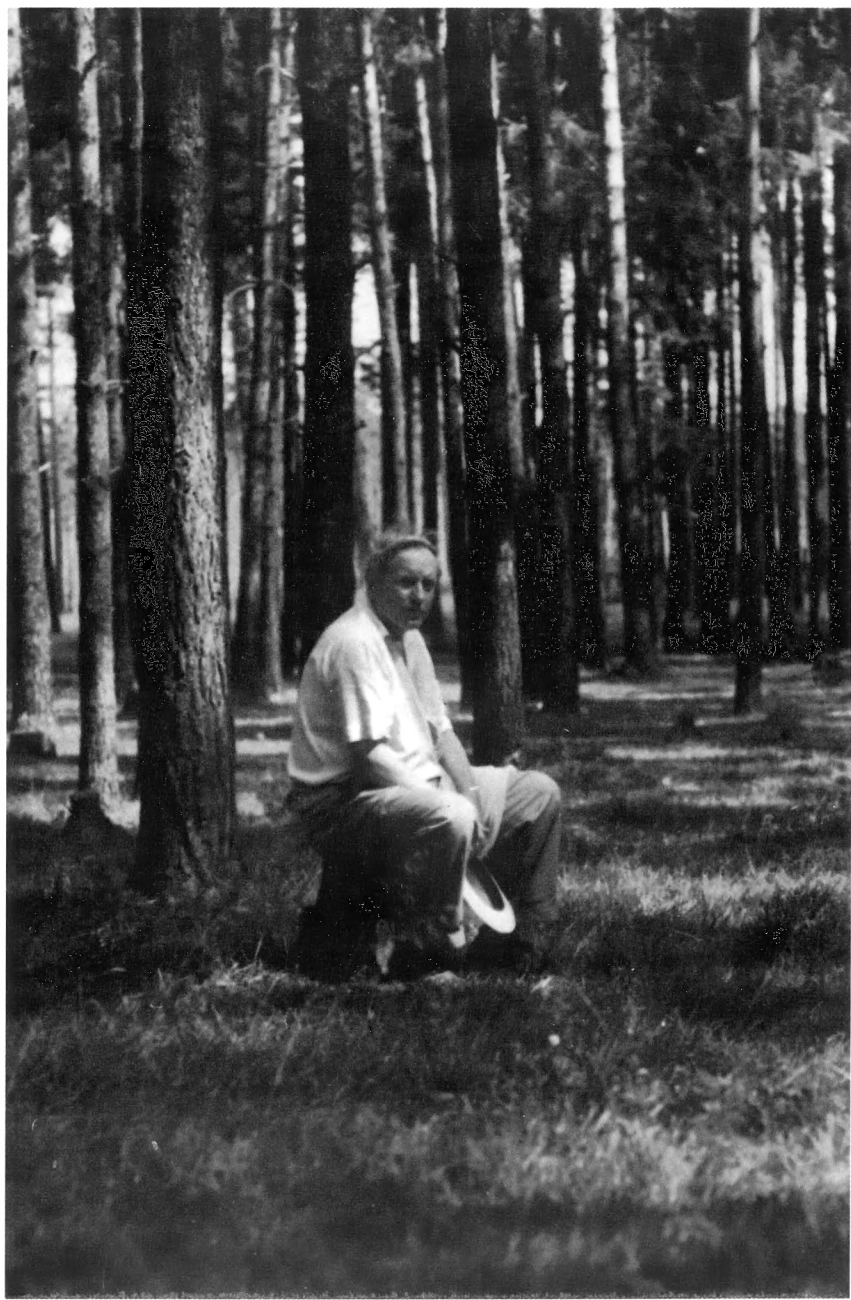
Слева направо – Д.Б. Вахмистров, Л.А. Незгоров, Т.Н. Васильева, А.Л. Курсанов, В.А. Соловьев, Ю.В. Ракитин, П.А. Генкель, П.С. Беликов, М.Х. Чайлахян, Г.А. Санадзе, М.Я. Школьник (1970 г.)



Санаторий «Узкое» (1972 г.)



П.А. Генкель выступает на заседании Ученого совета ИФР (1973 г.)



На даче в Перхушково (1970-е годы)



П.А. Генкель (1973 г.)

**Со своими ученицами
(Т.П. Петровская,
В.Ю. Стрекова,
М.Д. Кушниренко)
(1973 г.)**





**С группой сотрудников
лаборатории (1973 г.)**



П.А. Генкель (1982 г.)



Варшава (1974 г.)



Звенигородский пансионат

Во время проведения «школы физиологов растений». С дочерью Ксенией (1979 г.)



Заседание, посвященное 90-летию со дня рождения Д.А. Сабина в Большом конференц-зале ИФР им. К.А. Тимирязева
АН СССР

В президиуме А.Л. Курсанов, П.А. Генкель, М.В. Гусев. С докладом выступает В.Н. Жолкевич (1979 г.)



80-летие П.А. Генкеля. В своем кабинете вместе с М.Х. Чайлахяном и А.Л. Курсановым (1983 г.)



С А.Л. Курсановым в день 80-летия (1983 г.)



П.А. Генкель – юбиляр (1983 г.)

Способы повышения солеустойчивости.

Предпосевное закаливание

Выявленные различия в действии различных солей красноречиво свидетельствуют, что приспособление растений происходит не к засолению вообще, а к тому или иному типу засоления. Поэтому и закаливание нужно проводить применительно к конкретному типу засоления. Вначале метод предпосевого закаливания под влиянием популярной тогда теории физиологической сухости мыслился как универсальный для всех видов засоления, хотя, по существу, он повышал только хлоридоустойчивость. Именно этим и были обусловлены неудачи с его применением в районах, где преобладает сульфатное засоление, например в Ферганской долине. В дальнейшем в лаборатории П.А. Генкеля были разработаны методы предпосевого закаливания применительно к конкретному виду засоления – хлоридному, сульфатному, карбонатному.

При закаливании к хлоридам набухшие семена стали подвергать воздействию 3%-ного раствора хлористого натрия в течение 1 ч, а затем промывать водой для восстановления тургора, так как клетки зародыша семени плазмолизировались. Павел Александрович полагал, что при подобном закаливании к хлоридам сказывалось влияние двух факторов: во-первых, последствие вызванного концентрированным раствором соли плазмолиза, приводившего к снижению проницаемости протопласта, и, во-вторых, образование лабильных соединений белков с солью, снижавшего чувствительность растения к токсическому действию соли (иными словами, порог коагулирующего действия хлоридов на протопласт повышался).

Для закаливания к сульфатному засолению сухие семена стали выдерживать в течение суток в 0,2%-ном растворе сернокислого магния, что приводило, во-первых, к повышению устойчивости растений к токсическому действию сульфатов и, во-вторых, к снижению поглощения аниона серной кислоты растением.

Закаливание к карбонатному засолению заключалось в двухсуточном замачивании семян в 0,01%-ном растворе соды или поташа.

Положительные результаты предпосевого закаливания к сульфатному и хлоридному засолению получены при работе с хлопчатником, люцерной, кукурузой, сахарной свеклой, соей, просом, пшеницей, а также с рядом древесных и кустарниковых пород.

Помимо предпосевого закаливания, в лаборатории П.А. Генкеля разработан эффективный способ повышения соле-

устойчивости растений путем внутрисортového скрещивания в сочетании с последующим отбором продуктивных экземпляров. При этом одно из растений подбиралось с очень высокой степенью солеустойчивости (с сильно засоленного участка), а другое – с высокой продуктивностью, но со слабо засоленного участка. Полученное в результате скрещивания потомство оказывалось как более солеустойчивым, так и более продуктивным.

Разработка методов диагностики солеустойчивости

Павел Александрович разрабатывал не только методы повышения солеустойчивости [35, 36, 38, 40, 100, 112, 152, 194, 224, 248], но и методы диагностики солеустойчивости [41, 43, 82, 100, 248]. Совместно с С.С. Колотовой [41] им разработан сравнительный метод оценки солеустойчивости путем погружения отрезанных листьев в растворы хлористого или сернокислого натрия на прямом солнечном свете. Степень и скорость появления некротических пятен служили критерием солеустойчивости. С помощью этого метода была продемонстрирована повышенная солеустойчивость у растений, выросших из предпосевно закаленных семян. Павел Александрович предложил также диагностировать солеустойчивость путем выдерживания срезов в молярном растворе хлористого или сернокислого натрия с последующим подсчетом количества живых клеток под микроскопом [82, 248].

Обсуждая возможные дальнейшие пути исследований и характеризуя современный ему этап изучения солеустойчивости, П.А. Генкель писал: «Исследовательская мысль физиологов растений идет по пути изучения метаболизма растения на засолении, их субмикроскопического строения и его изменений, используя молекулярный уровень познания явлений солеустойчивости. Нам кажется, однако, что слишком много усилий направляется на изучение токсического действия и повреждений растений и меньшее внимание – на адаптационный процесс к разнокачественному засолению, который дает наиболее интересные результаты в агрономическом плане. В этом направлении, с нашей точки зрения, следовало бы шире использовать метод солевого закаливания как модель растения с повышенной устойчивостью по сравнению с контролем для глубоких физиолого-биохимических исследований. Действительно, закаленные растения представляют собой прекрасную модель для сравнения с менее солеустойчивыми контрольными не только на том же самом виде, но даже и сорте. Сравнение растений одного и того же сорта даст гораздо больше

результатов, чем сравнение растений разных сортов или видов, более резко отличающихся друг от друга по своей генетической солеустойчивости» [248. С. 300].

Г л а в а IX

Работы по водному режиму растений

Введение понятия о гомеостатической воде. Содержание гомеостатической воды у растений различных экологических групп

Занимаясь вопросами экологической физиологии и особенно проблемами засухоустойчивости, П.А. Генкель, естественно, уделял большое внимание водному режиму растений, подчас играющему решающую роль при различных стрессорных воздействиях. При этом он совершенно справедливо полагал, что для поддержания жизнедеятельности существенно не только общее содержание воды в растении, но и состояние этой воды, тем более, что вода является элементом структуры организма [Сент-Дьердьи, 1960]. Поэтому Павел Александрович ввел понятие о гомеостатической воде, под которой подразумевается то минимальное (пороговое) содержание воды, ниже которого растение уже не в состоянии поддерживать основные физиологические процессы, повреждается и погибает. Это то количество воды, которое необходимо для поддержания гомеостаза, тот нижний предел содержания воды, по достижении которого активное проявление жизнедеятельности растения уже невозможно [330]. Определение гомеостатической воды проводили с помощью центрифужного микропресса, сконструированного Г.В. Лебедевым [1967].

Оказалось, что содержание гомеостатической воды неодинаково у растений различных экологических групп: у гигрофитов оно составляет 65–70%, у мезофитов 45–60%, у ксерофитов 25–27% от сырой массы [327], т.е. содержание гомеостатической воды находится в прямой зависимости от принадлежности растения к той или иной экологической группе: больше всего ее у гигрофитов и меньше всего – у ксерофитов.

Павел Александрович полагал, что выделенная им категория воды дополняет ранее предложенные категории, а именно воду организационную, воду расхожую – эти две категории отличал К.А. Тимирязев [1937–1938], воду метаболическую, образующую-

юся при дыхании [Вартапетян, Курсанов, 1959], а также воду свободную и связанную.

Понятие о гомеостатической воде в известной мере близко к понятию о сублетальном водном дефиците, введенном Т.К. Горышиной и Л.И. Самсоновой [1966]. Под сублетальным (критическим) водным дефицитом подразумевается максимальный недостаток водонасыщения, еще не оказывающий на растение повреждающего действия.

Выделение листьями капельно-жидкой воды.

Новая трактовка природы гуттации

В своей исключительно интересной статье «Наблюдения над гуттацией манжетки *Alchemilla vulgaris* L. в природной обстановке» [289] П.А. Генкель затронул вопрос, имеющий принципиально важное значение для понимания природы процессов, связанных с водоотдачей листа, в том числе и с транспирацией.

Начиная упомянутую статью, он, прежде всего, приводит следующую характеристику гуттации, данную А.М. и Д.М. Гродзинскими в их справочнике по физиологии растений [1973]: «Гуттация – способность растений выделять воду в капельно-жидкой форме из специальных водяных устьиц – гидатод, расположенных на листьях (обычно на кончиках, острых зубцах). Гуттация обусловлена избыточным снабжением надземных частей водой в условиях резко сниженной транспирации. Гуттация присуща большинству высших растений». Подобное определение можно найти практически в любом учебнике по физиологии растений. При этом неизменно подчеркивается, что гуттация возможна только при высокой относительной влажности окружающего воздуха, лучше всего – в атмосфере, насыщенной водяными парами (т.е. в условиях влажной камеры). Осуществляется гуттация за счет корневого давления, поставляющего необходимую воду.

Вместе с тем Павел Александрович ссылается на резко контрастирующее с этим общепринятым определением гуттации высказывание выдающегося биолога А. Фрей-Висслинг, считавшую так называемую росу в сухое летнее время типичным следствием водных выделений растений, т.е. гуттации.

П.А. Генкель проводил свои наблюдения над классическим в отношении гуттации растением *Alchemilla vulgaris* (манжетка) из семейства розоцветных, а также над многими злаками, подорожником и некоторыми другими растениями в районе станции Перхушково Московской области. В жаркое лето им обнаружено на первый взгляд парадоксальное явление: гуттация у всех исследо-

ванных растений начиналась не с самого раннего утра (когда относительная влажность воздуха еще высока, насыщение воздуха влагой достигает наибольшей величины, что, казалось бы, должно способствовать гуттации), а позднее, и причем обязательно на прямом солнечном свете. Например, утром около 6 ч гуттации вообще не было, а трава на лугу и лесных лужайках была сухой. Около 8 ч утра на солнечных полянках уже можно было констатировать гуттацию, а трава становилась мокрой. В это же время в тени, на рассеянном свете, гуттации или совершенно не было, или она только начиналась. Подобная картина наблюдалась систематически. Из этого Павел Александрович сделал следующие кардинальные выводы: во-первых, заключение А.Фрей-Висслинг о том, что в сухое летнее время роса является типичным следствием гуттации совершенно правильно, во-вторых, гуттация непосредственно зависит от солнечной радиации и, в-третьих, гуттация возможна не обязательно в условиях влажной камеры (которые в природной обстановке средней полосы возникают достаточно редко), а, наоборот, при уменьшении влажности воздуха к середине дня.

Далее оказалось, что при гуттации не всегда образовывались отдельные капли, а просто вся поверхность листа становилась влажной. Это Павел Александрович отметил у *Succisa praemorsa*, *Ranunculus repens*. У *Plantago major* одновременно происходило и образование отдельных капель, и увлажнение всей верхней поверхности листа. У манжетки тоже не всегда образовывались капли, а просто верхняя поверхность листа делалась влажной.

Естественно, что П.А. Генкеля заинтересовал вопрос о соотношении между гуттацией и транспирацией у тех растений, за которыми он вел наблюдения, поскольку хорошо известно, что в природной обстановке у большинства мезофитов при усилении солнечной радиации транспирация существенно возрастает. И здесь он пришел к еще одному, не менее парадоксальному выводу: транспирация и гуттация оказались тесно взаимосвязанными процессами. Активирование гуттации было связано не с подавлением транспирации (как написано во всех учебниках), а, наоборот, с ее подъемом. Более того, выяснилось, что градиент между транспирацией у верхней и нижней поверхностей листа на солнце и на рассеянном свете остается примерно одним и тем же. Следовательно, прямой солнечный свет усиливал транспирацию как верхней, так и нижней частей листа, что, по-видимому, возможно лишь при соответствующем увеличении подачи воды в лист из корней, т.е. при интенсификации на свету водообмена во

всем растениям в целом. Обнаруженные Павлом Александровичем факты недвусмысленно свидетельствуют о том, что приводимая в учебниках информация о происхождении и физиологической роли гуттации явно не всегда и не во всем соответствует действительности.

Анализируя возможные причины наблюдавшихся им загачных явлений, П.А. Генкель высказал следующее предположение: усиление транспирации под влиянием солнечной радиации приводило к увеличению содержания газообразной воды в межклетниках; эта вода конденсировалась, а затем выделялась в капельно-жидком виде. Вопрос о путях выделения капельно-жидкой воды при этом (т.е. через гидатоды или через обычные устьица) Павел Александрович в данной работе не обсуждал. Интересно, что ко второй половине дня у манжетки удавалось наблюдать обратную зависимость выделения капельно-жидкой воды от освещенности, т.е. наличие ее в тени на рассеянном свете и отсутствие на солнце.

Работа П.А. Генкеля открывает новые подходы к выяснению происхождения гуттации и ее физиологической роли, а в более общей форме – к выяснению природы процессов, связанных с выделением листьями капельно-жидкой воды. Эта работа явно перекликается с в высшей степени оригинальными работами С.А. Кубичека [1976] и Д.И. Колпикова [1965], продемонстрировавшими секрецию листьями капельно-жидкой воды.

Д.И. Колпиков [1965], используя световой микроскоп, наблюдал у традесканции, дуба, лавра и других растений выделение пульсирующих капелек экскретов из углублений, на дне которых находились устьица и трихомы. По интенсивности выделений и характеру пульсаций можно было судить о физиологическом состоянии листа. Подобное выделение зависело от спектрального состава света.

С.А. Кубичек [1976] обнаружил секрецию капелек жидкости замыкающими клетками устьиц. Объектом его исследований был нижний эпидермис традесканции, щавеля, лука. Свои наблюдения он проводил под люминесцентным микроскопом в синевioletовых лучах. Фокусирование на устьичную щель со стороны кутикулы позволило увидеть на поверхности замыкающих клеток бугорочки. Из этих бугорочков ритмически секретировались капельки жидкости, которые постепенно увеличивались в размерах, а затем лопались. При усилении освещенности темп выделения капелек возрастал.

Таким образом, из листа при транспирации выделяется не только водяной пар, как обычно принято считать, но и капельно-

жидкая вода. Однако пока что этот факт должного резонанса у подавляющего большинства физиологов, к сожалению, не вызвал.

С каким видом выделения жидкости листьями своих подопытных растений имел дело П.А. Генкель, точно сказать трудно. Но во всяком случае это не была «классическая» гуттация, которая осуществляется при подавленной транспирации и очень высокой влажности воздуха через гидатоды, локализованные на концах или зубчиках листьев. Скорее всего П.А. Генкель наблюдал взаимосвязанное с транспирацией выделение капельно-жидкой воды не через гидатоды, а через обычные устьица. Его данные в совокупности с данными [Жолкевич, 2001] о пульсирующем характере водообмена листа, противофазности автоколебаний поступления в лист воды и водоотдачи, зависимости транспирации от дыхания, отсутствии постоянного, непрерывного градиента отрицательного гидростатического давления в сосудах ксилемы, предназначенного для вытягивания воды из растения, зависимости водообмена листа от функционирования контрактильных систем свидетельствуют о достаточно сложной, еще далеко не раскрытой природе транспорта воды в листе.

В заключение следует отметить, что гуттация в «классическом» понимании, по-видимому, также существует. Например, она характерна для обитающих во влажных тропиках растений в ночное время [Кузнецов, Дмитриева, 2005], когда транспирация затруднена.

Г л а в а X

Исследования, посвященные проблемам симбиоза

Расшифровка природы лишайникового симбиоза как тройственного «союза» гриба, водоросли и азотфиксирующей бактерии

Первая работа П.А. Генкеля «Азотфиксирующие бактерии в лишайниках», выполненная совместно с Л.А. Южаковой, вышла в 1936 г. [26], а последняя, озаглавленная точно так же, – спустя 37 лет [262]. Стало быть, интерес к данному вопросу поддерживался у него достаточно долго, причем свои экспериментальные данные Павел Александрович несколько раз перепроверял [32, 52, 55]. Этот интерес возбудил у него отец, А.Г. Генкель, который (как уже сказано выше) был ученым-криптогамистом, т.е.

специалистом по низшим организмам, прежде всего по водорослям и грибам [323].

П.А. Генкель и Л.А. Южакова [26] в Пермском университете из ряда лишайников выделили азотфиксирующую бактерию – азотобактер и установили, что она фиксирует азот на безазотистых средах. Таким образом, было показано, что лишайниковый симбиоз возник на основе не двойственного «союза» гриба и водоросли (как было принято считать), а тройственного «союза» гриба, водоросли и бактерии. Сотрудники его лаборатории показали, что выделенные из разных видов лишайников бактерии лучше развиваются и фиксируют азот при наличии в среде витаминов, составляющих комплекс «биос». В дальнейшем выяснилось, что добавление биоса необходимо только при проведении опытов осенью или зимой, поскольку в это время года гонидии не снабжают азотобактер соответствующими витаминами в достаточном количестве и его рост или совсем прекращается, или он растет очень слабо. Весной же или летом азотобактер снабжается эндогенным биосом в изобилии и прекрасно растет без добавок витаминов к среде извне.

Поскольку некоторые авторы оспаривали вывод о тройственной природе лишайникового симбиоза, полагая, что азотобактер является всего лишь случайной примесью, Павел Александрович, находясь в командировке в Германии в 1945–1946 гг., провел детальное исследование природы лишайников с помощью фазово-контрастного микроскопа. Лишайники получали как из лабораторной коллекции, так и собирали непосредственно в природной обстановке в окрестностях г. Иены. Оказалось, что у всех исследованных видов лишайников азотобактер присутствовал неизменно как в самом теле лишайника, так и в гонидиях. Однако позднее Н.А. Красильникову [1949а, б] все же не удалось выделить азотобактера из лишайников. Павел Александрович объясняет эту неудачу тем, что Н.А. Красильников не добавлял к среде биоса. Поэтому Павел Александрович вместе с Т.Т. Плотниковой [262] провели новое исследование. Из шести видов лишайников Подмосковья (у большинства из них были зеленые гонидии и лишь у одного имелись гонидии как зеленые, так и сине-зеленые) выделены аэробные азотфиксирующие бактерии, относившиеся в основном к роду *Azotobacter*, а иногда и к роду *Beijerinckia*. Все они фиксировали азот на безазотистой среде Эшби с добавлением биоса. Фиксация азота колебалась от 4,6 до 6,7 мг азота на 1 г маннита. Таким образом, вопрос как будто бы окончательно решился в пользу П.А. Генкеля.

П.А. Генкель сделал вывод о сложном характере симбиоза у лишайников, назвав его симбиоморфозом [32]. По его мнению, симбиоз, при котором симбиотический организм может размножаться как единое целое, следует называть естественным симбиоморфозом. Лишайниковый симбиоморфоз основан на обмене продуктами жизнедеятельности между его компонентами. Питание гриба идет за счет углеводов водоросли и аммиака, выделяемого азотобактером. У лишайников, имеющих сине-зеленые гонидии, азотфиксация осуществляется как за счет сине-зеленых гонидий, так и азотфиксирующих бактерий. Большую роль для фиксации азота бактериями играют витамины группы биоса, выделяемые гонидиями.

Симбиоз зеленых водорослей и трутовиков

П.А. Генкель уделял большое внимание не только лишайниковому симбиозу, но и другим формам симбиотических взаимоотношений между организмами [1, 32, 52, 55, 262, 292, 299].

В работе «О симбиозе зеленых водорослей с некоторыми трутовиками» [292] он описывает проведенные в природной обстановке (в окрестностях станции Перхушково Московской области) наблюдения над симбиозом плодовых тел некоторых базидиальных грибов – трутовиков с зелеными водорослями. В водной части статьи Павел Александрович отмечает, что несмотря на наличие нескольких сотен статей и ряда монографий по симбиозу, многочисленные виды симбиоза изучены еще недостаточно. Имеются и неизвестные случаи симбиоза, к каковым как раз и относится симбиоз между плодовыми телами базидиальных грибов, развивающихся на еловых, сосновых и реже березовых пнях (трутовиков), и зелеными водорослями из родов *Chlorococcus*, *Sichococcus* и *Chlorella*. Эти водоросли относятся к аэрофильным и обычно растут на коре многих деревьев (ели, сосны, березы).

В итоге своих наблюдений П.А. Генкель установил, что наличие зеленых водорослей в плодовых телах трутовиков представляет собой случай настоящего симбиоза. Водоросли растут не только на поверхности плодового тела, но и проникают внутрь (в плектенхиму), где интенсивно размножаются. Они находятся в тесном контакте с гифами гриба. Водоросли выделяют растворимые слизи, которые гриб, очевидно, использует. В плектенхиме водоросль защищена от потери воды. Однако этот симбиоз носит временный характер. По-видимому, заражение плодового тела гриба водорослями происходит еще в его молодом возрасте.

Павел Александрович включает в понятие «симбиоз» также и явления паразитизма. При этом он говорит о сбалансированном и несбалансированном (деструктивном) симбиозе, полагая, что именно эти термины наиболее объективно отражают существо взаимоотношений между компонентами симбиоза. Симбиоз между водорослью и трутовиком носит сбалансированный характер, но может легко сдвинуться в сторону несбалансированного, например при выдерживании плодовых тел гриба в темноте. Судя по всему, отмирание водорослей при этом происходит не путем эндосапрофитизма или прямого паразитизма, а связано с токсическими выделениями гриба, которые и приводят к массовой гибели водорослей (возможно, гриб выделяет какие-то антибиотики, нарушающие метаболизм водорослей и вызывающие их автолиз за счет беспорядочно работающих ферментов). Непосредственного выедания водорослей гифами гриба не наблюдалось.

П.А. Генкель полагал, что дальнейший путь более глубокого познания характера симбиоза должен заключаться в детальном исследовании физиолого-биохимических взаимоотношений между симбионтами. Проблема симбиоза является, по его мнению, одной из важнейших общебиологических проблем.

Г л а в а Х I

Исследования по истории науки

П.А. Генкель довольно много и серьезно занимался вопросами истории науки, интерес к которой и обусловил его сотрудничество с Институтом истории естествознания и техники АН СССР, хотя формально он не числился его сотрудником. Однако при биологическом секторе (которым тогда руководил проф. Л.Я. Бляхер) этого института имелся довольно солидный внештатный актив, состоявший из крупных специалистов, работавших в других учреждениях и занимавшихся наряду с экспериментальной работой историей науки. В состав этого актива и входил П.А. Генкель, о чем хорошо рассказано в прилагаемых к данной книге воспоминаниях проф. Е.Б. Музруковой и о чем уже упоминалось в предыдущем разделе данной книги.

Павел Александрович не только был «внештатным сотрудником» Института истории естествознания и техники, но даже стал председателем Специализированного совета по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук при этом институте. Избрание именно его председателем

Специализированного совета, безусловно, свидетельствовало о заслуженном авторитете Павла Александровича и о том уважении, которым он пользовался среди историков биологии. Этот Совет он возглавлял свыше 10 лет (1972–1983 гг.).

В Институте истории естествознания и техники П.А. Генкель руководил работой ряда соискателей и аспирантов, в том числе Л.А. Фроловой. Л.А. Фролова под его руководством выполнила и защитила кандидатскую диссертацию, посвященную академику В.И. Палладину. Материалы ее диссертации легли в основу соответствующей монографии [Фролова, 1986], вышедшей в серии «Научно-биографическая литература», издававшейся Академией наук СССР (ныне она издается Российской Академией наук).

Сам П.А. Генкель написал три монографии для названной серии. Это – книги о профессорах Дмитрие Анатольевиче Сабинине [318], Александре Германовиче Генкеле [323] и Христофоре Яковлевиче Гоби [288]. О Д.А. Сабинине и А.Г. Генкеле (отце Павла Александровича) выше уже было сказано достаточно много; что же касается Х.Я. Гоби, то он возглавлял кафедру ботаники Санкт-Петербургского университета, основал отечественную школу криптогамистов и был не только учителем, но и другом Александра Германовича Генкеля. В этих книгах подробно описан жизненный путь и скрупулезно проанализировано научное наследие упомянутых выдающихся отечественных ученых.

Известный специалист по истории биологии К.Ф. Калмыков, написавший и защитивший докторскую диссертацию «История физиологии растений в России» в трех томах [Калмыков, 1963а–в], а также исторический обзор о А.С. Фаминцыне [Калмыков, 1962], был учеником П.А. Генкеля: кандидатскую диссертацию он выполнил под руководством Павла Александровича, а докторскую – при его непосредственной консультации.

П.А. Генкель – автор ряда историко-биологических обзоров и многочисленных статей по истории развития физиологии и экологии растений, микробиологии, вирусологии. Совместно с Е.М. Сенченковой им написана глава «Физиология растений» [285] капитального труда «История биологии с начала XX века до наших дней» (Изд-во «Наука»). В этой книге показано развитие основных биологических дисциплин в XX в., охарактеризованы их уровень и стоящие перед ними проблемы. Подобная книга на русском языке была издана впервые. Совместно с К.Ф. Калмыковым Павел Александрович написал обстоятельный обзор «Физиология и экология растений» [214], вошедший в книгу «Развитие биологии в СССР». Им написаны вызвавшие большой резонанс статьи о жизни и деятельности таких выдающихся уче-

ных, как М.В. Ломоносов [171], К.А. Тимирязев [159, 235, 267], И.В. Мичурин [114, 118, 151, 205, 277], Д.Ч. Бос [147], Н.А. Максимов [70, 236, 319], Л.А. Иванов [120], Д.А. Сабинин [333], Д.И. Ивановский [75], Ф.Д. Сказкин [161, 234], Н.П. Красинский [123], К.К. Гедройц [220, 282], Ж.Б. Буссенго [276], Р.Броун [139], С.П. Костычев [297] и др.

Ю.А. Урманцев и Н.Д. Пронина очень образно охарактеризовали сферу деятельности П.А. Генкеля, связанную с историей науки: «Немало исторических сведений, причем всегда к месту, органично, приводится и в его сугубо научных книгах и статьях. Как, впрочем, и наоборот, в его исторических работах всегда приводится в неразрывной связи с хронологической канвой много различного рода данных, размышлений и идей наших современников. Указанные обстоятельства придавали работам Павла Александровича особый, только ему присущий колорит, дополнительную научную и эстетическую ценность. Одновременно эти же обстоятельства сделали из Павла Александровича как бы живую энциклопедию и со многими знавшими его советскими и зарубежными коллегами он весьма щедро делился своими знаниями в области науки, культуры, искусства» [Урманцев, Пронина, 1986. С. 800].

Заключение

Итак, мы завершили рассмотрение этапов жизни и деятельности Павла Александровича Генкеля и проанализировали его научное наследие. Теперь можно подвести основные итоги.

Павел Александрович был потомственным биологом. Решающую роль в становлении его как ученого и, особенно, как человека сыграл его отец – видный ботаник, крупный организатор и популяризатор науки, просветитель, общественный деятель и редкий по своим душевным качествам человек, профессор Александр Германович Генкель. Как физиолог растений Павел Александрович в значительной степени сформировался под влиянием классика отечественной науки и также неординарного человека, профессора Дмитрия Анатольевича Сабина.

П.А. Генкель заслуженно вошел в ряд наиболее выдающихся физиологов растений XX столетия. Он внес существенный вклад в фитофизиологию и создал крупную научную школу. П.А. Генкель неизменно находился на передовых рубежах развития науки. Он не был узким специалистом в какой-то ограниченной области знаний. Его научные интересы были исключительно широки и разносторонни, а эрудиция казалась беспредельной. Для всех его работ характерен широкий общебиологический подход.

Большая часть исследований Павла Александровича выполнена в плане экологической физиологии и физиологии растительной клетки. В непосредственной связи с решением конкретных задач названных разделов фитофизиологии в поле зрения П.А. Генкеля постоянно находились такие кардинальные общебиологические проблемы, как криптобиоз (анабиоз), покой, симбиоз. Он много занимался также историей науки и неустанно популяризировал ее достижения.

На протяжении всей сознательной жизни Павел Александрович оставался влюбленным в природу увлекающимся биологом-натуралистом, который не довольствовался постановкой специальных опытов в лаборатории, вегетационном домике, фитотро-

не, поле, а постоянно проводил наблюдения за жизнью растений в природной обстановке. Именно эти наблюдения позволили ему по-новому взглянуть на некоторые, казалось бы, давно известные, считавшиеся окончательно решенными вопросы жизнедеятельности растений и обнаружить ошибочность сложившихся представлений. Так обстояло, например, дело с вопросом о гуттации, которая, как установил Павел Александрович, проводя наблюдения в природной обстановке, протекает далеко не всегда и не совсем так, как об этом написано в учебниках.

Не повторяя содержания всего раздела «Научное наследие», отметим те выдвигавшиеся П.А. Генкелем положения и достижения, которые представляются нам наиболее значимыми.

1. П.А. Генкель неоднократно возвращался к вопросу о существовании единой устойчивости и о специфичности (или неспецифичности) ответной реакции организмов при различных неблагоприятных внешних воздействиях, который до сих пор все еще дебатруется. Он был убежденным противником представления об единой устойчивости и о неспецифичности ответной реакции на воздействие самых различных стрессорных факторов. По его мнению, в стрессорных условиях (засуха, засоление, холод, мороз и др.) у растений возникает комплекс защитно-приспособительных реакций, одна часть которых носит относительно общий, неспецифический характер, тогда как другая часть сугубо специфична. В целом же ответная реакция включает три фазы: фазу реакции, фазу закаливания (адаптации) и фазу повреждения (или же восстановления). Первая фаза характеризуется более или менее однотипными, хотя и не обязательно тождественными при различных воздействиях изменениями, затрагивающими практически весь ход жизнедеятельности. Фаза адаптации связана прежде всего со специфическими физиологическими изменениями, направленными на выживание в конкретно создавшихся неблагоприятных условиях. Наконец, последняя фаза представляет собой или фазу повреждения и гибели (наступающей при продолжающемся губительном действии стрессора, когда адаптационные возможности уже исчерпаны и начинаются некротические изменения), или же фазу восстановления (реституции) после прекращения действия стрессора.

2. Отрицая существование единой устойчивости решительно ко всем экстремальным воздействиям, П.А. Генкель вместе с тем ввел понятия о сопряженной и конвергентной устойчивости.

Сопряженная устойчивость, по его мнению, наблюдается, когда одновременно повышается устойчивость к двум (или даже не-

скольким) неблагоприятным факторам (например, одновременное повышение устойчивости к водному дефициту, перегреву и морозу при предпосевном закаливании к засухе), причем она может быть как положительной, так и отрицательной. Это обобщение имеет принципиально важное значение, указывая на невозможность селекции организмов одновременно ко всем стрессорам. Конвергентная устойчивость имеет место, когда сопротивляемость различных организмов обусловлена одинаковыми условиями их существования.

3. П.А. Генкель внес весьма значительный вклад в изучение устойчивости растений к засухе (в том числе к водному дефициту и к перегреву), разнокачественному засолению, низким положительным температурам, морозу, уделив наибольшее внимание засухоустойчивости. При проведении данных исследований Павла Александровича (девизом которого всегда было единство науки и практики) интересовали не только причины повреждений и гибели растений при экстремальных воздействиях, но и пути повышения устойчивости растений к этим воздействиям.

Его исследования по физиологии устойчивости поражают своими масштабами. Они осуществлялись и в полевых условиях, и лаборатории, и фитотроне, и вегетационном домике и даже в природной обстановке. Эти исследования проводились как с высшими, так и низшими, как с культурными, так и дикорастущими растениями, как с травянистыми растениями, так и деревьями и кустарниками, причем на самых различных уровнях – популяций, отдельных организмов, их органов, тканей, клеток и, наконец, органелл с привлечением целого арсенала физиологических, биохимических, цитологических (в том числе электронно-микроскопических), молекулярно-биологических методов.

4. П.А. Генкель явился основоположником нового, чрезвычайно плодотворного и перспективного направления исследований – повышения устойчивости и продуктивности растений в экстремальных условиях путем предпосевного закалывания еще не тронувшихся в рост наклюнувшихся семян. Им были впервые теоретически разносторонне обоснованы и практически во всех деталях разработаны (в том числе применительно к особенностям отдельных сельскохозяйственных культур) методы предпосевного закалывания к засухе и разнокачественному засолению, а также существенно усовершенствован метод термического предпосевного закалывания теплолюбивых культур к низким положительным температурам. Закалывание по этим методам оказывает пролонгированное стимулирующее воздействие на устойчивость растений не только на протяжении всего их онтогенеза, но

нередко повышает устойчивость даже у нескольких последующих поколений, т.е. вызывает длительную модификацию.

Разработка методов предпосевного закаливания растений к неблагоприятным внешним воздействиям, значительно повышающего не только устойчивость, но и продуктивность растений, явилась одним из наиболее крупных достижений всей биологии в XX в.

5. Путем тщательного изучения физиологических особенностей закаленных растений установлено, что предпосевное закаливание к засухе не только повышает устойчивость непосредственно к обезвоживанию и перегреву, но и оказывает мощное пролонгированное стимулирующее воздействие на весь метаболизм растения в целом подобно универсальному биогенному стимулятору. Именно подобное воздействие на метаболизм в целом и лежит в основе повышения продуктивности закаленных растений.

6. Разработан и широко апробирован ряд методов диагностики устойчивости растений к различным стрессорным воздействиям.

7. На основе литературных и собственных экспериментальных данных предложена новая эколого-физиологическая классификация растений, которая облегчает проведение исследований путей их адаптации к экстремальным условиям среды.

8. Установлено, что успешное вхождение организма в криптобиоз (анабиоз) зависит от сохранения энергетической эффективности дыхания и соответствующей выработки макроэргических соединений вплоть до самого конца обезвоживания. При этом наступает гелефикация протопласта и его сжатие с отходом от клеточной стенки (плазмokonтракция) или же сжатие всей клетки в целом (циторриз или цитоконтракция). Успешное вхождение в криптобиоз зависит также от размера и количества вакуолей – чем они мельче и чем их меньше, тем легче наступает криптобиоз.

9. В период глубокого покоя впервые обнаружено явление, названное обособлением протоплазмы. Оно выражается в исчезновении плазмодесм, которые разрываются и втягиваются в протопласты, потере контактов протопластов с оболочкой и отходе их от оболочки, сжатии протопластов (плазмokonтракции), иными словами, в утрате связей между отдельными клетками. При этом поверхность клеток у древесных пород покрывается липидным слоем, т.е. протопласты как бы блокируются от внешних воздействий. Липидный слой предохраняет протопласты от чрезмерного обезвоживания. Перечисленные изменения тесно

связаны с морозоустойчивостью растений. При выходе клеток из состояния покоя обособление протопластов прекращается.

Эти данные были зарегистрированы в Государственном реестре открытий СССР под № 5 и решением Государственного комитета по делам изобретений и открытий СССР 6 мая 1960 г. оформлены с приоритетом открытия 29 ноября 1945 г.

10. Показано, что покой принципиально отличается от криптобиоза. Прежде всего, различается агрегатное состояние содержимого клеток. В криптобиозе протопласт гелефицирован, а в покое он имеет характер вязкой жидкости. Хотя при покое обмен веществ и ослаблен, тем не менее он отчетливо проявляется, тогда как при криптобиозе он практически не улавливается. Несмотря на то что обособление протопласта в период глубокого покоя и похоже на плазмоконтракцию при криптобиозе, оно не тождественно ей, поскольку агрегатное состояние клеточного содержимого различно.

11. Введено понятие о гомеостатической воде, под которой подразумевается то минимальное (пороговое) содержание воды, ниже которого растение уже не в состоянии поддерживать основные физиологические процессы, повреждается и погибает. Это то количество воды, которое необходимо для поддержания гомеостаза, тот нижний предел содержания воды, по достижении которого активное проявление жизнедеятельности уже невозможно.

Показано, что содержание гомеостатической воды неодинаково у растений различных экологических групп: у гигрофитов оно составляет 65–70%, у мезофитов – 45–60%, у ксерофитов – 25–27% от сырой массы, т.е. содержание гомеостатической воды находится в прямой зависимости от принадлежности растения к той или иной экологической группе: больше всего ее у гигрофитов и меньше всего – у ксерофитов.

12. Расшифрована природа лишайникового симбиоза. В итоге многолетних исследований установлено, что этот симбиоз возник на основе не двойственного “союза” гриба и водоросли (как было принято считать), а тройственного «союза» гриба, водоросли и азотфиксирующей бактерии (азотобактера, а в некоторых случаях бейеринкии).

13. Проведенные в природных условиях наблюдения над выделением капельно-жидкой воды листьями манжетки и целого ряда других растений выявили ошибочность общепринятого положения, содержащегося в учебниках, согласно которому гуттация возможна только при подавленной транспирации и высокой влажности окружающего воздуха. П.А. Генкель обнаружил непосредственную зависимость выделения растениями капельно-

жидкой воды от солнечной радиации и взаимосвязь гуттации с транспирацией. Полученные данные делают вероятным, что в сухое теплое время года так называемая роса на траве в известной степени может явиться следствием водных выделений растений.

14. Занимаясь историей науки, П.А. Генкель написал монографии о Д.А. Сабинине, Х.Я. Гоби, А.Г. Генкеле, ряд крупных историко-биологических обзоров, статьи о М.В. Ломоносове, К.А. Тимирязеве, И.В. Мичурине, Н.А. Максимове, Д.И. Ивановском, Д.Ч. Босе, Л.А. Иванове и других выдающихся ученых.

Всего перу П.А. Генкеля принадлежит свыше 300 научных и научно-популярных работ, в том числе 8 монографий, 4 учебника для вузов и один для средней школы. Достойным признанием его заслуг стало присвоение почетного звания заслуженного деятеля науки РСФСР, присуждение премии имени К.А. Тимирязева, избрание членом-корреспондентом Академии педагогических наук СССР, награждение орденами Ленина, Красной Звезды, Трудового Красного Знамени, Дружбы народов и многими медалями.

Хотелось бы подчеркнуть, что все работы П.А. Генкеля настоящему оригинальны. Павел Александрович всегда шел в науке своим собственным, никем не проторенным путем. Он был настоящим Ученым с большой буквы.

Павла Александровича без преувеличения можно назвать не только блистательным ученым, талантливым педагогом, крупным организатором науки, но и необычным человеком. Это была удивительно яркая, незаурядная личность. Энциклопедически образованный, разносторонне одаренный, обаятельный, жизнерадостный, остроумный, темпераментный и эмоциональный, Павел Александрович был очень демократичен при общении с окружающими и исключительно доброжелателен. Хотя это и может показаться малоправдоподобным (особенно в переживаемое нами нелегкое время), но для него было удовольствием доставлять людям радость, делать добро (разумеется, абсолютно бескорыстно). Если у кого-либо из окружавших возникали те или иные трудности и человек нуждался в поддержке, Павла Александровича не нужно было ни о чем просить – благодаря присущей ему наблюдательности и проницательности он сам обо всем догадывался и приходил на помощь, делая все, что только от него зависело. Он был на редкость душевным и отзывчивым человеком.

Вся жизнь Павла Александровича Генкеля является достойным примером для последующих поколений исследователей, видящих свое жизненное призвание в беззаветном служении науке.

Основные даты жизни и деятельности П.А. Генкеля

- 1903 г.** 26(13) января – Родился в Санкт-Петербурге.
- 1916 г.** – Вместе с родителями переехал из Петрограда в Пермь.
- 1919 г.** – Окончил реальное училище и поступил на естественное отделение физико-математического факультета Пермского государственного университета.
- 1920 г.** – Будучи студентом, начал работать на кафедре морфологии и систематики растений Пермского государственного университета в качестве препаратора, затем лаборанта.
- 1920–1922 гг.** – Преподаватель Пермского института народного образования.
- 1924 г.** – Окончил Пермский государственный университет. Оставлен в качестве научного сотрудника на кафедре анатомии и физиологии растений, которой заведовал профессор Д.А. Сабинин.
- 1930–1933 гг.** – Заведующий кафедрой физиологии растений Уральского сельскохозяйственного университета в Перми.
- 1931 г.** – Утвержден в ученом звании профессора.
- 1931–1939 гг.** – Заведующий кафедрой анатомии и физиологии растений, а также декан биологического факультета Пермского государственного университета.
- 1932 г.** – Начал руководить работой аспирантов.
- 1935 г.** – Присуждена ученая степень кандидата биологических наук.
- 1936–1939 гг.** – Директор Биологического научно-исследовательского института при Пермском государственном университете.
- 1939 г.** – Принят кандидатом в члены ВКП(б).
- 1939 г.** – Переезд в Москву. Начало работы в Институте физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР.
- 1939–1983 гг.** – Заведующий лабораторией Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР.
- 1939–1941 гг., 1946 г., 1955–1959 гг.** – Профессор кафедры физиологии растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.
- 1940 г.** – В Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова защитил докторскую диссертацию на тему «Исследования по физиологии засухоустойчивости».

- 1941 г. – Ушел добровольцем в рабочий (коммунистический) батальон.
- 1943 г. – Принят в члены ВКП(б).
- 1943–1956 гг. – Профессор кафедры ботаники Московского областного педагогического института им. Н.К. Крупской.
- 1945 г. – Награжден медалью «За оборону Москвы».
- 1945–1946 гг. – Командировка в Германию.
- 1945 г. – Награжден орденом Красной Звезды.
- 1946 г. – Награжден медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.».
- 1946 г. – Вышла в свет монография «Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения».
- 1947 г. – За монографию «Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения» Президиум Академии наук СССР присудил премию имени К.А. Тимирязева.
- 1948 г. – Награжден медалью «В память 800-летия Москвы».
- 1950 г. – Научная командировка в Швецию.
- 1950–1955 гг. – Заместитель директора Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР.
- 1950 г. – Выступил с XII Тимирязевским чтением на тему «Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения».
- 1950 г. – Издан учебник «Ботаника» для учительных институтов (совместно с Л.В. Кудряшовым). 2-е издание в 1952 г., 3-е издание в 1964 г.
- 1951 г. – Научная командировка в Болгарию.
- 1954 г. – Опубликовано XII Тимирязевское чтение «Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения».
- 1954 г. – За большие заслуги в развитии биологической науки награжден орденом Ленина.
- 1954 г., 1958 г., 1974 г. – Научные командировки в Польшу.
- 1955 г. – Научная командировка в Италию.
- 1955–1960 гг. – Заместитель академика-секретаря Отделения биологических наук Академии наук СССР.
- 1955 г. – Награжден медалью участника Всесоюзной сельскохозяйственной выставки.
- 1955 г. – Награжден юбилейной медалью «В ознаменование 100-летия со дня рождения им. И.В. Мичурина, 1855–1955 гг.».
- 1955–1958 гг. – Председатель экспертной комиссии по биологии Всесоюзной аттестационной комиссии (ВАК).
- 1957 г. – Научные командировки в Чехословакию и Китай.
- 1958–1960 гг. – Член экспертной комиссии по биологии ВАК.
- 1958–1977 гг. – Заместитель главного редактора журнала «Физиология растений».
- 1958 г. – Научные командировки в Китай, Иран, ГДР.
- 1958 г. – Награжден медалью «Китайско-советская дружба».
- 1958 г. – Издан учебник «Физиология растений с основами микробиологии» для педагогических институтов. 2-е издание в 1962 г., 3-е издание в 1965 г.

- 1959 г. – Избран членом-корреспондентом Академии педагогических наук РСФСР.
- 1959–1964 гг. – Заместитель главного редактора «Ботанического журнала СССР».
- 1959 г. – Научная командировка в Канаду. Доклад «Засухоустойчивость растений и способы ее повышения» на IX Международном ботаническом конгрессе в Монреале.
- 1960 г. – На основании решения Государственного комитета по делам изобретений и открытий СССР зарегистрировано открытие явления обособления протоплазмы в период покоя, сделанное П.А. Генкелем и Е.З. Окниной 29 ноября 1945 г.
- 1963 г., 1967 г., 1968 г., 1969 г. – Научные командировки в ГДР.
- 1964 г. – Вышла в свет монография «Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений» (совместно с Е.З. Окниной).
- 1964 г. – Научные командировки в Великобританию и Бельгию. Доклад «Состояние покоя у растений» на X Международном ботаническом конгрессе в Эдинбурге.
- 1965–1967 гг. – Член сельскохозяйственной секции Комитета по присуждению Ленинских и Государственных премий СССР.
- 1966 г. – Вышла в свет монография «Холодостойкость растений и термические способы ее повышения» (совместно с С.В. Кушниренко).
- 1967 г. – Научная командировка во Францию.
- 1968 г. – Избран членом-корреспондентом Академии педагогических наук СССР.
- 1968 г. – Научная командировка в Югославию.
- 1969 г. – Награжден золотой медалью участника Выставки достижений народного хозяйства СССР.
- 1970 г. – Издано учебное пособие «Физиология растений» по факультативному курсу для IX класса. 2-е издание в 1974 г., 3-е издание в 1985 г.
- 1970 г. – Награжден медалью «За доблестный труд. В ознаменование 100-летия со дня рождения В.И. Ленина».
- 1972–1983 гг. – Председатель Специализированного совета по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук при Институте истории естествознания и техники АН СССР.
- 1973–1974 гг. – Научный редактор IV и VI томов «Детской энциклопедии» и автор ряда опубликованных в ней статей.
- 1973 г. – Присвоено почетное звание «Заслуженный деятель науки РСФСР».
- 1974 г. – Издан учебник «Микробиология с основами вирусологии» для педагогических институтов.
- 1975 г. – Издан учебник «Физиология растений» для педагогических институтов (4-е, переработанное издание).
- 1975 г. – Награжден орденом Трудового Красного Знамени.
- 1975 г. – Награжден медалью «Тридцать лет Победы в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.».

- 1976 г. – Вышла в свет книга «Христофор Яковлевич Гоби» (серия «Научно-биографическая литература» АН СССР).
- 1980 г. – Вышла в свет книга «Дмитрий Анатольевич Сабинин» (серия «Научно-биографическая литература» АН СССР).
- 1981 г. – Вышла в свет книга «Александр Германович Генкель» (серия «Научно-биографическая литература» АН СССР).
- 1982 г. – Вышла в свет монография «Физиология жаро- и засухоустойчивости растений».
- 1983 г. – Награжден орденом Дружбы народов за заслуги в развитии биологической науки, подготовке научных кадров и в связи с 80-летием со дня рождения.
- 1985 г., 9 сентября – Скончался в Москве.

Труды П.А. Генкеля

1924

1. Симбиоз и симбиогенез // Человек и природа. № 7/8. С. 557–564.
2. Наблюдения над влиянием некоторых внешних условий на *Cladophora glomerata* // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та и биол. станции при Перм. ун-те. Т. 2, вып. 9. С. 343–348. Совместно с А.Г. Генкелем, Н.Д. Захаровой.
3. О новом способе размножения диатомей // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Перм. ун-те. Т. 3, вып. 4. С. 143–148. Совместно с А.Г. Генкелем.

1925

4. Observations sur l'influence de quelques facteur du milieu sur la *Cladophora glomerata* // Nuova Noturisia. Vol. 36. P. 277–281. Совместно с А.Г. Генкелем, Н.Д. Захаровой.
5. О цветковых растениях мыса Пайндте на Ямале и острова Диксона, собранных летом 1924 г. // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Перм. ун-те. Т. 3, вып. 8. С. 321–326.

1926

6. О цветковых растениях Ямала и Явая, собранных летом 1925 г. // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Перм. ун-те. Т. 4, вып. 9. С. 437–445.
7. Инструкция для сбора растительности тундры по берегам Обской губы. Пермь: Изд. Бот. кабинета и сада Перм. гос. ун-та по поручению Комитета Северного морского пути. 3 с.

1927

8. О распространении азотобактера в почвах Троицкого округа Уральской области // Природа и сельское хозяйство засушливо-пустынных областей СССР. № 1/2. С. 65. Совместно с Д.А. Сабининым.
9. Александр Германович Генкель // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Перм. ун-те. Т. 5, вып. 7/8. С. 287–306.

1928

10. О годовичном ходе фотосинтеза некоторых растений // Дневник 3-его Съезда ботаников в Ленинграде. Л. С. 1. Совместно с Л.С. Литвиновым.

1930

11. Материалы по микробиологии почв Троицкого округа Уральской области // Труды Биол. науч.-исслед. ин-та при Перм. ун-те. Т. 2, вып. 5. С. 469-500. Совместно с Н.Д. Захаровой.
12. О сезонных изменениях фотосинтетической способности некоторых растений // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Перм. ун-те. Т. 7, вып. 3. С. 133-146. Совместно с Л.С. Литвиновым.
13. Alexander Henckel // Verhandl. Intern. Verein. theor. und angew. Limnol. Bd. 5. S. 32.

1933

14. К вопросу о влиянии азотобактера на урожай высшего растения // Микробиология. Т. 2, № 1. С. 81-87.

1934

15. О предпосевной закалке растений к засухе в условиях вегетационного опыта // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Перм. ун-те. Т. 9, вып. 1/3. С. 1-14. Совместно с С.С. Колотовой.

1935

16. Материалы по комплексному изучению и мелиорации солонцов // Тр. Биол. науч.-исслед. ин-та при Пермск ун-те. Т. 7, вып. 1. С. 1-13; Вып. 2. С. 1-141. Совместно с А.И.Обориным, Е.М. Данини, Г.А. Глумовым, С.С. Колотовой.
17. Пермский государственный университет // Университет и научные учреждения. Пермь: Наркомпрос. С. 395-401.
18. Влияние предпосевного закаливания к засухе и яровизации растения // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Перм. ун-те. Т. 9, вып. 9/10. С. 315-326.
19. О предпосевном закаливании овса к засухе в условиях вегетационного опыта // Там же. С. 327-336. Совместно с И.С. Никитиным.
20. О влиянии атмосферной засухи на растения // Там же. С. 337-368. Совместно с К.В. Пролетарским, К.Ф. Калмыковым, А.А. Кобылиным.
21. О предпосевном закаливании картофеля против засухи // Докл. АН СССР. Н. С. Т. 4, № 6-7. С. 273-276. Совместно с А.А. Кобылиным.
22. О процессе нитрофикации по методу Ваксмана в образцах почвы с ненарушенной структурой // Микробиология. Т. 4, № 3. С. 364-371. Совместно с Е.И. Бутылиным.
23. Бактериоскопическая характеристика аллювиальных почв // Микробиология. Т. 4, № 4. С. 588-592. Совместно с С.Ф. Бородиной.

1936

24. О нитрофикации в солончаках // Микробиология. Т. 5, № 1. С. 99-109. Совместно с Е.М. Данини.
25. Проблема предпосевного закаливания растений против засухи // Учен. зап. Перм. гос. ун-та. Т. 2, вып. 3. С. 24.

26. Азотфиксирующие бактерии в лишайниках // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Перм. ун-те, Т. 10, вып. 9/10. С. 315–328. Совместно с Л.А. Южаковой.
27. Инструкция для постановки опытов по предпосевному закаливанию семян пшеницы к засухе. Троицк: Троицкий лесостепной заповедник. 7 с.
28. Кафедра физиологии растений Пермского госуниверситета // Учен. зап. Перм. гос. ун-та. Юбилейный сборник, внеочередной. С. 22–25.

1937

29. О предпосевном повышении засухоустойчивости // Труды Моск. Дома ученых. Вып. 1: Современные достижения и задачи физиологии растений. С. 91–98.
30. Инструкция для постановки опытов по предпосевному закаливанию растений: Изд. каф. физиологии растений Перм. гос. ун-та и Троицкого лесостепн. заповедника // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Перм. ун-те. С. 2–8.

1938

31. Солевой горизонт солонцов как удобрение для чернозема // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Перм. ун-те. Т. 11, вып. 5/6. С. 173–184. Совместно с Е.И. Бутылиным и Н.Д. Захаровой.
32. О лишайниковом симбиозе // Бюл. МОИП. Сер. биол. Т. 47, вып. 1. С. 13–19.
33. Предпосевное закаливание и морозоустойчивость растений // Памяти академика В.Н. Любименко. Киев: Изд-во АН УССР. С. 195–206. Совместно с С.С. Колотовой.
34. Проблема предпосевного закаливания растений против засухи // Тр. конф. по почвоведению и физиологии культурных растений. Саратов. Т. 2. С. 336–337.

1940

35. О предпосевном повышении солеустойчивости // Изв. АН СССР. Сер. биол. Т. 4. С. 474–483. Совместно с С.С. Колотовой.
36. О предпосевном повышении засухоустойчивости и солеустойчивости растений // Тез. докл. совещ. по физиологии растений. М.: Изд-во АН СССР. С. 124. Совместно с С.С. Колотовой.

1941

37. Солевой горизонт солонцов как бактериальное удобрение // Тез. докл. науч. конф. по изуч. и развитию произв. сил Нижнего Поволжья. Саратов: ОГИЗ. Вып. 5. С. 22–21.
38. Солеустойчивость растений и способы ее повышения // Там же. Вып. 3. С. 21–22.
39. Чем подкормиться в исключительных условиях. М.: Молодая гвардия. 22 с. Совместно с Г.А. Васильевым.

1942

40. Повышение солеустойчивости хлопчатника на засоленных почвах путем предпосевной обработки семян. Ташкент: Изд-во Уз. фил. АН СССР. 18 с. Совместно с В.А. Новиковым, С.С. Колотовой.

1943

41. Сравнительный метод оценки степени солеустойчивости хлопчатника // Докл. АН СССР. Т. 39, № 5. С. 209–212. Совместно с С.С. Колотовой.

1944

42. Поглощение солей хлопчатником из растворов высоких концентраций // Докл. АН СССР. Т. 10, № 1. С. 33–37. Совместно с С.С. Колотовой, Н.Н. Щербаковым.
43. О микроскопическом методе диагностики солеустойчивости хлопчатника // Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук АН СССР. М.: Изд-во АН СССР. С. 126–131. Совместно с В.Ф. Любимовой.
44. О характере гибели хлопчатника на засоленных почвах // Там же. Совместно с С.С. Колотовой.
45. О применении в Киргизии видоизмененного метода повышения засухоустойчивости пшениц путем предпосевной обработки семян // Там же. Совместно с В.Ф. Любимовой.
46. Физиологическая характеристика адаптированного к засолению хлопчатника // Там же. Совместно с А.Ф. Клешнинным, Б.П. Строгоновым.
47. Изменения состояния протоплазмы клеток у растений во время периода покоя // Там же. С. 17–18. Совместно с Е.З. Окниной.
48. О проницаемости растительных клеток для сахарозы // Там же.
49. О кутикулярной транспирации у древесных растений // Там же. С. 20–21. Совместно с А.Т. Крапивиной.

1945

50. Экологическое значение водного режима некоторых галофитов // Ботан. журн. Т. 30, № 4. С. 154–166. Совместно с А.А. Шаховым.
51. О вязкости плазмы у некоторых ксерофитов и суккулентов // Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук АН СССР. М.: Изд-во АН СССР. С. 78–79. Совместно с К.П. Марголиной.
52. К познанию лишайникового симбиоза // Там же. С. 79.

1946

53. Применение солевого горизонта солонцов черноземной зоны как бактериального удобрения // Почвоведение. Вып. 11. С. 661–666. Совместно с А.Г. Силиным.

54. О применении и значении фазово-контрастной микроскопии для биологических исследований // Микробиология. Т. 15, № 6. С. 527–536.
55. Новые наблюдения по тройной природе лишайникового симбиоза // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 51, вып. 6. Т. 6. С. 51–58.
56. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения // Тр. Ин-та физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР. Т. 5, вып. 1. С. 1–237.

1947

57. О применении видоизмененного метода предпосевного закаливания пшениц против засухи // Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-та. Т. 10, вып. 3. С. 131–136. Совместно с В.Ф. Любимовой.
58. О физиологической неравноценности неразделившихся клеток у некоторых одноклеточных организмов // Бюл. МОИП. Т. 52, вып. 5. С. 55–63.

1948

59. Состояние покоя растений как процесс обособления протоплазмы // Тр. Ин-та физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР. Т. 6, вып. 1. С. 85–102. Совместно с Е.З. Окниной.
60. О причинах устойчивости суккулентов к высоким температурам // Ботан. журн. Т. 33, № 1. С. 56–62. Совместно с К.П. Марголиной.
61. Состояние покоя у растений как процесс обособления протоплазмы // Вестн. АН СССР, № 8. С. 16–24.
62. Состояние покоя у растений // Докл. АН СССР. Т. 62, № 3. С. 409–412. Совместно с Е.З. Окниной.
63. К познанию истории развития возбудителя капустной килы // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 53, вып. 5. С. 55–64.
64. Рецензия на книгу Ф.Д. Сказкина и Е.И. Ловчиновской «Практические занятия по физиологии растений» (М.: Правда) // Советская книга. Вып. 8. С. 34–37.
65. Рецензия на книги Н.В. Павлова «Растительное сырье Казахстана» и «Растительные ресурсы Южного Казахстана» (М.: Правда) // Там же. Вып. 2.

1949

66. Повесть о жизни растений: Лекции к цветному кинофильму: (5 отдельных брошюр). М.: Изд-во МСХ СССР. Методические указания. 15 с.; Семя. 10 с. Корень. 15 с. Лист. 7 с. Цветок. 10 с. Плод. 8 с.
67. Теория стадийного развития и ее значение для физиологии растений // Журн. общей биологии. Т. 10, вып. 1. С. 3–12. Совместно с Н.А. Максимовым.
68. О причинах гибели растений при низких положительных температурах // Тр. Ин-та физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР. Т. 6, вып. 2. С. 91–96. Совместно с К.П. Марголиной.

69. О причинах засухоустойчивости некоторых ксерофитов и галофитов // Ботан. журн. Т. 34. С. 461–473.
70. Николай Александрович Максимов. М.: Изд-во АН СССР. С. 3–20. (Материалы к библиографии ученых СССР. Сер. биол. Физиология растений; Т. 1, вып. 2).
71. Об эластических свойствах протоплазмы растительных клеток // Доклады АН СССР. Т. 66, № 5. С. 953–956. Совместно с К.П. Марголиной.
72. Великий Сталинский план преобразования природы и задачи физиологии растений // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 6. С. 719–729. Совместно с Н.А. Максимовым.

1950

73. Рецензия на книгу С.Л. Соболя «История микроскопа и микроскопических исследований в России, выполненных в XVIII веке» (М.: Правда) // Советская книга. Вып. 1. С. 91–94.
74. Рецензия на книгу «Новая публикация важнейших работ Ч. Дарвина» // Успехи соврем. биологии. Т. 30, вып. 3. С. 438–441.
75. Д.И. Ивановский как основоположник вирусологии и физиолог растений // Журн. общ. биологии. Т. 11, № 6. С. 405–415.
76. Состояние и основные особенности летней полевой практики в педагогических и учительских институтах // Летняя полевая практика. М.: Учпедгиз. С. 3–26. Совместно с Б.В. Игнатьевым.
77. Опыт летней практики и курсовых работ по физиологии растений в Московском областном педагогическом институте // Там же. С. 18–27. Совместно с Е.Н. Волковой.
78. Рецензия на сочинения И.В. Мичурина // Успехи соврем. биологии. Т. 28, вып. 2. С. 310–315. Совместно с К.Ф. Калмыковым.
79. Ботаника: Учебник для учит. ин-тов. М.: Учпедгиз. 536 с. Совместно с Л.В. Кудряшовым.
80. Физиология адаптации растений к засухе // Проблемы ботаники. М. Вып. 1. С. 404–426.
81. Рецензия на сборник «Растение и среда» // Успехи соврем. биологии. Т. 30, вып. 2. С. 312–315.
82. О микроскопическом методе диагностики солеустойчивости хлопчатника // Памяти Д.Н. Прянишникова. М.: Изд-во АН СССР. С. 126–131.
83. Влияние солей на вязкость протоплазмы и жароустойчивость растительных клеток // Докл. АН СССР. Т. 74, № 5. С. 1025–1028. Совместно с И.В. Цветковой.

1951

84. Водный режим и засухоустойчивость растений в травопольной системе земледелия // Тез. докл. совещ. Всесоюз. ботан. о-ва. М.: Изд-во АН СССР. С. 2.
85. О вязкости протоплазмы и жароустойчивости вегетативных и генеративных органов у растений // Докл. АН СССР. Т. 76, № 4. С. 587–590. Совместно с К.П. Марголиной.

86. Программа летней практики по курсу «Физиология растений». М.: М-во высшего образования. Отд. пед. учеб. заведений. Совместно с Ф.Д. Сказкиным.

1952

87. Ботаника: Учебник для учит. ин-тов. 2-е изд. М.: Учпедгиз. 560 с. Совместно с В.Л. Кудряшовым.
88. Изучение глубины покоя у древесных пород для диагностики их морозоустойчивости: Методические указания. М.: Изд-во АН СССР. 25 с. Совместно с Е.З. Окниной.
89. Задачи организации работ по разработке комплекса Докучаева–Костычева–Вильямса для областей сухого земледелия // Вопросы травопольной системы земледелия. М.: Изд-во АН СССР. Т. 1. С. 5–23.
90. Крахмальная проба как один из методов диагностики засухоустойчивости растений // Докл. АН СССР. Т. 86, № 5. С. 1049–1052.
91. Определение способности растений переносить обезвоживание // Там же. № 4. С. 849–852. Совместно с К.П. Марголиной.
92. В Болгарии // Наука и жизнь. № 2.
93. О физиологических особенностях, повышающих устойчивость зерновых культур против заморозков // Докл. АН СССР. Т. 82, № 5. С. 785–788. Совместно с К.П. Марголиной.

1953

94. Состояние покоя у растений и морозоустойчивость // Тр. Ин-та физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР. Т. 8, вып. 1. С. 236–288. Совместно с О.А. Ситниковой.
95. О преподавании ботаники в средней школе // Труды Академии педагогических наук. М. С. 45.
96. Рецензия на книгу В.П. Дадыкина «Особенности поведения растений на холодных почвах» (М.: Правда) // Советская книга. Вып 6. С. 43–46.
97. Питание растений и микроорганизмы // Тр. конф. по вопр. почв. микробиологии. М.: Изд-во АН СССР. С. 5.
98. Опыты по изучению зимнего покоя у растений // Естествознание в школе. № 6. С. 24–32. Совместно с О.А. Ситниковой.
99. Редакция, примечания и предисловие к переводу книги З. Штруггера «Практикум по физиологии растительных клеток и тканей». М.: Изд-во иностр. лит. С. 1–13.

1954

100. Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения. М.: Изд-во АН СССР. 60 с. (12-е Тимирязевское чтение).
101. Засухоустойчивость растений, способы ее диагностирования и повышения // Вопросы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 2, вып. 2. С. 419–453.

102. Засухоустойчивость растений и способы ее повышения. М.: Знание. С. 3–37. (Сер. 3; № 48).
103. Диагностика морозоустойчивости растений по глубине покоя их тканей и клеток: Методические указания. М.: Изд-во АН СССР. 36 с. Совместно с Е.З. Окниной.
104. Условия жизни растений при новой системе обработки почвы // Природа. № 12. С. 57–61. Совместно с И.В. Цветковой.
105. Научные основы системы обработки почвы по Т. С. Мальцеву // Вестн. АН СССР. № 10. С. 43–47.
106. О наследовании приобретенных свойств у подсолнечника // Физиология растений. Т. 1, № 1. С. 47–56. Совместно с К.П. Марголиной.

1955

107. Влияние обработки почвы по системе Т. С. Мальцева на некоторые физиологические особенности яровой пшеницы // Физиология растений. Т. 2, № 1. С. 42–51. Совместно с М.А. Бобрицкой, И.В. Цветковой.
108. Влияние обработки семян переменной температурой на развитие и созревание кукурузы // Там же. № 5. С. 447–453. Совместно с А.П. Сарычевой, О.А. Ситниковой.
109. Диагностика засухоустойчивости яровой пшеницы // Там же. № 3. С. 200–208. Совместно с А.Н. Новоселовой.
110. Повышение жароустойчивости растений // Докл. АН СССР. Т. 102, № 2. С. 383–386. Совместно с И.В. Цветковой.
111. Летняя учебно-полевая практика по физиологии растений для факультетов естествознания педагогических институтов. М.: Учпедгиз. С. 3–16. Совместно с Ф.Д. Сказкиным.
112. Результаты широкого производственного опыта по внедрению метода направленного повышения солеустойчивости хлопчатника // Физиология растений. Т. 2, № 1. С. 90–92. Совместно с З.С. Азизбековой.
113. Программа «Физиология растений с основами микробиологии» для педагогических институтов // М.: Учпедгиз. 16 с.
114. Мичурин и советская физиология растений // Физиология растений. Т. 2, № 5. С. 401–404.

1956

115. Месяц в Италии // Наука и жизнь. № 5. С. 7.
116. Рецензия на книгу У. Руге «Практикум по физиологии роста и развития растений» // Физиология растений. Т. 3, № 1. С. 94.
117. Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы ее повышения: Методические указания. М.: Изд-во АН СССР. 71 с.
118. К 100-летию со дня рождения И.В. Мичурина // Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-та. Т. 41. С. 3–16.
119. Водный режим эвгалофитов в природной обстановке // Физиология растений. Т. 3, № 4. С. 337–342. Совместно с Н.И. Антиповым.

120. К 85-летию Леонида Александровича Иванова // Там же. № 3, вып. 3. С. 292–296.
121. Применение солевого горизонта солонца в качестве бактериального удобрения // Учен. зап. Моск. обл. пед. ин-та. Т. 41. С. 145–150. Совместно с Т.А. Страшинской.
122. Значение вязкости протоплазмы в устойчивости растений к высоким и низким температурам // Физиология растений. Т. 3, № 5. С. 455–462. Совместно с К.А. Бадановой.

1957

123. Николай Петрович Красинский // Физиология растений. Т. 4, № 3. С. 296–297.
124. Биология – сельскому хозяйству // Наука и жизнь. № 9. С. 5–9. Совместно с Х.Ф. Кушнером.
125. Рецензия на кн.: Попов К.И. Физиология на растениата. Ч. 1. София: Наука и искусство, 1956 // Физиология растений. Т. 4, № 3. С. 294–295.
126. Основные черты физиологии пшеницы при новой системе обработки почвы // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 4. С. 448–465. Совместно с И.Н. Андреевой, И.В. Цветковой, К.Г. Ермаковой.
127. Водный режим и продуктивность яровой пшеницы, возделываемой по системе Т.С. Мальцева // Биологические основы орошаемого земледелия. М.: Изд-во АН СССР. С. 220–228. Совместно с И.В. Цветковой.
128. О кутикулярной транспирации растений // Памяти академика Н.А. Максимова (1880–1952): Сб. ст. М.: Изд-во АН СССР. С. 32–41. Совместно с А.Т. Крапивиной.
129. Рецензия на книгу Б.А. Рубина «Физиология растений» // Успехи соврем. биологии. Т. 44, № 3. С. 384–386.
130. Электронно-микроскопическое исследование хлоропластов *Bellis perennis* в связи с переходом в состояние зимнего покоя // Физиология растений. Т. 4, № 6. С. 509–513. Совместно с Р.С. Морозовой.
131. Как живут растения. М.: Знание. 32 с.

1958

132. Физиология растений с основами микробиологии: Учебник для пед. ин-тов. М.: Учпедгиз. 463 с.
133. О стимулирующем действии растворов хлористого кальция на растения // Мефодий Попов. София: Болг. Акад. наук. № 18. С. 137–144. Совместно с А.Н. Мягковой, И.В. Цветковой.
134. Значение принципа стадийности в развитии и устойчивости растительных организмов // Тр. Пекин. с.-х. акад. Т. 4, № I. С. 10–20. На кит. яз.
135. О физиологическом значении вивипарии у растений мангров // *Acta botanica sinica*. Т. 7, № 2. С. 51–70. Совместно с Фан И-Сунь. На рус. и кит. яз.

136. О роли плазмодесм в быстрой потере всхожести у семян кофе (*Cofea robusta* Lind) // Физиология растений. Т. 5, № 4. С. 305–309. Совместно с Чжао Ши-Сюй.
137. В тропиках Китая // Наука и жизнь. № 10. С. 59–64.
138. Физиология устойчивости растений и ее изучение в Китае // Вестн. АН СССР. № 10. С. 74–78.

1959

139. Роберт Браун: (К 100-летию со дня смерти) // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 1. С. 139–143.
140. Холодоустойчивость культурных растений и пути ее повышения. М.: Знание. 32 с. Совместно с С. В. Кушниренко.
141. Фотосинтез томатов, предпосевно закаленных к холоду переменными температурами // Физиология растений. Т. 6, № 4. С. 446–450. Совместно с С. В. Кушниренко.
142. Процесс обособления протоплазмы как вторая фаза закаливания озимых пшениц // Докл. АН СССР. Т. 127, № 1. С. 220–223. Совместно с Г.М. Живухиной.
143. Современное состояние проблемы физиологии засухоустойчивости растений и дальнейшие пути ее изучения // Тез. докл. конф. по физиологии устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР. С. 4–7.
144. Электронно-микроскопическое исследование хлоропластов *Bellis perennis* в весенний период // Физиология растений. Т. 6, № 5. С. 575–578. Совместно с Р.С. Морозовой.
145. Влияние пониженных положительных температур на сизаль (*Agava sisalana*) // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 3. С. 379–390. Совместно с Ин Хун-Чан, Чжао Тун-Фан, Шен Кун-Мю.
146. Основные пути приспособления растений к неблагоприятным условиям существования // Биологические ресурсы Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР. С. 209–217. Совместно с К.А. Бадановой.
147. Работы Джегдиша Чандра Боса в области физиологии растений // Вопр. истории естествознания и техники. № 8. С. 26–32.
148. Значение состояния покоя в жизни растительных организмов // Труды Объединенной научной сессии. Кишинев: Изд-во Молд. фил. АН СССР. Т. 1. С. 71–73.
149. Drought resistance of plants and methods of increasing it // 9th Intern. botan. Congr. Monreal. P. 160.

1960

150. Физиология растений, потребляющих соленую воду // Проблемы засоления почв и водных источников. М.: Изд-во АН СССР. С. 153–165. Совместно с Б.П. Строгоновым.
151. Мичурин и его учение // Детская энциклопедия. М.: Изд-во АПН РСФСР. С. 29–33.
152. О повышении солеустойчивости растений при засолении почвы сульфатами // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 4. С. 550–562.

153. О сезонных изменениях хлоропластов ели // Физиология растений. Т. 7, № 6. С. 645–653. Совместно с Е.И. Барской.
154. Распределение гетероауксина в стеблях и корнях растений при геотропических изгибах // Там же. № 2. С. 207–213.
155. Применение гравийных культур при изучении почвенной и атмосферной засухи // Там же. № 5. С. 600–615. Совместно с И.В. Цветковой.
156. Что такое наследственность и как она изменяется // Детская энциклопедия. М.: Изд-во АПН РСФСР. Т. 4. С. 42–44.
157. Как живет растение // Там же. С. 44–58.
158. Как растения борются с засухой и засолением почвы // Там же. С. 65–68.
159. Климент Аркадьевич Тимирязев // Там же. С. 521–524.
160. Современное состояние проблемы засухоустойчивости растений и дальнейшие пути ее изучения // Тр. конф. по физиологии устойчивости, 3–7 марта 1959 г. М.: Изд-во АН СССР. С. 386–401.
161. К 60-летию профессора Федора Даниловича Сказкина // Ботан. журн. Т. 45, № 12. С. 1816–1818.

1961

162. Памяти Аркадия Ивановича Потапова // Физиология растений. Т. 8, № I. С. 143–144.
163. Водоросль хлорелла как источник органического вещества и кислорода // Биология в школе. № 3. С. 76–80.
164. Рецензия на книгу Б.А. Рубина, Е.В. Арциховской «Биохимия и физиология иммунитета у растений» // Научн. докл. высш. шк.: Биол. науки. № 4. С. 226–227.
165. Обзор работ по водному режиму растений // Водный режим растений в засушливых районах СССР. М.: Изд-во АН СССР. С. 21–29. Совместно с К.А. Бадановой.
166. Повышение засухоустойчивости растений // Вестн. АН СССР. № 10. С. 91–95.

1962

167. Повышение засухоустойчивости культурных растений путем предпосевного закаливания // Биология в школе. № 1. С. 77–81.
168. Программы педагогических институтов. Физиология растений с основами микробиологии. М.: Учпедгиз. С. 3–21.
169. Процесс обособления протоплазмы в клетках растений // Наука и жизнь. № 4. С. 3. Совместно с Е.З. Окниной.
170. О синтетической способности закаленных к засухе растений томатов // Физиология растений. Т. 9, № 1. С. 81–85. Совместно с Р.С. Морозовой, Н.Д. Прониной.
171. М.В. Ломоносов и его значение для развития русской культуры и науки // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 3. С. 461–472.
172. Новые научные данные о клеточном строении // Биология в школе. № 6. С. 83–88. Совместно с И.Н. Андреевой.

173. Справку на морозоустойчивость дает микроскоп. Процесс обособления протоплазмы в клетках растений // Наука и жизнь. № 4. С. 41–43.
174. К экологии растений мангров // Физиология древесных растений: К 90-летию чл.-кор. АН СССР Л.А. Иванова. М.: Изд-во АН СССР. С. 223–232.
175. Физиология растений с основами микробиологии: Учебник для пед. ин-тов. 2-е изд. М.: Учпедгиз. 536 с.
176. Изменение вязкости протоплазмы в онтогенезе некоторых травянистых растений в связи с засухоустойчивостью // Ботан. журн. Т. 47, № 6. С. 802–807. Совместно с Е.И. Барской.

1963

177. О вырождении картофеля в Приморском крае // Физиология сои и картофеля на Дальнем Востоке. М.: Изд-во АН СССР. С. 62–133. Совместно с В.Г. Рейфманом, Е.Г. Лебедевой, В.Е. Космаковой.
178. Симпозиум по физиологии, биохимии и экологии прорастания семян // Вестн. АН СССР. № 12. С. 76–77.
179. О наследовании засухоустойчивости, приобретенной в процессе предпосевного закаливания растениями томатов // Генетика – сельскому хозяйству. М.: Изд-во АН СССР. С. 535–545. Совместно с Н.Д. Прониной.
180. Физиология плодовых растений и морозоустойчивость // Садоводство. № 5. С. 42–45. Совместно с Е.З. Окниной.
181. Выделение протопласта из клеток эпидермиса лука в состоянии покоя // Физиология растений. Т. 10, № 2. С. 124–129. Совместно с Н.Д. Прониной.
182. Холодостойкость растений и некоторые способы ее повышения // Биология в школе. № 6. С. 83–89. Совместно с С. В. Кушниренко.
183. Обособление протоплазмы в растительных клетках // Бюл. Гос. ком. по делам изобретений и открытий СССР. 1963. Сентябрь. С. 3–5. Совместно с Е.З. Окниной.

1964

184. Физиологические особенности картофеля, пораженного вирусными болезнями // Материалы науч. конф. по пробл. «Семеноводство и меры борьбы с болезнями вырождения картофеля на Дальнем Востоке». Владивосток. С. 131–134. (Тр. Биол.-почв. ин-та СО АН СССР).
185. О способности клеток растений переносить обезвоживание в состоянии покоя // Физиология растений. Т. 11, № 4. С. 667–673. Совместно с Н.Д. Прониной.
186. Производственные опыты по предпосевному закаливанию растений против засухи // Там же. № 3. С. 538–543. Совместно с К.Л. Мартяновой, Л.С. Зубовым.

187. Памяти Льва Самойловича Литвинова // Там же. № 2. С. 362–364.
188. Физиологические особенности картофеля, пораженного вирусными болезнями // Материалы науч. конф. по пробл. «Семеноводство и меры борьбы с болезнями вырождения картофеля на Дальнем Востоке». Владивосток. С. 72–88. Совместно с В.Г. Рейфманом, В.Е. Космаковой.
189. Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений. М.: Наука. 203 с. Совместно с Е.З. Окниной.
190. Ботаника: Учебник для учит. ин-тов. 3-е изд. М.: Просвещение. 673 с. Совместно с Л.В. Кудряшовым.
191. Программа по физиологии растений для педагогических институтов. М.: Просвещение. 23 с. Совместно с Ф.Д. Сказкиным.
192. Программа по микробиологии для педагогических институтов. М.: Просвещение. 9 с.
193. Физиолого-биохимические основы предпосевного воздействия на семена с целью повышения устойчивости растений к неблагоприятным условиям внешней среды // Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений. М.: Наука. С. 189–198.
194. Physiological basis of the adaptation of plants to drought and to salinization of soil // Tenth Intern. botan. Congr. Abstracts. Edinburgh. P. 1.
195. Physiology of plants under drought // Annu. Rev. Plant Physiol. Vol. 15. P. 24.

1965

196. Физиология растений с основами микробиологии: Учебник для педагогических ин-тов. 3-е изд. М.: Просвещение. 583 с.
197. О вымерзании нехолодоустойчивых растений // Физиология растений. Т. 12, № 1. С. 69–75. Совместно с Г.А. Самыгиным, Л.В. Бакановой.
198. Об особенности поверхности протопласта клеток растений в состоянии покоя // Там же. № 4. С. 659–663. Совместно с Л.В. Бакановой.
199. Значение фитогормонов в жизни растений // Биология в школе. № 3. С. 82–88. М.: Изд-во «Просвещение». Совместно с С.В. Кушнirenко.
200. О чем рассказывает в этом томе // Детская энциклопедия. 2-е изд. М.: Просвещение. Т. 4. С. 11–14. Совместно с В.Ф. Натали.
201. Как зимует растение // Там же. С. 96–98.
202. Как устроено и питается зеленое растение // Там же. С. 81–90.
203. Как растения борются с засухой и засолением почвы // Там же. С. 121–125.
204. Климент Аркадьевич Тимирязев // Там же. С. 443–446.
205. Иван Владимирович Мичурин // Там же. С. 447–449.
206. О вымерзании нехолодостойких растений // Физиология растений. Т. 12, № 1. С. 69–75. Совместно с Л.В. Бакановой, Г.А. Самыгиным.

1966

207. Физиология устойчивости и селекция растений // С.-х. биология. Т. 1, № 1. С. 86–93.
208. Распределение гетероауксина и ориентированный плазмолиз при фото- и геотропизме // Физиология растений. Т. 13, № 2. С. 252–263. Совместно с Ю.А. Урманцевым, Л.В. Бакановой.
209. Влияние НРВ на жароустойчивость и солеустойчивость растений // Материалы Третьего Всесоюз. совещ. по изуч. и применению нефтяного ростового вещества НРВ в сельском хозяйстве. Баку. С. 163–165. Совместно с Р.Г. Абдиевой.
210. О плазмодесмах и хемотропных нитях у некоторых водорослей // Физиология растений. Т. 13, № 5. С. 867–870. Совместно с Л.В. Бакановой.
211. Физиологические особенности картофеля, пораженного вирусными болезнями // Вирусные болезни картофеля. Л.: Наука. С. 53–57. Совместно с В.Г. Рейфманом и В.Е. Космаковой.
212. Холодостойкость растений и термические способы ее повышения. М.: Наука. 223 с. Совместно с С.В. Кушниренко.
213. Ответ на рецензию З.А. Метлицкого и М.М. Тюриной по книге П.А. Генкеля и Е.З. Окниной «Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений». (М.: 1964) // Ботан. журн. Т. 51. С. 1180–1186.
214. Физиология и экология растений // Развитие биологии в СССР. М.: Наука. С. 109–146. Совместно с К.Ф. Калмыковым.
215. Физиология устойчивости растений // Физиология сельскохозяйственных растений. М.: Изд-во МГУ. Т. 3. С. 87–265.
216. Влияние предпосевного закаливания семян к засухе на репродуктивные процессы у растений // Докл. АН СССР. Т. 169, № 3. С. 709–712. Совместно с Н.В. Балиной, Е.И. Барской, А. Кашлан.

1967

217. Программа по физиологии растений // Программы педагогических институтов. М.: Просвещение. 22 с. Совместно с Ф.Д. Сказкиным.
218. Значение дыхания для оводненности клеток растений в условиях засухи // Физиология растений. Т. 14, № 3. С. 494–499. Совместно с К.А. Бадановой, И.Н. Андреевой.
219. Влияние засухи на синтез белка и состояние рибосом в растениях // Там же. № 5. С. 898–907. Совместно с Н.А. Сатаровой.
220. Константин Каэтанович Гедройц // Детская энциклопедия. 2-е изд. М.: Просвещение. Т. 6. С. 371–372.
221. Что необходимо растениям для жизни // Там же. С. 66–68.
222. Пути развития физиологии засухо- и солеустойчивости растений // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 1. С. 46–54.
223. Развитие учения о засухоустойчивости растений в Советском Союзе // С.-х. биология. № 5. С. 762–772.

224. Некоторые особенности растений предпосевно закаленных к условиям карбонатного засоления // *Агрохимия*. № 12. С. 62–73. Совместно с Е.Ф. Иваницкой.
225. Валентина Николаевна Наугольных // *Физиология растений*. Т. 14, № 6. С. 1118–1119. Совместно с О.М. Трубецковой.
226. Ueber die Determination neuer physiologischer Eigenschaften bei keimenden Samen // *Proc. of the Intern. symp. «Physiology, ecology and biochemistry of germination»*. Greifswald: Exnst-Arnat-Universitat. S. 79.

1968

227. Физиология состояния покоя у растений // *Ботан. журнал*. Т. 53, № 8. С. 1063–1068. Совместно с Е.З. Окниной, Л.В. Бакановой.
228. О причинах, обуславливающих способность пойкилоксерофитов выносить обезвоживание // *Физиология растений*. Т. 15, № 1. С. 84–92. Совместно с Н.Д. Прониной.
229. Действие температуры на ультраструктуру и окислительное фосфорилирование митохондрий корней кукурузы // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* № 1. С. 53–58. Совместно с И.Н. Андреевой, Е.Б. Курковой.
230. Изменение эндогенных ростовых веществ в листьях абрикоса при действии почвенной засухи // *Acta Horticulturae. Techn. commun. of ISHS Intern. soc. for horticulture scie.* Vol. 3, N 11. P. 511–521. Совместно с Т.Н. Пустовойтовой.
231. О физиологии состояния покоя и способах его диагностики // *Физиология состояния покоя у растений*. М.: Наука. С. 29–54. Совместно с Е.З. Окниной.
232. О характере плазмолиза в состоянии покоя в клетках коры яблони и клена // Там же. С. 202–207. Совместно с Л.В. Бакановой, Н.В. Базиной, В.В. Левиной.
233. Состояние покоя у некоторых дикорастущих растений, зимующих под снежным покровом // Там же. С. 104–135. Совместно с Л.В. Бакановой.
234. Памяти Федора Даниловича Сказкина // *Физиология растений*. Т. 15, № 3. С. 581–583.
235. К 125-летию К.А. Тимирязева // Там же. С. 397–401.
236. Научная деятельность Николая Александровича Максимова и его роль в создании экологической физиологии растений // *Проблемы физиологии растений: (Исторические очерки)*. М.: Наука. С. 306–330.
237. Синтез белка у проростков фасоли при предпосевном закаливании к засухе // *С.-х. биология*. Т. 3, № 6. С. 847–852. Совместно с Н.А. Сатаровой, Е.К. Творус.
238. Методические указания по предпосевному закаливанию растений против засухи. М.: Колос. 19 с.
239. Накопление и распределение в растениях тыквы натрия и калия при засолении субстрата хлористым и сернокислым натрием //

Физиология растений. Т. 15, № 3. С. 521–528. Совместно с В.А. Соловьевым.

240. Анабиоз растений при обезвоживании // Тез. докл. конф. по физиологии устойчивости (Киев, октябрь 1968 г.). Киев: Наук. думка. С. 9.

1969

241. Анабиоз при высыхании у цветкового пойкилоксерофитного растения *Myrothamnus flabellifolia* // Физиология растений. Т. 16, № 5. С. 896–901. Совместно с Н.Д. Прониной.
242. О физиологических причинах, обуславливающих способность созревающих семян выносить обезвоживание // Физиология и биохимия культурных растений. Т. 1, № 1. С. 73–77. Совместно с Н.Д. Прониной.
243. Сезонные изменения хлоропластов древесных растений // Симпоз. по физиологии глубокого покоя древесных растений / Башк. фил. АН СССР. Ин-т биологии. Уфа. С. 53–54. Совместно с Е.И. Барской.
244. Состояние покоя и его значение в жизни растений // Там же. С. 9–19. Совместно с Е.З. Окниной.

1970

245. О некоторых причинах ритмических движений листьев кислицы *Oxalis acetosella* // Физиология и биохимия здорового и больного растения. М.: Изд-во МГУ. С. 130–143.
246. О новом лабораторном способе диагностики жаро- и засухоустойчивости для селекции // Физиология растений. Т. 17, № 2. С. 431–435. Совместно с К.А. Бадановой, В.В. Левиной.
247. О влиянии обезвоживания на ход фотосинтеза у гомеогидровых и пойкилогидровых растений // Там же. Т. 17. № 6. С. 1140–1146. Совместно с Е.Б. Курковой, Н.Д. Прониной.
248. Основные пути изучения солеустойчивости растений // С.-х. биология. Т. 5, № 2. С. 292–301.
249. К познанию проблемы засухоустойчивости растений // Физиология и биохимия культурных растений. Т. 2, № 3. С. 227–232.
250. Физиология растений: Учеб. пособие по факультативному курсу для 9-го кл. М.: Просвещение. 170 с.
251. Влияние предпосевной обработки семян пшеницы витамином РР и фтористым натрием на изменение белка в семенах // Физиология растений. Т. 17, № 3. С. 605–609.

1971

252. Основные пути изучения физиологии засухоустойчивости растений // Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука. С. 5–27.

253. О жароустойчивости гелиоксерофитов // Там же. С. 228–246. Совместно с Р.А. Абдиевой.
254. Влияние цианида на дыхание листьев растений фасоли, предпосевно закаленных к засухе // Физиология растений. Т. 18, № 5. С. 947–953. Совместно с С. В. Кушниренко.
255. Программа по физиологии растений для педагогических институтов. М.: Просвещение. 23 с.
256. Программа по микробиологии с основами вирусологии для биологических факультетов. М.: Просвещение. 13 с.
257. Электронно-микроскопическое изучение плазмодесм у обыкновенного лука (*Allium cepa* L.) в состоянии покоя // Физиология растений. Т. 18, № 4. С. 777–780. Совместно с Е.Б. Курковой.

1972

258. Функциональная активность рибосом адаптированных к засухе растений // Физиология растений. Т. 19, № 5. С. 1041–1046. Совместно с Н.А. Сатаровой, Е.К. Творус.
259. Применение прямого лабораторного метода диагностики жаро- и засухоустойчивости растений для селекции путем гидролиза статолитного крахмала. М.: Колос. 23 с. Совместно с К.А. Бадановой, В.В. Левиной.

1973

260. О механизме циториза у мха *Mnium affine* Blandow // Докл. АН СССР. Т. 21, № 2. С. 497–500. Совместно с Н.Д. Прониной.
261. О принадлежности *Haberlea rhodopensis* (сем. Gessneriaceae) к эксксерофитам // Физиология растений. Т. 20, № 4. С. 815–818. Совместно с Н.Д. Прониной.
262. Азотфиксирующие бактерии в лишайниках // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 6. С. 807–813. Совместно с Т.Т. Плотниковой.
263. О чем рассказывается в этом томе // Детская энциклопедия. 3-е изд. М.: Педагогика. Т. 4. С. 5–8. Совместно с А.Г. Банниковым.
264. Как устроено и питается зеленое растение // Там же. С. 73–79.
265. Анабиоз и состояние покоя в мире растений // Там же. С. 88–89.
266. Движения растений // Там же. С. 90–92.
267. Климент Аркадьевич Тимирязев // Там же. С. 380–382.
268. Как растения борются с засухой и засолением почвы // Там же. С. 93–96.

1974

269. О стимулирующем действии небольших доз хлористого натрия на сахарную свеклу // Физиология растений. Т. 21, № 4. С. 812–818. Совместно с Л.В. Бакановой.
270. Эволюция водного режима и засухоустойчивость у растений // Проблемы эволюционной физиологии растений. Материалы симп. М.: Наука. С. 111–113.

271. Влияние водного дефицита на функциональную активность цитоплазматических рибосом листьев пшеницы и изоферментный спектр цитоплазматической рибонуклеазы // Физиология растений. Т. 21, № 1. С. 113–120. Совместно с Н.А. Сатаровой, Г.И. Блехманом, Е.К. Творус.
272. Зависимость некоторых физико-химических свойств цитоплазмы от энергетического обмена // Там же. № 3. С. 525–528. Совместно с В.В. Левиной, М. Трушка.
273. Исследования О.М. Трубецкой по физиологии корневой системы // Там же. № 4. С. 844–847. Совместно с В.Н. Жолкевичем, О.Ф. Туевой.
274. Будущим хозяевам Земли // Детская энциклопедия. 3-е изд. М.: Педагогика. Т. 6. С. 5–8. Совместно с К. А. Иванович.
275. Что необходимо растениям для жизни // Там же. С. 34–36.
276. Жан Батист Буссенго // Там же. С. 325–327.
277. Иван Владимирович Мичурин // Там же. С. 339–341.
278. Использование физиологических методов диагностики засухоустойчивости в селекции растений // Физиология растений в помощь селекции. М.: Наука. С. 228. Совместно с К.А. Бадановой, В.В. Левиной.
279. Микробиология с основами вирусологии: Учеб. пособие для пед. ин-тов. М.: Просвещение. 267 с.
280. Физиология растений: Учеб. пособие по факультативному курсу для 9-го кл. 2-е изд. М.: Просвещение. 170 с.

1975

281. Физиология растений: Учебник для пед. ин-тов. 4-е изд. М.: Просвещение. 335с.
282. Константин Каэтанович Гедройц // Детская энциклопедия. 3-е изд. М.: Педагогика. Т. 6. С. 335–337.
283. Значение процесса цито- и плазмоконтракции у пойкилоксерофитных растений при обезвоживании // Физиология растений. Т. 22, № 4. С. 869–871. Совместно с Т.Н. Пустовойтовой.
284. Физиология растений и сельское хозяйство // Биологи–народному хозяйству. М.: Знание. Вып. I. С. 31–45.
285. Физиология растений // История биологии. С начала XX в. и до наших дней. М.: Наука. С. 123–152. Совместно с Е.М. Сенченковой.
286. Защитные реакции некоторых водорослей на воздействие неблагоприятных условий окружающей среды // Журн. общ. биологии. Т. 36, № 1. С. 82–89. Совместно с В.В. Левиной.
287. Физиологические основы адаптации растений на субклеточном, клеточном и организменном уровнях // Тез. докл. XII Междунар. ботан. конгр. М.: Наука. С. 479.

1976

288. Христофор Яковлевич Гоби. // М.: Наука. 164 с.
289. Наблюдения над гуттацией манжетки *Alchemilla vulgaris* L. в природной обстановке // Физиология растений. Т. 23, № 2. С. 325–330.

290. Потеря способности к криптобиозу (анабиозу) у пойкилоксерофитного мха // Там же. № 6. С. 1280–1284. Совместно с В.В. Левиной.
291. Рецензия на книгу «Физиологические аспекты неорошаемого земледелия» (редактор Ю.С. Гупт) // Там же. № 5. С. 1088–1090. Совместно с Т.Н. Пустовойтовой.
292. О симбиозе зеленых водорослей с некоторыми трутовиками // Журн. общ. биологии. Т. 37, № 4. С. 556–561.
293. Памяти Александра Германовича Генкеля: (к 100-летию со дня рождения) // Ботан. журн. Т. 61, № 2. С. 272–275.
294. О потере способности переносить криптобиоз (анабиоз) у пойкилоксерофитного мха *Funaria hygrometrica* // Докл. АН СССР. Т. 224, № 3. С. 728–730.
295. Физиологические основы адаптации растений к засухе // Физиология и биохимия культурных растений. Т. 8, № 2. С. 132–137.
296. Реферат книги Г. Якоби «Биохимическая цитология клетки» // Новые книги за рубежом. Сер. В. С. 17–18.

1977

297. Сергей Павлович Костычев (1877–1931) // Физиология растений. Т. 24, № 6. С. 1109–1113.
298. Синтез белка у пойкилоксерофитов и зародышей пшеницы в начальный период набухания // Там же. № 5. С. 906–911. Совместно с Н.А. Сатаровой, С. В. Шапошниковой.
299. О симбиозе в растительном мире // Успехи соврем. биологии. Т. 84, № 1 (4). С. 138–151.
300. К физиологии и экологии криптобиоза (анабиоза) у аэрофитной водоросли *Trentepohlia umbrina* (Kutz, Bur) // Развитие и значение водорослей в почвах нечерноземной зоны. Материалы межвуз. конф. Пермь.

1978

301. Рецензия на книгу А.М. Голдовского «Основы учения о состоянии организмов» // Физиология растений. Т. 25, № 3. С. 632–634. Совместно с Л.А. Фроловой.
302. О состоянии и направлении работ по жароустойчивости и засухоустойчивости растений // Проблемы засухоустойчивости растений. М.: Наука. С. 5–20.
303. Криптобиоз (анабиоз) у пойкилоксерофитов и семян и их устойчивость к обезвоживанию // Там же. С. 76–100.
304. Об особенностях роста и развития солероса *Salicornia herbacea* L. на солончаках пустыни Дашт-и-Кавир // Там же. С. 245–247.
305. Диагностика жаро- и засухоустойчивости некоторых двудольных растений методом гидролиза статолитного крахмала // Физиология растений. Т. 25, № 1. С. 185–190. Совместно с Н.А. Шеламовой.
306. Различия в седиментации рибосом из зародышей незакаленных семян пшеницы // Там же. № 2. С. 236–241. Совместно с Е.К. Творус.

307. Из опыта организации и проведения факультативного курса микробиологии в 9-м классе средней школы // Факультативные занятия в средней школе. М.: Педагогика. 2 с. Совместно с Т.Т. Плотниковой.
308. Адаптация растений к экстремальным условиям окружающей среды // Физиология растений. Т. 25, № 5. С. 889–902.

1979

309. Предпосевное закаливание растений против засухи и продуктивность растений // Науч. докл. высш. шк.: Биол. науки. № 6. С. 5–12. Совместно с К.А. Бадановой, Н.В. Балиной, Н.А. Томахиним.
310. Гетероморфное деление зеленой водоросли *Stichococcus bacillaris* Naeg // Докл. АН СССР. Т. 245, № 2. С. 502–504. Совместно с Н.А. Шеламовой.
311. О сопряженной и конвергентной устойчивости растений // Физиология растений. Т. 26, № 5. С. 921–924.
312. Функциональная активность хроматина у закаленных к засухе проростков пшеницы // Там же. Т. 26, № 2. С. 422–427. Совместно с Н.А. Сатаровой, С. В. Шапошниковой.
313. Азотфиксирующие бактерии в лишайниках // Изв. АН СССР. Сер. биол. Т. 6. С. 807–813. Совместно с Т.Т. Плотниковой.
314. К физиологии и экологии криптобиоза (анабиоза) у аэрофитной водоросли *Trentepohlia umbrina* (Kutz Bor) // Физиология растений. Т. 26, № 3. С. 627–629. Совместно с Н.А. Шеламовой.
315. К познанию вивипарии в растительном мире // Журн. общ. биологии. Т. 40, № 1. С. 60–66.
316. Повышение жаро- и засухоустойчивости яровой пшеницы комплексным способом // Физиология растений. Т. 26, № 3. С. 641–647. Совместно с К.А. Бадановой, Л.Д. Прусаковой, К.С. Бокаревым.

1980

317. Диагностика жаро- и засухоустойчивости растений методом фотометрического определения статолитного крахмала. М.: Колос. Т. 15, № 3. С. 448–451. Совместно с Н.А. Шеламовой.
318. Дмитрий Анатольевич Сабинин. М.: Наука. 184 с.
319. К 100-летию рождения академика Н.А. Максимова (1880–1952) // С.-х. биология. Т. 15, № 4. С. 633–636.

1981

320. О способности пойкилоксерофитов переносить отрицательные зимние температуры // Физиология растений. Т. 28, № 1. С. 14–17. Совместно с Н.А. Шеламовой.
321. Влияние закаливания против засухи на содержание белка и активность глутаминсинтетазы у культурных злаков // Там же. Т. 28, № 2. С. 334–339. Совместно с Е.В. Тихомировой.

322. Энциклопедический словарь юного натуралиста. Несколько отдельных статей // М.: Педагогика.
323. Александр Германович Генкель. М.: Наука. 119 с.

1982

324. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука. 280 с.
325. Синтез РНК хроматином, изолированным из обезвоженных проростков пшеницы // Физиология растений. Т. 29, № 1. С. 88–92. Совместно с Н.А. Сатаровой, С. В. Шапошниковой.
326. Уровень АТФ и синтез белка у зародышей незакаленных семян пшеницы в начальный период набухания // Там же. Т. 29, № 5. С. 972–977. Совместно с Е.К. Творус.
327. О гомеостатической воде у растений // Докл. АН СССР. Т. 263, № 3. С. 760–762. Совместно с Н.А. Шеламовой.
328. Влияние предпосевного закаливания к засухе на изменение РНКазной активности листьев пшеницы при обезвоживании и регидратации // Физиология растений. Т. 29. № 4. С. 781–784. Совместно с Г.И. Блехманом.

1983

329. Рецензия на книгу «Терминология роста и развития высших растений» отв. ред. М.Х. Чайлахян // Физиология растений. Т. 30. № 3. С. 623.
330. Жароустойчивость растений и солнечная радиация // С.-х. биология. № 3. С. 38–40. Совместно с Н.В. Балиной, Н.Д. Прониной.

1985

331. Физиология растений: Учеб. пособие по факультативному курсу для 9-го кл. сред. шк. 3-е изд. М.: Просвещение. 173 с.
332. Криптобиоз и синдром Селье у пойкилоксерофитов // Журн. общ. биологии. Т. 46, № 1. С. 55–62. Совместно с Н.Д. Прониной.

1992

333. Жизненный путь Д.А. Сабина // Дмитрий Анатольевич Сабинин в воспоминаниях современников / Отв. ред. В.Н. Жолкевич. М.: Наука. С. 29–37.

Список работ, вышедших под редакцией П.А. Генкеля

- Тезисы докладов совещания по физиологии растений / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР, 1940.
- Холодный Н.Г.* К.А. Тимирязев и современные представления о фитогормонах / Отв. ред. Н.А. Максимов, П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР, 1946. 35 с. (VI Тимирязевское чтение).
- Прокофьев А.А.* Локализация, образование и состояние каучука в растении / Отв. ред. Н.А. Максимов, П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 304 с.
- Памяти академика А.А. Рихтера: Сб. работ / Отв. ред. Н.А. Максимов П.А. Генкель. (Тр. Ин-та физиологии растений им. К.А. Тимирязева; Т. 6, вып. 2). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 296 с.
- Строгонов Б.П.* Физиология солеустойчивости хлопчатника / Отв. ред. Н.А. Максимов, П.А. Генкель. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 142 с.
- Труды Института физиологии растений. Т. 7, вып. 1 / Отв. ред. Н.А. Максимов, П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР, 1950.
- Летняя полевая практика: Сборник / Отв. ред. П.А. Генкель, А.И. Потапов, В.А. Тетюрев. М.: Учпедгиз, 1950. 104 с.
- Максимов Н.А.* Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. Т. 1. / Отв. ред. П.А. Генкель, А.А. Ничипорович, Н.С. Петин. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 571 с.
- Максимов Н.А.* Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. Т. 2. / Отв. ред. П.А. Генкель, А.А. Ничипорович, И.И. Туманов. М.: Изд-во АН СССР, Т. II. 1952. 291 с.
- Минина Е.Г.* Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды / Отв. ред. Н.А. Максимов, П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 198 с.
- Штрюггер З.* Практикум по физиологии растительных клеток и тканей / Под ред. и с предисл. П.А. Генкеля. М.: Изд-во иностр. лит., 1953. 270 с.
- Туманов И.И.* Защита цитрусовых от мороза / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР, 1954. (Науч.-попул. сер. в помощь сел. хозяйству).
- Сабинин Д.А.* Физиологические основы питания растений / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 496 с.

- Добрунов Л.Г.* Физиологические изменения в онтогенезе растений / Предисл. П.А. Генкеля. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. 251 с.
- Криштофович А.Н.* История палеоботаники в СССР / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР, 1956.
- Васильев И.М.* Зимовка растений / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 301 с.
- Памяти академика Н.А. Максимова: Сб. ст. / Отв. ред. А.Л. Курсанов, И.И. Туманов, П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 318 с.
- Тезисы докладов конференции по физиологии устойчивости растений: (Морозоустойчивость, засухоустойчивость и солеустойчивость), 3–7 марта 1959 г. / Отв. ред. И.И. Туманов, П.А. Генкель, Б.П. Строгонов. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 245 с.
- Петинов Н.С.* Физиология орошаемой пшеницы / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 492 с.
- Федоров А.К.* Особенности развития зимующих растений / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 198 с.
- Биологические ресурсы Дальнего Востока: Сб. ст. / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 209 с.
- Детская энциклопедия. Т. 4. Растения и животные / Науч. ред. П.А. Генкель, В.Ф. Натали, Ф.Д. Сказкин. М.: Просвещение, 1960.
- Кружилин А.С.* Взаимовлияние привоя и подвоя растений / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 272 с.
- Савельев Н.М.* Биологические основы возделывания семенной люцерны в Западной Сибири / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 351 с.
- Рейфман В.Г.* Природа ржавости картофеля / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 191 с.
- Строгонов Б.П.* Физиологические основы солеустойчивости растений (при разнокачественном засолении почвы) / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Изд-во АН СССР. 1962. 341 с.
- Игнатьев Б.В.* Ботаника: Учебник для педагогических училищ. 6-е изд., испр. и доп. / Под ред. П.А. Генкеля. М.: Учпедгиз, 1962. 295 с.
- Богорад В.Б., Нехлюдова А.С.* Краткий словарь биологических терминов / Под ред. П.А. Генкеля и Ф.Н. Правдина. М.: Учпедгиз, 1963. 236 с.
- Физиология сои и картофеля на Дальнем Востоке: Сб. ст. / Отв. ред. П.А. Генкель. Владивосток. 1963.
- Азизбекова З.С.* Повышение солеустойчивости хлопчатника, кукурузы и люцерны / Под ред. П.А. Генкеля. М.; Баку: Изд-во АН АзССР, 1964. 178 с.
- Детская энциклопедия. 2-е изд. Т. 4. Растения и животные / Науч. ред. В.Ф. Натали, П.А. Генкель, Ф.Д. Сказкин. М.: Просвещение, 1965. 527 с.
- Детская энциклопедия. 2-е изд. Т. 6. Сельское хозяйство / Науч. ред. К.А. Иванович, П.А. Генкель, Ф.Д. Сказкин, Е.А. Арзуманян. М.: Просвещение, 1967. 502 с.

- Кушниренко М.Д.* Водный режим и засухоустойчивость плодовых растений / Под ред. П.А. Генкеля. Кишинев: Картя Молдавеняскэ, 1967. 305 с.
- Барская Е.И.* Изменение хлоропластов и вызревание побегов в связи с морозоустойчивостью древесных растений / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Наука, 1967. 224 с.
- Физиология сельскохозяйственных растений. Т. 2. Минеральное питание. Рост и развитие. Эмбриогенез и органогенез / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Изд-во МГУ, 1967. 478 с.
- Физиология состояния покоя: Сб. работ / Отв. ред. А.А. Прокофьев, Ф.Д. Сказкин, П.А. Генкель. М.: Наука, 1968. 268 с.
- Казарян В.О.* Старение высших растений / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Наука, 1969. 281 с.
- Проблемы физиологии растений: Исторические очерки / Отв. ред. П.А. Генкель, Е.М. Сенченкова. М.: Наука, 1969. 391 с.
- Физиология сельскохозяйственных растений. Т. 4. Физиология пшеницы / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Изд-во МГУ, 1969. 545 с.
- Германов Н.И.* Микробиология: Пособие для учителей / Под ред. П.А. Генкеля. М.: Просвещение, 1969. 217 с.
- Структура и функции клеток растений при засолении: Новые подходы к изучению солеустойчивости / Отв. ред. А.Л. Курсанов, П.А. Генкель. М.: Наука, 1970. 287 с.
- Федорова В.Н.* Ботаника: Экспериментальные материалы для учащихся 7-го кл. / Под ред. П.А. Генкеля. М.: Просвещение, 1971. 160 с.
- Физиология засухоустойчивости растений: Сб. работ / Отв. ред. П.А. Генкель, А.А. Прокофьев. М.: Наука, 1971. 307 с.
- Детская энциклопедия. 3-е изд. Т. 4. Растения и животные / Науч. ред. тома: П.А. Генкель, А.Г. Банников. М.: Педагогика, 1973. 446 с.
- Самыгин Г.А.* Причины вымерзания растений / Отв. ред. П.А. Генкель. М.: Наука, 1974. 186 с.
- Детская энциклопедия. 3-е изд. Т. 6. Сельское хозяйство / Науч. ред. Е.А. Арзуманян, П.А. Генкель, К.А. Иванович. М.: Педагогика, 1974. 430 с.
- Труды XIII Международного конгресса по истории науки. Секция IX. История биологических наук / Организатор П.А. Генкель. М.: Наука, 1974.
- Кушниренко М.Д.* Физиология водообмена и засухоустойчивости плодовых растений / Под ред. П.А. Генкеля. Кишинев: Штиинца, 1975. 195 с.
- Фрей-Висслинг А.* Сравнительная органеллография цитоплазмы / Под ред. и с предисл. П.А. Генкеля. М.: Мир, 1976. 128 с.
- Амлинский И.Е.* Карл Линней. Философия ботаники / Отв. ред. П.А. Генкель, Б.А. Старостин. М.: Наука, 1989. 447 с.

Публикации о П.А. Генкеле

- Портрет П.А. Генкеля // Учен. зап. Перм. ун-та. 1936. Т. 2, вып. 3: (Юбилейный).
- Генкель Павел Александрович // Русские ботаники. М.: Изд-во МОИП, 1947. Т. 2. С. 246–249.
- Масалкин Н.К. 40 лет Пермскому сельскохозяйственному институту. Пермь: С.-х. ин-та, 1958. С. 37–38.
- Андреева И.Н. К 60-летию Павла Александровича Генкеля // Биология в школе. 1963. № 4. С. 95.
- История и современное состояние физиологии растений в Академии наук (от лаборатории акад. А.С. Фаминцына до Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева) / Отв. ред. А.Л. Курсанов. М.: Наука, 1967. 369 с.
- П.А. Генкель – заслуженный деятель науки РСФСР // Физиология растений. 1973. Т. 20, № 2. С. 426–428.
- Власюк П.А., Шматько И.Г., Капитанчук В.А. Павел Александрович Генкель: (К 70-летию со дня рождения) // Физиология и биохимия культурных растений. 1973. Т. 5, № 2. С. 213–216.
- Павел Александрович Генкель – ученый, педагог, гражданин: (К 80-летию со дня рождения) // Физиология растений. 1983. Т. 30, № 2. С. 413–415.
- Павел Александрович Генкель: (К 80-летию со дня рождения) // Вопр. истории естествознания и техники. 1983. № 1. С. 188.
- Урманцев Ю.А., Пронина Н.Д. Проблемы устойчивости растений в трудах П.А. Генкеля // Физиология растений. 1986. Т. 33, № 4. С. 793–801.
- Пермский университет в воспоминаниях современников. Уральские просветители: семья Генкель. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1996. Вып. 3. 154 с.
- Жолкевич В.Н. Павел Александрович Генкель: (К 100-летию со дня рождения) // Физиология растений. 2002. Т. 49, № 6. С. 950–953.
- Ананьина В.М., Жолкевич В.Н. Выдающийся биолог XX в. Павел Александрович Генкель (к 100-летию со дня рождения) //

С.-х. биология. Сер. Биология растений. 2003. № 1. С. 120–124.

Кузнецов Вл.В., Шевякова Н.И. Богиня флоры в Москве: (Прошлое и настоящее Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской Академии наук). М.: ГЕОС, 2003. 108 с.

Жолкевич В.Н. Профессор Павел Александрович Генкель (26.01.1903–09.09.1985) // Бюл. Об-ва физиологов растений России. 2003. Вып. 7. С. 7–9.

Литература

- Александров В.Я.* Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975. 329 с.
- Александров В.Я.* Реактивность клетки и белки. Л.: Наука, 1985. 317 с.
- Александров В.Я., Шухтина Г.Г.* О состоянии протопласта растительных клеток зимой. Критика теории «обособления протоплазмы» П.А. Генкеля и Е.З. Окниной // Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.; Л.: Наука, 1964. С. 137–154.
- Александров В.Я., Шухтина Г.Г.* По поводу ответа П.А. Генкеля и Е.З. Окниной на критику З.А. Метлицкого и М.М. Тюриной их книги «Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений» (1964 г.) // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 9. С. 1361–1365.
- Вартапетян Б.Б., Курсанов А.Л.* Изучение водного обмена растений с помощью тяжелоокислородной воды H_2O^{18} // Физиология растений. 1959. Т. 6, № 2. С. 144–150.
- Введенский Н.Е.* Полное собрание сочинений: Статьи 1901–1920 гг. Л.: Изд-во ЛГУ, 1963.
- Горышина Т.К., Самсонова Л.И.* Водный дефицит в листьях травянистых растений разных сезонных групп // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 5. С. 670–677.
- Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М.* Краткий справочник по физиологии растений. 2-е изд., испр. и доп. Киев: Наук. думка, 1973. 591 с.
- Дмитрий Анатольевич Сабинин в воспоминаниях современников / Отв. ред. В.Н. Жолкевич. М.: Наука, 1992. 232 с.
- Жолкевич В.Н.* К вопросу о причинах гибели растений при низких положительных температурах // Тр. Ин-та физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР. 1955. Т. 9. С. 3–58.
- Жолкевич В.Н.* Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М.: Наука, 1968. 230 с.
- Жолкевич В.Н.* Д.А. Сабинин и развитие физиологии растений // Природа. 1983. № 9. С. 96–102.
- Жолкевич В.Н.* Ольга Михайловна Трубецкова: (К 100-летию со дня рождения) // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 2002. № 4. С. 42–45.
- Жолкевич В.Н.* Транспорт воды в растении и его эндогенная регуляция. М.: Наука, 2001. 73 с. (61-е Тимирязевское чтение).

- История и современное состояние физиологии растений в Академии наук (от лаборатории акад. А.С. Фаминцына до Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева) / Отв. ред. А.Л. Курсанов. М.: Наука, 1967. 371 с.
- Калмыков К.Ф. Фаминцын Андрей Сергеевич: Физиология растений // История естествознания в России. М.: Наука, 1962. С. 448–494.
- Калмыков К.Ф. История физиологии растений в России: Т. 1. Развитие физиологии растений в России до 1860 г.: Дис. ... д-ра биол. наук Л., 1963. 479 с.; Т. 2. Развитие физиологии растений в России (1860–1900 гг.)а. 1963. 515 с.; Т. 3. Развитие физиологии растений в России в период 1900–1917 гг. 1963. 545 с.
- Колпиков Д.И. Прижизненные наблюдения некоторых физиологических особенностей различных участков поверхности листьев // Физиология растений. 1965. Т. 12. № 1. С. 167–169.
- Красильников Н.А. Существует ли азотобактер в лишайниках // Микробиология. 1949а. Т. 18. № 1. С. 3–6.
- Красильников Н.А. Микрофлора лишайников // Там же. 1949б. Т. 18, № 3. С. 224–232.
- Кубичек С.А. Секрция замыкающими клетками капелек жидкости // Физиология растений. 1976. Т. 23, № 2. С. 403–404.
- Кузнецов Вл.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. М.: Высшая школа, 2005. 736 с.
- Кузнецов Вл.В., Шевякова Н.И. Богиня флоры в Москве: (Прошлое и настоящее Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук). М.: ГЕОС, 2003. 108 с.
- Лебедев Г.В. Регистрирующая прессцентрифуга для фракционного выделения воды и водорастворимых веществ из растительных и животных тканей // Физиология растений. 1967. Т. 14, № 3. С. 555–558.
- Максимов Н.А. Физиологические основы засухоустойчивости растений. М., 1926. 436 с. (Тр. по прикл. ботанике и селекции; Прил. 26).
- Максимов Н.А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. Т. 1. Водный режим и засухоустойчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 575 с.
- Макишеев А. Путешествия по киргизским степям и Туркестанскому краю. СПб.: Военная типография Главного штаба, 1896. 257 с.
- Манойленко К.В. Николай Александрович Максимов, 1880–1952. М.: Наука, 1999. 181 с.
- Меерсон Ф.З. Общий механизм адаптации и роль в нем стресс-реакции, основные стадии процесса адаптации // Физиология адаптивных процессов. М.: Наука, 1986. С. 77–123.
- Метлицкий З.А., Тюрина М.М. Рецензия на книгу П.А. Генкеля и Е.З. Окниной «Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений» // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 7. С. 1018–1023.
- Москальцова Е.А., Яшин В.А. Из семейного архива // Невский библиофил. СПб.: Сударыня, 2001. Вып. 6. С. 183–201.
- Насонов Д.Н., Александров В.Я. Реакция живого вещества на внешние воздействия. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 252 с.

- Николаев С.Ф.* Доктор ботаники А.Г. Генкель. Пермь: Перм. кн. изд-во, 1959. 63 с.
- Пермский университет в воспоминаниях современников. Вып. 3. Уральские просветители: семья Генкель / Отв. за вып. А.С. Стабровский. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1996. 154 с.
- Сабинин Д.А.* О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. М.: Изд-во АН СССР. 1949. 48 с. (9-е Тимирязевское чтение).
- Сабинин Д.А.* Физиологические основы питания растений. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 512 с.
- Сабинин Д.А.* Физиология развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 196 с.
- Сабинин Д.А.* Физиология растений: ее предмет, задачи, методы // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1995. № 4. С. 56–66.
- Селье Г.* Очерки об адаптационном синдроме. М.: Медгиз. 1960. 254 с.
- Селье Г.* На уровне целого организма. М.: Наука, 1972. 122 с.
- Сент-Дьердьи А.* Биоэнергетика. М.: Физматгиз, 1960. 155 с.
- Сергеев Л.И.* Выносливость растений. М.: Сов. наука, 1953. 284 с.
- Сказкин Ф.Д.* Некоторые вопросы методики прижизненного изучения клеток растений // Физиология состояния покоя у растений. М.: Наука, 1968. С. 5–28.
- Строгонов Б.П.* Физиологические основы солеустойчивости растений (при разнокачественном засолении). М.: Изд-во АН СССР, 1962. 366 с.
- Строгонов Б.П.* Андрей Сергеевич Фаминцын, 1835–1918. М.: Наука, 1996. 176 с.
- Тарчевский И.А.* Метаболизм растений при стрессе: Избр. тр. Казань: Фэн, 2001. 448 с.
- Тимирязев К.А.* Сочинения: Полн. собр.: В 10 т. М.: Сельхозгиз, 1937–1938.
- Туманов И.И.* Недостаточное водоснабжение и завядание растения как средство повышения его засухоустойчивости // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1926. Т. 16, № 4. С. 233–393.
- Удовенко Г.В.* Физиологические механизмы адаптации растений к различным экстремальным условиям // Там же. 1979. Т. 64. № 3. С. 5–22.
- Урманцев Ю.А.* Системный подход к проблеме устойчивости растений: (Адекватность и интерпретация регрессионных уравнений зависимости соединений пигментов в листьях фасоли от одновременного действия на нее засухи и NaCl) // Физиология растений. 1979. Т. 26, № 6. С. 1233–1243.
- Урманцев Ю.А., Пронина Н.Д.* Проблемы устойчивости растений в трудах П.А. Генкеля // Там же. 1986. Т. 33, № 4. С. 793–801.
- Фролова Л.А.* Владимир Иванович Палладин, 1859–1922. М.: Наука, 1986. 175 с.
- Шахов А.А.* Солеустойчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 552 с.

- Lachaud S.* Participation of auxin and abscisic acid in the regulation of seasonal variations in cambial activity and xylogenesis // *Trees*. 1989. Vol. 3. P. 125–137.
- Larcher W.* Physiological plant ecology. 3 ed. B. etc.: Springer, 1995. 506 p.
- Levitt J.* The hardiness of plants. N.Y.: Acad. press, 1956. 278 p.
- Levitt J.* Responses of plants to environmental stress. N.Y.; L.: Acad. press, 1972. 697 p.
- Malone S.R., Ashworth E.N.* Freezing stress response in woody tissues observed using low-temperature scanning electron microscopy and freeze substitution techniques // *Plant Physiol*. 1991. Vol. 95. N 3. P. 871–881.
- Neumann D., Nova Z., Parthier B., Rieger R., Scharf R.D., Wollgiehn R., Zur Nieden U.* Heat shock and other stress response systems of plants // *Biol. Zentralbl*. 1989. Bd. 108, N 6. S. 1–155.
- Ristic Z., Ashworth E.N.* Ultrastructural evidence that intracellular ice formation and possibly cavitation are the sources of freezing injury in supercooling wood tissue of *Cornus florida* L. // *Plant Physiol*. 1993. Vol. 103, N 3. P. 753–761.
- Ristic Z., Ashworth E.N.* Response of xylem ray parenchyma cells of red osier dogwood (*Cornus sericea* L.) to freezing stress. Microscopic evidence of protoplasm contraction // *Ibid*. 1994. Vol. 104, N 2. P. 737–746.
- Sergejev L.I., Lebedev A.M.* Beitrage zur einer physiologischen Resistenztheorie der Kulturgraser // *Planta*. 1936. Bd. 25, H. 1. S. 84–103.

Приложение

Воспоминания современников о П.А.Генкеле

Человек прекрасной души

И.С. Востров

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН

Наиболее отчетливое впечатление о человеке складывается, если живешь с ним рядом. Такая возможность у меня появилась, когда одновременно мы работали с Павлом Александровичем в составе экспедиции АН СССР в селе Мальцево Шадринского района Курганской области. Наш отряд микробиологов занимался изучением особенностей микрофлоры почвы при разных способах ее обработки. Более многочисленный отряд физиологов растений, возглавлявшийся П.А. Генкелем, изучал физиологические изменения при переходе от обычной обработки почвы к обработке по системе Т.С. Мальцева. Т.С. Мальцев был простым агрономом, разработавшим принципиально новый способ обработки почвы, при котором продуктивность возделывавшихся на ней сельскохозяйственных культур значительно увеличивалась. Благодаря этому имя Т.С. Мальцева получило широкую известность. Он привлек к себе внимание многих ученых, в том числе и из Академии наук СССР – как физиологов растений, так и микробиологов.

П.А. Генкель включил в отряд студентов-практикантов из разных республик и каждому дал конкретное поручение. В наиболее трудоемких исследованиях он принимал непосредственное участие, распределение же корней по прослойкам пахотного слоя Павел Александрович вообще налаживал сам. Поскольку водопровода в селе не было, можно было наблюдать, как по берегу речки Канашки ползает на коленях целый «муравейник» сотрудников отряда физиологов во главе с шефом и промывает через сита с разным размером ячеек корни пшеницы. Если у сотрудников ноги уже были загорелыми, то у Павла Александровича они еще были ярко белыми (так как он приехал позже других), поэтому почва на коленках была особенно видна.

О быте такой массы народа надо было заботиться, что было не просто. Приходилось «бомбить» телеграммами Институт, когда задержива-

лось получение денег. По выходным Павел Александрович беспокоился о расширении кругозора сотрудников, причем приглашал и нас – работников другого отряда – участвовать в экскурсиях для ознакомления с природой Западной Сибири. Набивалась полная машина. Одна из поездок была в Далмотово к известной в округе женщине-овощеводу Вороновой, которая занималась закаливанием семян овощных культур. Тема была хорошо знакома Павлу Александровичу и он долго беседовал с Вороновой, а потом с интересом осматривал ее полевые опыты. В поездках он знакомил нас с сибирской флорой. Запомнились буйные заросли *Anemona silvestris*, покрывавшие вершины холмов и издали напоминавшие снег.

Забота о сотрудниках и привычка глубоко вникать в их исследования на виду у практикантов, несомненно, оказывали большой воспитательный эффект. Вечерами молодежь обсуждала манеру П.А. Генкеля руководить работой и восхищалась разносторонними интересами Павла Александровича. Не стоит думать, что его поступки были искусственно направлены на воспитание студентов. Впервые я узнал о широте души Павла Александровича от сотрудницы Отдела почвенных микроорганизмов Анастасии Николаевны Петровой, которая раньше была в совместной с ним экспедиции в Каменной степи Воронежской области. Ее работа остановилась оттого, что кончился керосин для примусов, которыми разогревался автоклав. И вот Павел Александрович, «отрывая от сердца», предложил ей свой керосин, а сам потом добывал его на станции Таловая и с большим трудом доставлял в Каменную степь.

Естественно, работать в экспедиции весь сезон П.А. Генкель не мог – накапливались неотложные дела в Москве, но и в Мальцево он оставался по возможности долго. Между тем, начальник нашей экспедиции профессор-почвовед за все годы работы ни разу вообще не приехал в село, зато отряду почвоведов, видимо, заранее было дано указание опорочить мальцевскую систему земледелия. Т.С. Мальцев же решил, что вся экспедиция работает против него, и в следующий сезон выделил нам соответствующее помещение – двухэтажный дом, где до нашего приезда содержались цыплята. Мы дружно очистили полы лопатами, потом щетками с мылом отмыли стены и полы (правда «аромат» стойко держался весь сезон). Работа пошла. И вот приехал Павел Александрович, он стал возмущаться и пошел к Мальцеву. Когда Павел Александрович нервничал, некоторые фразы он произносил на немецком языке. И Мальцев стал отвечать ему по-немецки.

«– Позвольте, Терентий Семенович, мы с Вами ругаемся по-немецки?

– Ну-к чо, я этот язык хорошо знаю. Я несколько лет провел в плену в Первую империалистическую. Там я быстро выучил язык и выступал перед немецким начальством от имени всех военнопленных».

Конфликт был улажен и пошли объективные данные в пользу мальцевских приемов обработки почвы. Так, отряд физиологов подтвердил наблюдения Т.С. Мальцева о том, что в засуху на уплотненном слое почвы, который находится под верхним разрыхленным, растения формируют сплошной ковер корней. Это помогает им пережить засуху,

перехватывая капиллярную влагу, поднимающуюся по плотному слою почвы. Если же в июле пойдут дожди, то в рыхлом верхнем слое, обогащенном растительными остатками (на всех стадиях разложения), образуются дополнительные корни и урожай заметно повышается. А по отвальной вспашке, где нет верхнего изолирующего слоя, растения до дождя не доживают. И еще: в пасоке пшеницы при поверхностной обработке почвы содержится больший набор аминокислот, чем при отвальной вспашке. И количество каждой аминокислоты больше при системе обработке по Т.С. Мальцеву. Значит, количество белков в зерне тоже будет выше при поверхностной обработке.

После экспедиции Павел Александрович заходил ко мне в оранжевый корпус, когда бывал на Ленинском проспекте, 33, смотрел написанные мною в разных регионах страны картины. Мы обменивались отисками своих печатных работ, он подарил мне свою книгу.

Прекрасной души был человек!

П.А. Генкель в моей жизни

Г.М. Гринева

доктор биологических наук, старший научный сотрудник
Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН

Прошло уже много времени с незабываемого аспирантского периода, но яркий образ Павла Александровича Генкеля не меркнет до сих пор.

Моя аспирантская жизнь в Институте физиологии растений им. К.А. Тимирязева продолжалась с 1949 по 1952 г. Моим научным руководителем стал П.А. Генкель. Перед первой встречей с профессором я очень волновалась – не было ясности относительно области исследований, места проведения работы, одолевали сомнения, сумею ли я справиться. Однако после беседы мои страхи улетучились, я была заморожена непринужденным стилем разговора, было ощущение, что я знаю этого человека давно. В то же время я ощутила всю меру ответственности, так как поняла, что мелочной опеки не будет.

Поскольку моя студенческая работа, проводившаяся в горных условиях Тянь-Шаня, имела экологический аспект, было решено направить меня в экспедицию в Каменную степь Воронежской области. Степь отличалась высоким плодородием почвы и засушливым, жарким климатом. Павел Александрович предложил мне тему по исследованию влияния лесных полос на продуктивность и засухоустойчивость компонентов типичной злаково-бобовой травосмеси, широко используемой в травопольной системе. Работа проводилась на базе экспериментальных угодий Института им. В.В. Докучаева. Приезжали мы в Каменную степь ранней весной и вели наблюдения до осени. Работы проводились

широким фронтом, в тесном контакте с нами работали сотрудники других лабораторий и институтов, в том числе Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР и Агрофизического института ВАСХНИЛ из Ленинграда, т.е. наряду с физиологами растений в работе участвовали растениеводы, ботаники, почвоведы, гидрологи. Павел Александрович каждое лето приезжал в Каменную степь и непосредственно руководил работой. Обязательным требованием было выступление с отчетными докладами, независимо от загруженности экспериментальной работой. Помню, меня очень беспокоило, что полученные результаты напрямую не соответствовали тому, что я ожидала получить. Я решила, что Павлу Александровичу это не понравится, и приготовилась к разгону. Мне даже не хотелось показывать ему данные, хотя продуктивность трав в окружении лесных полос оказалась гораздо выше. Однако именно это и заинтересовало Павла Александровича. Он считал важным моментом, что лесные полосы, усиливая рост и повышая продуктивность, способствовали сохранению устойчивости трав к засухе. Меня тогда поразило умение Павла Александровича необычайно быстро схватывать суть явления, оценивать его с разных сторон, отходить от традиционных представлений. Это было возможно благодаря его высокой эрудиции, широкому кругозору, умению обобщать результаты и выдвигать оригинальные идеи.

По ходу работы я поняла, что мне необходимо начать изучение корневых систем трав в сравнительных условиях. Трудность заключалась в том, что на экспериментальных полях не разрешалось делать раскопки. Поля в Институте были образцово-показательными, с аккуратно расчерченными площадями, их тщательно охраняли. Я решила взять грех на душу и начала раскапывание корней без разрешения, по сути дела это расценивалось как браконьерство. Несмотря на неприятности, ценой больших усилий мне удалось уладить этот конфликт. Начальство Института не только дало согласие на разбивку траншей, но и выделило средства для этих работ. Я вспоминаю с большой благодарностью Марию Ивановну Генкель, имевшую большой опыт работы с корнями; она существенно помогла мне в этих исследованиях.

Надо сказать, что все мы жили дружно и весело. Особенно оживлялась наша жизнь с приходом Павла Александровича. Мы часто устраивали вечера самодеятельности, по возможности готовили праздничные угощения. Если Павел Александрович начинал петь (он хорошо знал вокальный репертуар), это свидетельствовало о его хорошем настроении. Когда ему надоедали нудные посетители, он вызывал меня и еще одну аспирантку для исполнения шуточных куплетов о нашей аспирантской жизни. Этот номер у нас всегда имел успех.

Особенно покорял меня в Павле Александровиче его непоказной демократизм, он разговаривал одинаково просто и внимательно со всеми людьми, независимо от их положения. Это, видимо, объяснялось воспитанием в семье, глубокими династическими корнями. Человек с широкими интересами, он прекрасно знал историю биологии, ботанику, микробиологию, был блестящим лектором и докладчиком.

Он был прирожденным педагогом, у него было много учеников и последователей.

Павел Александрович сыграл важную роль в моей жизни, без него я не смогла бы осуществить свое предназначение в науке. К сожалению, в наше время исчезает (если уже не исчез) тип ученого с блестящей эрудицией, высокой культурой и уважительным отношением к окружающим. Павел Александрович много хорошего делал людям, особенно когда они оказывались на изломах жизненного пути. Я знаю, с каким трудом и риском приходилось ему разрешать трудные вопросы, с которыми сплошь и рядом сталкивались люди. Все мы, его ученики, всегда помним об этом. Чувство дружбы и взаимной поддержки, воспитанные аспирантской средой, сохранились и по сей день. Хотя жизнь разбросала нас в разные стороны, но мы продолжаем помогать друг другу.

Жизнелюбие, творческая искра ощущались у Павла Александровича даже в последние годы, когда он был тяжело болен и уже не мог свободно передвигаться. Я спросила его при последней встрече, чего бы ему больше всего хотелось. И он ответил: «Хочу в степь!» В этом был весь наш дорогой Павел Александрович Генкель.

Павел Александрович Генкель – блестящий ученый, человек высокой культуры и большой доброты

З.Г. Евстигнеева

доктор биологических наук, профессор
Институт биохимии им. А.Н. Баха РАН

В тридцатых годах прошлого, двадцатого, века мне выпало большое счастье: я слушала лекции Павла Александровича в Большой ботанической аудитории старого здания Московского университета им. М.В. Ломоносова на ул. Герцена. Лекции были посвящены физиологии развития растений и благодаря художественной, артистической натуре Павла Александровича, его необычайно высокой эрудированности и казавшейся врожденной любви к растениям они были чрезвычайно содержательными и запомнились на всю жизнь. Павел Александрович был очень интересным, широко образованным, очень добрым человеком, и те немногие случаи, когда мне пришлось беседовать с ним, быть в его обществе, остались в моей памяти навсегда. Так, была совместная с ним и его сотрудниками командировка в Новосибирск, ряд случаев, когда мы были оппонентами на защитах диссертаций и просто встречались в нашем Институте (Институт биохимии им. А.Н. Баха АН СССР) или в его (ИФРе).

Уже давно нет с нами Павла Александровича и почти не осталось людей такой высокой культуры, такой доброты, людей, обладающих и высокой ученостью, и высокой душой. Те, кто его знал, бережно сохраняют его образ в своей памяти.

Мой учитель

К.Л. Мартянова

кандидат биологических наук, доцент
Мичуринский государственный педагогический университет

Имя члена-корреспондента Академии педагогических наук СССР, доктора биологических наук, профессора Павла Александровича Генкеля известно многим поколениям учителей биологии – выпускников педагогических институтов, изучавшим физиологию растений по его учебникам, ставшим, можно сказать, классическими наряду с книгой К.А. Тимирязева «Жизнь растения».

Мне посчастливилось учиться у П.А. Генкеля в 1947–1948 годах в Московском областном педагогическом институте, где он, работая по совместительству, преподавал курс физиологии растений. Мы, студенты, были покорены живостью чтения лекций и тем особым артистизмом, с которым он излагал научный материал. Чувствовались огромная научная эрудиция, знание истории науки, умение связывать результаты собственных исследований с теориями и концепциями, высказанными другими учеными. Он учил студентов мыслить, постоянно задавая студенческой аудитории вопросы, на которые, чаще всего, слушателям не просто было ответить и которые обычно разрешались общими усилиями на спецпрактикумах. Особое внимание П.А. Генкель уделял исследованиям, непосредственно связанным с практикой сельского хозяйства. Такие проблемы, как засухоустойчивость, морозоустойчивость и солеустойчивость растений, были ведущими в его научных изысканиях и в работах его учеников.

После окончания аспирантуры под руководством П.А. Генкеля и защиты кандидатской диссертации по проблемам повышения засухоустойчивости растений для меня неожиданно открылась возможность преподавания физиологии растений в Мичуринском педагогическом институте. Заведующая кафедрой ботаники Е.С. Черненко в один из приездов в Москву в 1954 г. обратилась с просьбой к П.А. Генкелю порекомендовать для работы на кафедре кого-либо из его учеников. Он порекомендовал меня, и я с радостью приехала в Мичуринск, уже тогда славившийся как крупный центр биологической науки. Здесь, в Мичуринске, в центрально-черноземной зоне, где часто повторялись засухи, нами проводилось испытание метода предпосевного закаливания к засухе на ряде сельскохозяйственных культур. Несложная предпосевная обработка семян по методу П.А. Генкеля, состоявшая в их увлажнении, доведении до начала прорастания и последующем подсушивании на воздухе, давала в производственных условиях хорошие результаты – повышались засухоустойчивость и урожайность моркови, томатов, огурцов, сахарной и столовой свеклы, кукурузы, ячменя. К опытам, проводившимся в течение ряда лет в 1960-е годы, подключились сотрудники и аспиранты кафедр овощеводства Плодоовощного института им. И.В. Ми-

чурина (ныне государственного агроуниверситета): Л.С. Зубова, В.К. Родионов, В.К. Журихин, З.П. Губанова. Базой для проведения производственных опытов являлось учебное хозяйство Плодоовощного института «Роща». Опыты с зерновыми культурами проводились на полях Чакинской областной сельскохозяйственной станции и в ряде колхозов Тамбовской области. В засушливые годы прибавка урожая была достаточно высокой, достигая по овощным культурам 50%. П.А. Генкель живо интересовался опытами, проводимыми в Тамбовской области. Приезжая в Мичуринск, он анализировал состояние опытных растений, давал консультации по дальнейшему проведению опытов, читал лекции студентам пединститута, посещал Центральную генетическую лабораторию им. И.В. Мичурина, интересуясь направлением исследований, проводимых с плодовыми культурами. Им были разработаны методы для оценки степени засухоустойчивости растений, которые легко применимы, так как не требуют сложного оборудования. Доктор сельскохозяйственных наук С.П. Яковлев с успехом применял эти методы диагностики засухоустойчивости на полученных им сортах груши, что позволило выявить наиболее засухоустойчивые сорта.

Коротка жизнь человека... Ученый, как правило, не успевает осуществить за отведенную ему судьбой жизнь всех своих планов. Многое остается незавершенным. И вся надежда на научную школу – на учеников. У П.А. Генкеля большая школа – более 50 докторов и кандидатов наук, которые успешно решали и решают незавершенные их учителем проблемы физиологии растений. Для своих учеников он был прекрасным другом. Общение с ним доставляло большую радость. Он был интереснейшим человеком, глубоко знавшим русскую и западно-европейскую живопись, любившим музыку, владевшим искусством вокала. Он очень любил жизнь, но не хотел долгой старости. Так и случилось. В моей памяти год его 80-летия. Молодой, энергичной походкой шел он мне навстречу в Институте физиологии растений, куда я приехала поздравить его с юбилеем. Спустя два года его не стало...

Калейдоскоп памяти

Е.Б. Музрукова

доктор биологических наук, профессор
Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН

Много ли в своей жизни мы встречаем людей, которых можно назвать учителями? Обычно таких людей очень немного, и если они все-таки были, можно сказать, что тебе повезло. И совершенно необязательно, чтобы эти люди были твоими непосредственными наставниками. Часто мы учимся, просто слушая их, беседуя с ними, советуясь по каким-либо проблемам. Мы взрослеем, подражая им, и их доброжелательное отношение воспитывает личность, придает уверенность в себе,

в том числе и профессиональную уверенность. В моей жизни было несколько таких людей, и одним из них, безусловно, был Павел Александрович Генкель.

Мои воспоминания о Павле Александровиче – это не непрерывная цепь событий, а скорее отдельные цветные слайды, запечатленные в памяти, своеобразный калейдоскоп. Каждая встреча с ним, каждый разговор всегда оставляли след в памяти, заставляли размышлять. Но некоторые моменты запомнились особенно ярко.

Я пришла на работу в Институт истории естествознания и техники АН СССР из МГУ, окончив биолого-почвенный факультет. Об истории науки я имела смутное представление, поскольку окончила кафедру цитологии и гистологии, а диплом делала в Институте молекулярной биологии в лаборатории А.А. Прокофьевой-Бельговской, и тема моей дипломной работы была по тем временам (конец 60-х годов) очень актуальной и сугубо экспериментальной. Да и сам исследовательский настрой молодого поколения биологов того времени был далек от увлечения классической биологией, все мы стремились в новые, на наших глазах зарождающиеся и возрождающиеся в отечественной биологии дисциплины: молекулярную биологию, биологию клетки, биохимию, генетику. Поэтому, начиная свою работу в секторе истории биологических наук, я представить себе не могла, чем я смогу заниматься.

В то время в секторе истории биологии, которым руководил замечательный ученый Леонид Яковлевич Бляхер, кроме штатных сотрудников существовал так называемый актив сектора. Это были известные профессора, ученые с большим опытом педагогической деятельности, огромным стажем в науке, с именем в науке, и не только отечественной, их знали и ценили за рубежом. Накопленные знания давали им возможность размышлять не только о своем творческом пути, но и о путях науки, об ее истории и логике развития. Поскольку все они были экспериментаторами, то свои исследования по истории биологии, основанные на богатейшей эрудиции, они могли реализовать только в Институте истории естествознания. В то время в активе биологического сектора были Л.А. Зенкевич, С.Е. Северин, И.Е. Амлинский, П.А. Генкель, С.Я. Залкинд, А.Е. Гайсинович. Среди них Павел Александрович был одним из самых деятельных и работающих «внештатных сотрудников» сектора.

У Павла Александровича всегда были аспиранты, которые вели исследования по историко-научным темам. Пожалуй, наибольшее число кандидатских диссертаций, защищенных по истории ботаники и физиологии растений в нашем Институте, принадлежало ученикам Генкеля. Павел Александрович всегда охотно помогал всем, кто просил его совета. Его интеллигентность, воспитанность, уважение к людям вне зависимости от их возраста и положения, были не просто манерами человека, выросшего в университетской среде, они были удивительно органичны. Только сейчас я понимаю, с какими неординарными людьми общался Павел Александрович с ранней юности, какой запас знаний и эрудиции был им накоплен. Ведь он окончил Пермский университет в

начале 1920-х годов, был учеником Д.А. Сабина и наверняка общался и с В.Н. Беклемишевым, и с А.А. Любищевым, со многими выдающимися профессорами этого университета, который в первой трети XX века был оазисом биологической мысли в нашей стране.

Кроме несомненного биологического таланта и любви к избранной профессии, Павел Александрович был разносторонне образованным человеком, прекрасно разбиравшимся и любящим искусство и литературу.

У Павла Александровича, безусловно, был и талант педагога. Он охотно беседовал с молодежью, давал очень ценные советы, с ним можно было поделиться и рассказать о своих сомнениях и неприятностях. При этом не возникало психологического барьера, он разговаривал со всеми как с равными себе людьми, но, если надо, был твердым и требовательным. Помню, как в первые годы работы, когда Институт готовил к изданию «Историю биологии», мне как «младшему научному» без степени поручили подготовку библиографии к главам. Объем работы был очень большой, а сама работа трудоемкая и скучная. Надо было выверять библиографию, порой составленную авторами крайне небрежно, рыться в справочных изданиях, заказывать журналы, которых иногда не существовало вовсе. Работа, что называется, «ни уму, ни сердцу». Так мне казалось. Я как-то поплакалась Павлу Александровичу, и он сказал мне: «Не расстраивайтесь, Лена, воспринимайте это, как положительный опыт. Потом, когда Вы станете самостоятельным исследователем, Вам это пригодится, Вы всегда будете знать, как грамотно делать библиографические ссылки, где, что и как искать, еще и другим поможет». Через много лет я с благодарностью вспоминала эти слова.

Когда соискателем нашего сектора была Луиза Андреевна Фролова, аспирантка Павла Александровича, он пригласил меня заехать вместе с ней к нему в лабораторию в Институт физиологии растений. Я надолго запомнила этот визит. Павла Александровича я увидела с совершенно другой стороны. В нашем Институте он был немного «в гостях», а «дома» меня встретил известный профессор, заведующий лабораторией, деловой, всеми уважаемый радушный хозяин, который увлеченно рассказывал о своей работе, о каждом сотруднике. Мы провели в его лаборатории несколько часов, и все было интересно. Узнав, что я люблю гиацинты, Павел Александрович долго меня учил, как надо «выгонять» луковичы и подарил очень красивый лиловый гиацинт.

В течение 10 лет Павел Александрович был председателем Специализированного совета по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук при Институте истории естествознания и техники АН СССР. Он блестяще вел заседания Совета, контролируя ход дискуссии и элегантно «разводя» даже таких непримиримых оппонентов, как Л.Я. Бляхер и А.Е. Гайсинович.

Я защитила кандидатскую диссертацию в 1973 г., защита была для меня тяжелой, потому что моим девочкам-близнецам было всего 9 месяцев, они очень плохо спали по ночам, и мне больше всего на свете хотелось выспаться. Защита прошла, тем не менее, успешно, хотя для ме-

ня все было как в полусне. В моей памяти, как кадр из фильма, осталась только одна незабываемая, яркая картина. После объявления результатов голосования от имени всего Специализированного совета меня поздравил Павел Александрович, он подошел с букетом очень красивых бледно-желтых роз и сказал: «Елена Борисовна, поздравляю Вас, больших Вам успехов и будьте счастливы!». Он был так элегантен и красив в этот момент, что все чувства и впечатления от защиты сконцентрировались и как бы материализовались в его образе. Я не помню, кто и что говорил в этот день, я не помню выступлений оппонентов. Когда я пытаюсь вспомнить этот день – 13 ноября 1973 г. – я вспоминаю Павла Александровича, его поклон и прекрасные цветы.

Вспоминая П.А. Генкеля

А.Д. Потапова

кандидат биологических наук, доцент
Московский государственный университет леса

Меня, приехавшей из далекого солнечного Ашхабада, столицы теперь уже чужого государства, Москва поразила своей стариной, русским духом, музыкальной и театральной мощью и ... незнакомой суетой. У меня дух захватывал! Я в восторге!

И вот я учусь в аспирантуре Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР. Научный руководитель – профессор Ю.В. Ракитин. Мне все ново и интересно: и наставления, внимание, и помощь в работе своего руководителя и его коллег.

Перебирая все в памяти, я скажу сейчас, спустя более полувека, что моим Учителем был и сам Дух этого родного мне в те годы Института.

Было много запоминающегося. Особенно один случай. Я в лаборатории «кручу» Варбург, взвешиваю навески, считаю, соображаю и вдруг слышу прекрасный тенор, почти бельканто: «М-и-л-а-я А-и-д-а». Думаю: «Откуда здесь Радамес?...»

Выбегаю в коридор и вижу белокурого, красивого, еще молодого, с ясными, всегда сверкающими глазами, веселого человека. Это был Павел Александрович Генкель. От смущения «застываю на месте», а Павел Александрович, улыбаясь, подает мне руку и говорит: «Я всегда любил Верди». У меня как-то сразу возникла ассоциация с одним моментом кинофильма «Антон Иванович сердится», где один персонаж утверждает, что Иоганн Себастьян Бах писал не только серьезную музыку, свои знаменитые хоралы, но и веселую! Вот такая жизненная ситуация! Генкель и Бах!

Надо сказать, что в те годы я вообще была в восторге от всего окружения в Институте. Продолжаю слушать доклады, сообщения, гипотезы, научные достижения знаменитых ученых, основоположников

многих направлений, авторов учебников, которые я «грызла» там, в Ашхабаде. И вот эти авторы здесь – живые, правдивые, интересные, серьезные и веселые, и, конечно, яркие.

Но особенно ярким был и остается для меня П.А. Генкель. Его публикации и устные сообщения были не только интересны своей логикой и образностью, подчас, остроумной; они всегда звучали на красивом языке. Его речь – образец изящной русской словесности. Он был и остается образцом истинного естествоиспытателя.

В дальнейшем Павел Александрович также не оставил меня без внимания. Так, когда я, будучи доцентом Лесотехнического института, написала учебник по систематике растений, он был одним из рецензентов – доброжелательным и внимательным.

Он так много знал, что я, любительница излагать все в стихотворной форме, однажды, очень давно, написала несколько шуточных четверостиший. Прочитала ему, он посмеялся и вдруг серьезно, как мне показалось, с грустинкой, скромно сказал: «А, может, Вы Аида, в чем-то и правы!» Он был, наряду со своим величием, еще очень скромным человеком.

Привожу это посвящение:

Знает Он и то, и это,
Знает Он, чего и нет...
Если б я была поэтом,
Взобралась б на парাপет.
И запела бы мажорно,
Что на свете есть пророк,
Говорит, мол, не зорно
Век учиться – не порок!
Это наш «апостол Павел».
Генкель – яркая звезда.
Он в ботанику добавил
Точность трелей соловья.
Наш «апостол!» очень четко
Все умеет объяснить:
«Сдал экзамен – дай зачетку,
Если нет – иди учить!»
В жизни все закономерно:
Если жарко – это зной,
Если холодно, наверно,
Лучше спрятаться порой.
Он всегда учтив, приветлив,
Скажет мягко, не в укор,
Режет Правду, но кокетлив
Наш веселый «Монсеньор»!

Вот такой яркой, блестящей звездой был П.А. Генкель на небосводе мировой Науки! Светлая Ему Память!

Оглавление

Предисловие	5
Жизненный путь. Научно-исследовательская, научно-организационная, педагогическая и общественная деятельность	8
Г л а в а I	
Потомственный биолог. Роль отца в формировании П.А. Генкеля как ученого и как человека	8
Г л а в а II	
Годы в Перми. Рядом с Д.А. Сабининым	15
Г л а в а III	
Московский период	22
Научное наследие	
Г л а в а IV	
Представления о характере ответной реакции организмов на неблагоприятные внешние воздействия. Установление понятий о сопряженной и конвергентной устойчивости	32
Обоснование некорректности применения принципа Ле-Шателье для объяснения сущности биологических явлений	33
Критика концепции единой устойчивости и неспецифичности ответной реакции организмов на все экстремальные воздействия	33
Трехфазность ответной реакции растений при стрессе	35
Установление понятий о сопряженной и конвергентной устойчивости	36
Г л а в а V	
Разработка проблемы засухоустойчивости растений. Предпосевное закаливание к засухе	37
Формулирование понятий	38
Эколого-физиологическая классификация растений различных местобитаний	40
Предпосевное закаливание к засухе	45
Методы диагностики засухоустойчивости	50
Изучение физиологии пойкилоксерофитов и семян в аспекте проблемы криптобиоза	50

Г л а в а VI

Исследования глубокого покоя и его связи с морозоустойчивостью растений	54
Открытие явления обособления протопластов в период глубокого покоя	54
Связь обособления протопластов и морозоустойчивости растений	56

Г л а в а VII

Работы по холодостойкости растений. Предпосевное термическое закаливание	58
Причины повреждений и гибели теплолюбивых растений при низких положительных температурах	58
Предпосевное термическое закаливание	59

Г л а в а VIII

Вклад в изучение солеустойчивости растений. Предпосевное солевое закаливание	62
Неоднородность галофитов и разнообразие путей их адаптации к засолению	62
Роль разнокачественности засоления	63
Способы повышения солеустойчивости. Предпосевное закаливание ...	65
Разработка методов диагностики солеустойчивости	66

Г л а в а IX

Работы по водному режиму растений	67
Введение понятия о гомеостатической воде. Содержание гомеостатической воды у растений различных экологических групп	67
Выделение листьями капельно-жидкой воды. Новая трактовка природы гуттации	68

Г л а в а X

Исследования, посвященные проблемам симбиоза	71
Расшифровка природы лишайникового симбиоза как тройственного «союза» гриба, водоросли и азотфиксирующей бактерии	71
Симбиоз зеленых водорослей и трутовиков	73

Г л а в а XI

Исследования по истории науки	74
-------------------------------------	----

Заключение	77
-------------------------	----

Основные даты жизни и деятельности П.А. Генкеля	83
--	----

Труды П.А.Генкеля	87
--------------------------------	----

Список работ, вышедших под редакцией П.А. Генкеля	108
--	-----

Публикации о П.А. Генкеле	111
--	-----

Литература	113
-------------------------	-----

Приложение. Воспоминания современников о П.А. Генкеле	117
--	-----

Востров И.С. Человек прекрасной души	117
Гринева Г.М. П.А. Генкель в моей жизни	119
Евстигнеева З.Г. Павел Александрович Генкель – блестящий ученый, человек высокой культуры и большой доброты	121
Мартьянова К.Л. Мой учитель	122
Музрукова Е.Б. Калейдоскоп памяти	123
Потапова А.Д. Вспоминая П.А.Генкеля	126

Научное издание

**Жолкевич Владимир Николаевич
Генкель Ксения Павловна**

**Павел Александрович Генкель
1903–1985**

*Утверждено к печати
Редколлегией серии
«Научно-биографическая литература»
Российской академии наук*

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*
Редактор *Г.П. Панова*
Художник *Ю.И. Духовская*
Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*
Технический редактор *М.К. Зарайская*
Корректоры *Г.В. Дубовицкая, Т.А. Печко*

Подписано к печати 10.07.2006
Формат 60×90 1/16. Гарнитура Таймс
Печать офсетная
Усл.печ.л. 8,5 + 2,5 вкл. Усл.кр.-отт. 11,3. Уч.-изд.л. 10,4
Тираж 500 экз. Тип. зак. 3475

Издательство «Наука»
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: secret@naukaran.ru
www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ГУП «Типография «Наука»
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ «НАУКА» ГОТОВИТСЯ К ПЕЧАТИ

Т.А. Горшкова

Растительная клеточная стенка как динамичная система

В монографии рассматривается метаболизм клеточной стенки – ключевой структуры растительного организма, определяющей, во многом, особенности его биологии. Формирование растительных клеточных стенок относится к наиболее заметным процессам в биосфере: их компоненты – целлюлоза и лигнин – самые распространенные на Земле органические вещества. В течение столетий считалось, что клеточная стенка – мертвое внеклеточное образование, своеобразный ящик, в котором находится живая протоплазма. Исследования последних десятилетий, обобщенные в книге, привели к формированию качественно нового представления о растительной клеточной стенке как о динамичной структуре.

В монографии детально охарактеризованы состав, структура и биосинтез всех ключевых компонентов клеточной стенки, включая полисахариды, лигнин, структурные белки, ферменты, кутин, суберин и воск. Содержится информация о структуре клеточной стенки, ее особенностях в растениях различного таксономического и эволюционного положения, о формировании различных типов надмолекулярной структуры и путях регуляции метаболизма клеточной стенки; систематизированы данные о постсинтетических процессах. Рассмотрены изменения в клеточной стенке в ходе деления клетки, роста растяжением, образовании межклетников, плазмодесм и других специализированных структур, прорастании семян, сбрасывании листьев и т.д. Завершающий раздел посвящен функциям клеточной стенки в растительном организме, в частности, ее роли в передаче сигнала.

Значительная часть монографии построена по типу учебника и содержит базовую, в том числе терминологическую, информацию в ее современном звучании. Обсуждаются методические вопросы исследования клеточной стенки, активно используются полученные в этой области молекулярно-генетические данные, обобщение которых в столь крупном издании проведено впервые. Книга будет полезна как вникшим в тонкости специалистам, изучающим различные аспекты метаболизма клеточной стенки или анализа ее компонентов, так и исследователям, начинающим работу в этой области или затрагивающим ее по касательной к основной тематике.

**АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ
ТОРГОВОЙ ФИРМЫ "АКАДЕМКНИГА" РАН**

Магазины "Книга-почтой"

121099 Москва, Шубинский пер., 6; 241-02-52 www.LitRAS.ru E-mail:
info@litras.ru

197345 Санкт-Петербург, ул. Петрозаводская, 76; (код 812) 235-40-64

**Магазины "Академкнига" с указанием букинистических отделов
и "Книга-почтой"**

690088 Владивосток, Океанский проспект, 140 ("Книга-почтой");

(код 4232) 45-27-91 antoli@mail.ru

620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 ("Книга-почтой");

(код 3433) 50-10-03 kniga@sky.ru

664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 298 ("Книга-почтой");

(код 3952) 42-96-20 aknir@irlan.ru

660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45;

(код 3912) 27-03-90 akademkniga@krasmail.ru

220012 Минск, просп. Независимости, 72;

(код 10375-17) 292-00-52, 292-46-52, 292-50-43 www.akademkniga.by

117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7; 124-55-00 akadkniga@nm.ru;

(Бук. отдел 125-30-38)

117192 Москва, Мичуринский проспект, 12; 932-74-79

127051 Москва, Цветной бульвар, 21, строение 2; 921-55-96 (Бук. отдел)

113105 Москва, Варшавское ш., 9, Книж. ярмарка на Тульской (5 эт.);

737-03-33, 737-03-77 (доб. 50-10)

117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90; 334-72-98 akademkniga@naukaran.ru

630091 Новосибирск, Красный проспект, 51;

(код 3832) 21-15-60 akadem-kniga@mail.ru

630090 Новосибирск, Морской проспект, 22 ("Книга-почтой");

(код 3833) 30-09-22 akdmn2@mail.nsk.ru

142290 Пушкино Московской обл., МКР "В", 1 ("Книга-почтой");

(код 277) 3-38-80

191104 Санкт-Петербург, Литейный проспект, 57;

(код 812) 272-36-65 ak@akbook.ru (Бук. отдел)

194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4; (код 812) 297-91-86

199034 Санкт-Петербург, Васильевский остров, 9-я линия, 16;

(код 812) 323-34-62

634050 Томск, Набережная р. Ушайки, 18;

(код 3822) 51-60-36 akadem-kniga@mail.tomsknet.ru

450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 ("Книга-почтой");

(код 3472) 24-47-62 akademkni-ga@ufacom.ru

450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49; (код 3472) 22-91-85

Коммерческий отдел, г. Москва
Телефон для оптовых покупателей: 241-03-09
www.LitRAS.ru
E-mail: info@litrass.ru
zakaz@litrass.ru
Склад, телефон 291-58-87
Факс 241-02-77

*По вопросам приобретения книг
государственные организации
просим обращаться также
в Издательство по адресу:
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90
тел. факс (495) 334-98-59
E-mail: [initsiat @ naukaran.ru](mailto:initsiat@naukaran.ru)
www.naukaran.ru*

НАУЧНО-БИОГРАФИЧЕСКАЯ
ЛИТЕРАТУРА



*В.Н. Жолкевич
К.П. Генкель*

**Павел Александрович
ГЕНКЕЛЬ**

В.Н. Жолкевич К.П. Генкель Павел Александрович ГЕНКЕЛЬ

НАУЧНО-БИОГРАФИЧЕСКАЯ ЛИТЕРАТУРА

Павел Александрович ГЕНКЕЛЬ – выдающийся ученый-биолог XX столетия, в высшей степени талантливый и обаятельный человек. Он сделал ряд принципиально важных открытий, имеющих не только сугубо теоретическое, но и большое практическое значение, а также создал крупную научную школу. Автор 8 монографий и 5 учебников.

ISBN 5-02-034060-X



9 785020 340602 >

