

Федеральное агентство по образованию  
Государственное образовательное учреждение  
Ульяновский государственный университет  
Институт медицины, экологии и физической культуры

**Е.Г. Климентова, Г. А. Сатаров, Т. А. Зудова**

**УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ**

**ПРИСПОСОБЛЕНИЕ И УСТОЙЧИВОСТЬ  
РАСТЕНИЙ**

Ульяновск 2010

**ББК 40.3**

**УДК 632.938**

**К 49**

Печатается по решению ученого совета ИМЭиФК  
Ульяновского государственного университета

**Климентова Е.Г., Сатаров Г. А., Зудова Т.А.**

**Приспособление и устойчивость растений:** Учебное пособие для студентов экологического факультета. – Ульяновск, УлГУ, 2010. –53с.

Настоящее учебное пособие разработано на основании учебного плана дисциплины «Физиология растений» и предназначено для студентов высших учебных заведений для студентов экологического факультета по специальностям: «Лесное хозяйство» и «Биоэкология». Может быть использовано преподавателями, аспирантами и соискателями.

В данном учебном пособии раскрыты основные механизмы адаптации, или приспособления растений к конкретным условиям среды, которая обеспечивается за счет физиологических механизмов - физиологическая адаптация, а у популяции организмов благодаря механизмам генетической изменчивости, наследственности и отбора (генетическая адаптация).

Рецензенты: Каменек В.М

доктор биологических наук, профессор,  
заведующий кафедрой экологии и генетики человека  
УлГУ;

Благовещенская Н.В.

к.б.н. директор областного экологического центра  
учащихся,

Ульяновский государственный университет, 2010

## ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
<b>ВВЕДЕНИЕ</b>	<b>3</b>
<b>1. ГРАНИЦЫ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ И УСТОЙЧИВОСТИ</b>	<b>4</b>
<b>1.1. ОБРАТИМЫЕ И НЕОБРАТИМЫЕ ПОВРЕЖДЕНИЯ РАСТЕНИЯ, ЕГО ТКАНЕЙ И ОРГАНОВ</b>	<b>7</b>
<b>1.2. ИЗМЕНЕНИЯ ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИХ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СВОЙСТВ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК И ТКАНЕЙ ПРИ ПОВРЕЖДЕНИЯХ И ПРОЦЕССЫ АДАПТАЦИИ</b>	<b>8</b>
<b>2. ХОЛОДОСТОЙКОСТЬ РАСТЕНИЙ</b>	<b>12</b>
<b>3. МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ</b>	<b>15</b>
<b>4. ВЛИЯНИЕ НА РАСТЕНИЯ ИЗБЫТКА ВЛАГИ</b>	<b>23</b>
<b>5. ПОЛЕГАНИЕ РАСТЕНИЙ И ЕГО ПРИЧИНЫ</b>	<b>25</b>
<b>6. ЖАРОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ</b>	<b>26</b>
<b>7. ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ</b>	<b>30</b>
<b>8. СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ</b>	<b>38</b>
<b>8. ГАЗОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ</b>	<b>43</b>
<b>10. ДЕЙСТВИЕ РАДИАЦИИ НА РАСТЕНИЯ</b>	<b>48</b>
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b>	<b>52</b>
<b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ</b>	<b>53</b>

## ВВЕДЕНИЕ

Территория России включает различные климатические зоны. Значительная их часть приходится на районы так называемого неустойчивого земледелия, для которых характерны недостаток или избыток осадков, низкие зимние или высокие летние температуры, засоленность или заболоченность, закисленность почв и др. В этих условиях рост и развитие растений во многом определяется их устойчивостью к неблагоприятным факторам среды конкретного географического региона.

Приспособленность онтогенеза растений к условиям среды является результатом их эволюционного развития (изменчивости, наследственности, отбора). На протяжении филогенеза каждого вида растений в процессе эволюции выработались определенные потребности индивидуума к условиям существования и приспособленность к занимаемой им экологической нише. Влаголюбие и теневыносливость, жароустойчивость, холодоустойчивость и другие экологические особенности конкретных видов растений сформировались в ходе эволюции в результате длительного действия соответствующих условий. Так, теплолюбивые растения и растения короткого дня характерны для южных широт, менее требовательные к теплу и растения длинного дня — для северных.

В природе в одном географическом регионе каждый вид растений занимает экологическую нишу, соответствующую его биологическим особенностям: влаголюбивые — ближе к водоемам, теневыносливые — под пологом леса и т. д. Наследственность растений формируется под влиянием определенных условий внешней среды. Важное значение имеют и внешние условия онтогенеза растений.

В большинстве случаев растения, испытывая действие тех или иных неблагоприятных факторов, проявляют устойчивость к ним как результат приспособления к условиям существования, сложившимся исторически, что отмечал еще К. А. Тимирязев. Способность к эффективной защите от действия неблагоприятных абиотических и биотических факторов среды, устойчивость к ним возделываемых видов и сортов — обязательные свойства районированных в данном регионе культурных растений.

Адаптация (приспособление) растения к конкретным условиям среды обеспечивается за счет физиологических механизмов (физиологическая адаптация), а у популяции организмов (вида) благодаря механизмам генетической изменчивости, наследственности и отбора (генетическая адаптация). Факторы внешней среды могут изменяться закономерно и случайно. Закономерно изменяющиеся условия среды (смена сезонов года) вырабатывают у растений генетическую приспособленность к этим условиям.

## 1. ГРАНИЦЫ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ И УСТОЙЧИВОСТИ

В естественных для вида природных условиях произрастания или возделывания растения в процессе своего роста и развития часто испытывают воздействие неблагоприятных факторов внешней среды, к которым относят температурные колебания, засуху, избыточное увлажнение, засоленность почвы и т. д. Каждое растение обладает способностью к адаптации в меняющихся условиях внешней среды в пределах, обусловленных его генотипом. Чем выше способность растения изменять метаболизм в соответствии с окружающей средой, тем шире норма реакции данного растения и лучше способность к адаптации. Как правило, несильные и кратковременные изменения факторов внешней среды не приводят к существенным нарушениям физиологических функций растений, что обусловлено их способностью сохранять относительно стабильное состояние при изменяющихся условиях внешней среды, т. е. поддерживать гомеостаз. Однако резкие и длительные воздействия приводят к нарушению многих функций растения, а часто и к его гибели.

При действии неблагоприятных условий снижение физиологических процессов и функций может достигать *критических уровней*, не обеспечивающих реализацию генетической программы онтогенеза, нарушаются энергетический обмен, системы регуляции, белковый обмен и другие жизненно важные функции растительного организма. При воздействии на растение неблагоприятных факторов (стрессоров) в нем возникает напряженное состояние, отклонение от нормы — стресс. *Стресс* — общая неспецифическая адаптационная реакция организма на действие любых неблагоприятных факторов. Выделяют три основные группы факторов, вызывающих стресс у растений (В. В. Полевой, 1989): *физические* — недостаточная или избыточная влажность, освещенность, температура, радиоактивное излучение, механические воздействия; *химические* — соли, газы, ксенобиотики (гербициды, инсектициды, фунгициды, промышленные отходы и др.); *биологические* — поражение возбудителями болезней или вредителями, конкуренция с другими растениями, влияние животных, цветение, созревание плодов.

Сила стресса зависит от скорости развития неблагоприятной для растения ситуации и уровня стрессирующего фактора. При медленном развитии неблагоприятных условий растение лучше приспосабливается к ним, чем при кратковременном, но сильном действии. В первом случае, как правило, в большей степени проявляются специфические механизмы устойчивости, во втором — неспецифические.

В неблагоприятных природных условиях устойчивость и продуктивность растений определяются рядом признаков, свойств и защитно-приспособительных реакций. Различные виды растений обеспечивают устойчивость и выживание в неблагоприятных условиях тремя основными способами: с помощью механизмов, которые позволяют им избежать неблагоприятных воздействий (состояние покоя, эфемеры и др.); посредством специальных структурных приспособлений; благодаря физиологическим свойствам, позволяющим им преодолеть пагубное влияние окружающей среды.

Однолетние сельскохозяйственные растения в умеренных зонах, завершая свой онтогенез в сравнительно благоприятных условиях, зимуют в виде устойчивых семян (состояние покоя). Многие многолетние растения зимуют в виде подземных запасющих органов (луковиц или корневищ), защищенных от вымерзания слоем почвы и снега. Деревья и кустарники умеренных зон, защищаясь от зимних холодов, сбрасывают листья.

Защита от неблагоприятных факторов среды у растений обеспечивается структурными приспособлениями, особенностями анатомического строения (кутикула, корка, механические ткани и т. д.), специальными органами защиты (жгучие волоски, колючки), двигательными и физиологическими реакциями, выработкой защитных веществ (смола, фитонцидов, токсинов, защитных белков).

К структурным приспособлениям относятся мелколистность и даже отсутствие листьев, воскообразная кутикула на поверхности листьев, их густое опушение и погруженность устьиц, наличие сочных листьев и стеблей, сохраняющих резервы воды, эректоидность или пониклость листьев и др. Растения располагают различными физиологическими механизмами, позволяющими приспособляться к неблагоприятным условиям среды. Это САМ-тип фотосинтеза суккулентных растений, сводящий к минимуму потери воды и крайне важный для выживания растений в пустыне и т. д.

Многочисленными физиологическими изменениями сопровождается развитие холодоустойчивости и морозостойкости у озимых, двулетних и многолетних растений при уменьшении длины дня и снижении температуры в осеннее время. У культурных растений особое значение имеет устойчивость, определяемая выносливостью клеток, их способностью адаптироваться в изменяющихся условиях среды, вырабатывать необходимые для жизнедеятельности продукты метаболизма. Лучше всего растения переносят неблагоприятные условия в состоянии покоя.

Первым сигналом для перехода к состоянию покоя является сокращение светового периода. При этом в клетках растений начинаются биохимические изменения, приводящие в конечном счете к накоплению запасных питательных веществ, снижению водности клеток и тканей, образованию защитных структур, накоплению

ингибиторов роста. Примером такой подготовки могут служить сбрасывание листьев в осенний период у многолетних растений, развитие запасующих органов у двулетних и образование семян у однолетних.

### **1.1. ОБРАТИМЫЕ И НЕОБРАТИМЫЕ ПОВРЕЖДЕНИЯ РАСТЕНИЯ, ЕГО ТКАНЕЙ И ОРГАНОВ**

Неблагоприятный фактор, достигший порогового значения и превысивший его, может вызывать состояние стресса, обратимые или необратимые повреждения растений в зависимости от вида стрессора, напряженности и длительности его действия. Любые существенные и внезапные изменения внешней среды можно рассматривать как раздражитель.

Когда говорят о внезапном действии какого-либо раздражителя (температура, свет, концентрация солей, гербициды и т. д.), имеют в виду резкие изменения фактора окружающей среды за короткий отрезок времени. Например, суточный перепад температур в 10 °С не вызывает существенных изменений в ходе физиологических процессов. Если же этот перепад температуры произойдет за 1ч или тем более за 15 мин, ответная реакция будет тотчас зафиксирована.

Исследование ответных реакций на изменяющиеся внешние факторы позволяет понять физиологические механизмы и пределы адаптации растений к условиям произрастания. Важно подчеркнуть, что на разные по своей природе факторы растения, как правило, реагируют двухфазно, т. е. первоначальный знак реакции со временем меняется на противоположный. В зависимости от природы и силы действующего фактора двухфазный ответ (реакция) растений длится от долей секунды до нескольких недель.

Двухфазность, являющаяся наиболее общим и характерным показателем ответной реакции растений, обусловлена как структурными, так и субстанционными изменениями в клетках тканей. Чем меньше отклонение функции от нормы и чем быстрее она возвращается к норме после снятия воздействия, тем выше устойчивость растения к данному фактору. Если амплитуда отклонения от нормы велика, то более устойчивым можно считать такое растение, которое быстрее вернется к исходному состоянию. Устойчивость, следовательно, характеризуется амплитудой отклонения функции от оптимального состояния растений, временем ее возвращения к норме, а также пределами переносимых колебаний факторов внешней среды.

Действие одного и того же неблагоприятного фактора при одной и той же интенсивности может вызывать или не вызывать стресс конкретного растения в зависимости от его устойчивости. Функционирование растения в обычных условиях и при отклонении их от нормы определяется его способностью не допускать или ликвидировать повреждения растительного организма на разных уровнях его организации:

молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом, органном, организменном и даже популяционном. Реакция растения на внешние условия всегда комплексная, так как происходят изменения как биохимических, так и физиологических процессов. Для ликвидации возникших повреждений служат системы репарации (восстановления): на молекулярном уровне это энзиматическая репарация поврежденной ДНК, на организменном — пробуждение пазушных почек при повреждении апикальной меристемы, регенерация и т. д.

## **1.2. ИЗМЕНЕНИЯ ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИХ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СВОЙСТВ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК И ТКАНЕЙ ПРИ ПОВРЕЖДЕНИЯХ И ПРОЦЕССЫ АДАПТАЦИИ**

Растения в отличие от животных обычно отвечают на действие стрессора не активацией метаболизма, а, наоборот, снижением своей функциональной активности (табл. 1).

**Клеточный уровень.** При сильном и быстро нарастающем действии стрессора, длительном повреждающем воздействии стрессора (физических или химических факторов) в клетках растений наблюдается ряд неспецифических реакций, приводящих обычно к следующим изменениям: уменьшению, а затем увеличению вязкости цитозоля; изменению проницаемости и заряда мембран клетки и, как следствие, изменению ионных потоков между средой и клеткой (повышение проницаемости мембран, деполяризация мембранного потенциала плазмалеммы); входу  $Ca^{2+}$  в цитоплазму (из клеточных стенок и внутриклеточных компартментов: вакуоли, ЭС, митохондрий); повышению сродства цитозоля к красителям, сдвигу рН цитоплазмы в кислую сторону; усилению выхода веществ из клеток и тканей; усилению активности  $H^+$ -помпы в плазмалемме, препятствующей неблагоприятным сдвигам ионного гомеостаза; возрастанию гидролитических процессов; активации синтеза стрессовых белков; усилению поглощения  $O_2$ , ускоренной трате АТФ, снижению коэффициента  $P/2^-$ , характеризующего энергетику клеток; увеличению синтеза этилена и АБК, торможению физиологических и метаболических процессов, происходящих в обычных условиях.

Таблица 1

**Изменение физиологических параметров у растений в условиях стрессов (по Г.  
В. Удовенко, 1979)**

Параметр	Характер изменения параметров у растений в условиях			
	Засухи	Засоления	Высокой температуры	Низкой температуры
1	2	3	4	5
Концентрация ионов в тканях	Растет	Растет	Растет	Растет
Активность воды в клетке	Резко снижается	Резко снижается	Резко снижается	Резко снижается
Осмотический потенциал клеток	Растет	Растет	Растет	Растет
Водоудерживающая способность	»	»	»	»
Водный дефицит	»	»	»	»
Проницаемость протоплазмы	»	»	»	»
Интенсивность транспирации	Резко снижается	Резко снижается	»	Резко снижается
Эффективность транспирации	»	»	»	»
Энергоэффект дыхания	»	»	»	-
Интенсивность дыхания	Растет	Растет	Растет	-
Фотофосфорилирование	Снижается	Снижается	-	Снижается
Стабилизация ядерной ДНК	Растет	Растет	-	Растет
Функциональная активность ДНК	Снижается	Снижается	Снижается	Снижается
Концентрация пролина	Растет	Растет	Растет	-
Содержание водорастворимых белков	»	»	»	-
Синтетические реакции	Подавлены	Подавлены	Подавлены	Подавлены
Поглощение ионов корнями	»	»	»	»
Транспорт веществ	»	»	»	»

Продолжение таблицы 1				
1	2	3	4	5
Концентрация пигментов	Резко снижается	Резко снижается	Резко снижается	Резко снижается
Деление клеток	Тормозится	Тормозится	Тормозится	Тормозится
Растяжение клеток	Подавлено	Подавлено	Подавлено	Подавлено
Старение органов	Ускорено	Ускорено	Ускорено	-
Биологический урожай	Понижен	Понижен	Понижен	-

Перечисленные и некоторые другие ответные реакции на стрессоры взаимосвязаны и обеспечивают как защиту внутриклеточных структур, так и устранение неблагоприятных изменений в клетках. Наряду с неспецифическим эффектом все стрессоры оказывают и свое специфическое воздействие. При изучении устойчивости растений исследование названных функций может оказать помощь в отборе более устойчивых сортов и популяций сельскохозяйственных растений. Особое значение имеет активация в условиях стресса синтеза в клетках стрессовых белков.

У многих растений выявлены белки теплового шока, которые образуют в ядре и в ядрышке клеток гранулы, связывая матрицы хроматина, необходимые для синтеза обычных белков. После прекращения стресса матрицы вновь начинают функционировать. Белок теплового шока участвует в стабилизации избирательных свойств плазмалеммы. При действии неблагоприятных факторов в клетках возрастает содержание углеводов, пролина, стабилизирующих физико-химические свойства цитоплазмы.

**Организменный уровень.** На организменном уровне к клеточным механизмам адаптации дополняются новые, отражающие взаимодействие органов в целом растении, усугубляются конкурентные отношения между органами за физиологически активные вещества и трофические факторы, выражающиеся в характере донорно-акцепторных связей органов растения, в силе их аттрагирующего действия. Подобный механизм позволяет растениям в неблагоприятных условиях сформировать и сохранить минимум генеративных органов, но в достаточной мере обеспечить их необходимыми веществами для нормального созревания, достижения обычных размеров и качества. Наблюдается редукция или опадение заложившихся ранее плодоеlementов в колосе (метелке) зерновых, в кусте хлопчатника, в кроне древесных, достигающая 60—80 % и более.

При неблагоприятных условиях резко ускоряются процессы старения и опадения нижних листьев, а питательные вещества из них направляются в молодые органы (реутилизация). К механизмам защиты от последствия повреждающих факторов относится замена (регенерация) поврежденных или утраченных частей и органов растения.

Во всех процессах, обеспечивающих защиту, адаптацию и репарацию растений при стрессе, участвуют все системы регуляции (генетическая, гормональная, трофическая, электрофизиологическая и др.). Так, при действии неблагоприятных условий в растениях резко возрастает содержание этилена и АБК, снижающих обмен веществ, тормозящих ростовые процессы, способствующих старению и опадению органов, переходу растения в состояние покоя. Одновременно в тканях снижается содержание ауксина, цитокинина и гиббереллинов. Устойчивость регуляторных систем определяет устойчивость растений.

**Уровень популяции.** В условиях длительного и сильного стресса в природных условиях или в селекционном процессе на провокационных фонах гибнут те растения, у которых более узкая генетически обусловленная норма реакции на данный экстремальный фактор. В результате семенное потомство образуют лишь генетически более устойчивые растения и общий уровень устойчивости в популяции возрастает. Следовательно, на популяционном уровне в стрессовую реакцию включается естественным (природные условия) или искусственным (селекционный процесс) отбор.

Уровень устойчивости популяции (сорта) к тому или иному фактору или группе факторов определяется устойчивостью составляющих популяцию индивидуумов (биотипов). Наиболее устойчивые сорта имеют в своем составе ряд биотипов, обеспечивающих хорошую продуктивность сорта даже в неблагоприятных условиях.

**Возможность приспособления растений к неблагоприятным условиям среды (закаливание растений).** В невысоких дозах повторяющиеся стрессы (низкие температуры, недостаток воды и др.) способствуют закаливанию растений, их адаптации к стрессору. Предложены закалка семян и молодых растений низкими и переменными температурами, переменным увлажнением и др.

**Критические периоды воздействия стрессовых условий на растение.** Устойчивость растения к стрессовому воздействию зависит от фазы его развития в период действия неблагоприятных условий. Наибольшую устойчивость имеют растения в покоящемся состоянии (семена, луковицы и др.). Наиболее чувствительны растения в самом молодом возрасте, в период появления всходов, так как в это время нарушаются звенья метаболизма, обеспечивающие гормонами активный рост и закладку репродуктивных органов, и повреждаются конусы нарастания у растений. Однако период формирования гамет является критическим. В это время растения очень чувствительны к стрессу, резко снижают продуктивность, особенно семенную.

**Важнейшие типы нарушений регуляции метаболических процессов.** Все системы регуляции в условиях действия неблагоприятных факторов, достигших экстремальных уровней, обеспечивают поддержание жизнедеятельности растения, достаточно высокого уровня его метаболизма. Однако при высоких уровнях напря-

женности стрессора происходят нарушения регуляции основных метаболических процессов (нуклеиновый обмен, активность ферментных систем и др.), нарушаются межклеточные связи. Все это приводит к деградации физиологических функций, снижению продуктивности, а в крайних условиях — к гибели растения.

## 2. ХОЛОДОСТОЙКОСТЬ РАСТЕНИЙ

Устойчивость растений к низким температурам подразделяют на холодостойкость и морозостойчивость. Под *холодостойкостью* понимают способность растений переносить положительные температуры несколько выше 0 °С. Холодостойкость свойственна растениям умеренной полосы (ячмень, овсе, лен, вика и др.). Тропические и субтропические растения повреждаются и отмирают при температурах от 0 до 10 °С (кофе, хлопчатник, огурец и др.). Для большинства же растений низкие положительные температуры не губительны. Связано это с тем, что при охлаждении ферментативный аппарат растений не расстраивается, не снижается устойчивость к грибным заболеваниям и вообще не происходит заметных повреждений растений. Степень холодостойкости разных растений неодинакова. Многие растения южных широт повреждаются холодом. При температуре 3 °С повреждаются огурец, хлопчатник, фасоль, кукуруза, баклажан. Устойчивость к холоду у сортов различна. Для характеристики холодостойкости растений используют понятие температурный минимум, при котором рост растений прекращается. Для большой группы культурных растений его величина составляет 4 °С. Однако многие растения имеют более высокое значение температурного минимума и соответственно они менее устойчивы к воздействию холода.

Накопление зеленой массы кукурузой не происходит при температуре ниже 10 °С. Устойчивость растений к холоду зависит от периода онтогенеза. Разные органы растений также различаются по устойчивости к холоду. Так, цветки растений более чувствительны, чем плоды и листья, а листья и корни чувствительно стеблей.

О холодостойкости растений косвенно можно судить по показателю суммы биологических температур. Чем меньше эта величина, тем быстрее растения созревают и тем выше их устойчивость к холоду. Показатели суммы биологических температур соответствуют скороспелости растений: очень раннеспелые имеют сумму биологических температур 1200 °С, раннеспелые — 1200—1600, среднераннеспелые — 1600—2200, среднеспелые—2200—2800, среднепозднеспелые — 2800—3400, позднеспелые — 3400—4000 °С.

**Физиолого-биохимические изменения у теплолюбивых растений при пониженных положительных температурах.** Повреждение растений холодом сопровождается потерей ими тургора и изменением окраски (из-за разрушения хлорофилла), что является следствием нарушения транспорта воды к транспирирующим

органам. Кроме того, наблюдаются значительные нарушения физиологических функций, которые связаны с нарушением обмена нуклеиновых кислот и белков. Нарушается цепь ДНК → РНК → белок → признак.

У некоторых видов растений наблюдаются усиление распада белков и накопление в тканях растворимых форм азота. Из-за изменения структуры митохондрий и пластид аэробное дыхание и фотосинтез снижаются. Деграция хлоропластов, разрушение нормальной структуры пигментно-липидного комплекса приводят к подавлению функции запасающей энергии этими органоидами, что способствует нарушению энергетического обмена растения в целом. Основной причиной повреждающего действия низкой температуры на теплолюбивые растения является нарушение функциональной активности мембран из-за перехода насыщенных жирных кислот из жидкокристаллического состояния в состояние геля, а также общие изменения процессов обмена веществ. Процессы распада преобладают над процессами синтеза, происходят нарушение проницаемости цитоплазмы (повышение ее вязкости), изменения в системе коллоидов, снижается (падает) осевой градиент потенциалов покоя (ПП), активный транспорт веществ против электрохимического градиента.

Изменение проницаемости мембран приводит к тому, что нарушаются поступление и транспорт веществ в растения и отток ассимилятов, токсичных веществ из клеток. Все эти изменения существенно снижают жизнеспособность растений и могут привести к их гибели. Кроме того, в этих условиях растения более подвержены действию болезней и вредителей, что также приводит к снижению качества и количества урожая.

**Приспособление растений к низким положительным температурам.** У растений более холодостойких отмечены нарушения выражены значительно слабее и не сопровождаются гибелью растения (табл. 2). Устойчивость к низким температурам — генетически детерминированный признак. Изменение уровня физиологических процессов и функций при действии низких положительных температур может служить диагностическим показателем при сравнительной оценке холодостойкости растений (видов, сортов). Холодостойкость растений определяется способностью растений сохранить нормальную структуру цитоплазмы, изменять обмен веществ в период охлаждения и последующего повышения температуры на достаточно высоком уровне.

Для оценки холодостойкости растений используют различные методы диагностики (прямые и косвенные). Это холодный метод проращивания семян, сверхранние посевы в сырую и непрогретую почву, учет интенсивности появления всходов, темпов роста, накопления массы, содержание хлорофилла, соотношение количества электролитов в надземной и подземной частях растения, оценка изменчивости изоферментного состава и др.

**Минимальные температуры роста вегетативных и генеративных органов  
различных растений, °С**

Культуры по степени устойчивости к холоду	Всходы и вегетативные органы	Генеративные органы
<i>Устойчивые</i> яровая пшеница, ячмень, овес, горох, чина, сахарная свекла	4-5	8-10
<i>Среднеустойчивые:</i> люпин, бобы, лен, подсолнечник, гречиха	5-6	10-12
<i>Малоустойчивые:</i> просо, кукуруза, соя, сорго, фасоль	7-8	15-18

**Способы повышения холодостойкости некоторых растений.** Холодостойкость некоторых теплолюбивых растений можно повысить закаливанием прорастающих семян и рассады, которое стимулирует защитно-приспособительную перестройку метаболизма растений. Наклюнувшиеся семена или рассаду теплолюбивых культур (огурец, томат, дыня и др.) в течение нескольких суток (до месяца) выдерживают при чередующихся (через 12 ч) переменных температурах: от 0 до 5 °С и при 15—20 °С. Холодостойкость ряда растений повышается при замачивании семян в 0,25%-ных растворах микроэлементов.

Повысить холодостойкость растений можно прививкой теплолюбивых растений (арбуз, дыня) на более холодоустойчивые под вой (тыква). Положительное влияние этих приемов связано со стабилизацией энергетического обмена и упрочением структуры клеточных органоидов у обработанных растений. У закаленных растений увеличение вязкости протоплазмы при пониженных температурах происходит медленнее.

**Заморозки.** Заморозки — снижение температуры до небольших отрицательных величин, могут быть во время разных фаз развития конкретных растений. Наиболее опасны летние заморозки, в период наибольшего роста растений. Устойчивость к заморозкам обусловлена видом растения, фазой его развития, физиологическим состоянием, условиями минерального питания, увлажненностью, интенсивностью и продолжительностью заморозков, погодными условиями, предшествующими заморозкам.

Наиболее устойчивы к заморозкам растения раннего срока посева (яровые хлеба, зернобобовые культуры), способные выдерживать в ранние фазы онтогенеза кратковременные весенние заморозки до  $-7...-10$  °С. Растения позднего срока посева развиваются медленнее и не всегда успевают подготовиться к низким температурам. Корнеплоды, большинство масличных культур, лен, конопля переносят понижение температуры до  $-5...-8$  °С, соя, картофель, сорго, кукуруза — до  $-2...-3$ , хлопок — до  $-1,5...-2$ , бахчевые культуры — до  $-0,5...-1,5$  °С.

Существенную роль в устойчивости к заморозкам играет фаза развития растений. Особенно опасны заморозки в фазе цветения — начало плодоношения. Яровые хлеба в фазе всходов переносят заморозки до  $-7...-8$  °С, в фазе выхода в трубку до  $-3$ , а в фазе цветения — только  $1-2$  °С. Устойчивость растений зависит от образования при заморозках льда в клетках и межклеточниках. Если лед не образуется, то вероятность восстановления растением нормального течения функций возрастает. Поэтому первостепенное значение имеет возможность быстрого транспорта свободной воды из клеток в межклеточники, что определяется высокой проницаемостью мембран в условиях заморозков. У устойчивых к заморозкам культур при снижении температур в составе липидов клеточных мембран увеличивается содержание ненасыщенных жирных кислот, снижающих температуру фазового перехода липидов из жидкокристаллического состояния в гель до уровня  $0$  °С. У неустойчивых растений этот переход имеет место при температурах выше  $0$  °С.

### **3. МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ**

*Морозоустойчивость* — способность растений переносить температуру ниже  $0$  °С, низкие отрицательные температуры. Морозоустойчивые растения способны предотвращать или уменьшать действие низких отрицательных температур. Морозы и зимний период с температурой ниже  $-20$  °С обычны для значительной части территории России. Воздействию морозов подвергаются однолетние, двулетние и многолетние растения. Растения переносят условия зимы в различные периоды онтогенеза. У однолетних культур зимуют семена (яровые растения), раскустившиеся растения (озимые), у двулетних и многолетних — клубни, корнеплоды, луковицы, корневища, взрослые растения. Способность озимых, многолетних травянистых и древесных плодовых культур перезимовывать обуславливается их достаточно высокой морозоустойчивостью. Ткани этих растений могут замерзать, однако растения не погибают. Большой вклад в изучение физиологических основ морозоустойчивости внесли Н. А. Максимов (1952), Г. А. Самыгин (1974), И. И. Туманов (1979) и другие отечественные исследователи.

**Замерзание растительных клеток и тканей и происходящие при этом процессы.** Способность растений переносить отрицательные температуры определяется

наследственной основой данного вида растений, однако морозоустойчивость одного и того же растения зависит от условий, предшествующих наступлению морозов, влияющих на характер льдообразования. Лед может образовываться как в протопласте клетки, так и в межклеточном пространстве. Не всякое образование льда приводит клетки растения к гибели. Постепенное снижение температуры со скоростью 0,5-1° С/ч приводит к образованию кристаллов льда прежде всего в межклеточниках и первоначально не вызывают гибели клеток. Однако последствия этого процесса могут быть губительными для клетки. Образование льда в протопласте клетки, как правило происходит при быстром понижении температуры. Происходит коагуляция белков протоплазмы, кристаллами образовавшегося в цитозоле льда повреждаются клеточные структуры, клетки погибают. Убитые морозом растения после оттаивания теряют тургор, из их мясистых тканей вытекает вода.

**Условия и причины вымерзания растений.** Образующийся при медленном промерзании в межклеточниках и клеточных стенках лед оттягивает воду из клеток; клеточный сок становится концентрированным, изменяется рН среды. Выкристаллизовавшийся лед действует как сухой воздух, иссушая клетки и сильно изменяя их осмотические свойства. Кроме того, цитоплазма подвергается сжатию кристаллами льда. Образующиеся кристаллы льда вытесняют воздух из межклеточников, поэтому замерзшие листья становятся прозрачными.

Если льда образуется немного и клетки не были механически повреждены его кристаллами, то при последующем оттаивании такие растения могут сохранить жизнеспособность. Так, в листьях капусты при температуре —5...—6 °С образуется некоторое количество льда в межклеточниках. Однако при последующем медленном оттаивании межклеточники заполняются водой, которая поглощается клетками, и листья возвращаются в нормальное состояние.

Однако клетки, ткани и растения могут погибнуть от мороза. Основными причинами гибели клеток растений при низких отрицательных температурах и льдообразовании являются чрезмерное обезвоживание клеток или механическое давление, сжатие клеток кристаллами льда, повреждающее тонкие клеточные структуры. Оба эти фактора могут действовать одновременно. Летальность действия мороза определяется несколькими обстоятельствами. Последствия воздействия низких отрицательных температур зависят от водности тканей растения. Насыщенные водой ткани легко повреждаются, сухие же семена могут выносить глубокие низкие температуры (до —196 °С). Низкое содержание воды предохраняет от образования льда в растениях при промораживании. Разные растения, их клетки имеют свой критический предел

обезвоживания и сжатия, превышение которого, а не только снижение температуры приводит к их гибели.

Гибель клеток, тканей и растений под действием морозом обуславливается необратимыми изменениями, происходящими в протопласте клеток: его коагуляцией, денатурацией коллоидов протопласта, механическим давлением льда, повреждающим поверхностные структуры цитоплазмы, кристаллами льда, нарушающими мембраны и проникающими внутрь клетки. Вредное влияние оказывает повышение концентрации и изменение рН клеточного сока, сопровождающие обезвоживание клеток.

Действие льда, особенно при длительном влиянии низких температур, сходно с обезвоживанием клеток при засухе. Признаками повреждения клеток морозом являются потеря ими тургора, инфильтрация межклеточников водой и выход ионов из клеток. Выход ионов  $K^+$  и сахаров из клеток, по-видимому, связан с повреждением мембранных систем их активного транспорта. Поврежденные растения при переносе в теплое место имеют вид ошпаренных, утрачивают тургор, листья быстро буреют и засыхают. При оттаивании мороженых клубней картофеля, корнеплодов кормовой и сахарной свеклы вода легко вытекает из тканей. Важно отметить, что состояние переохладения (без образования льда) растения переносят без вреда; при тех же температурах, но с образованием льда в тканях растения гибнут.

Растения по-разному реагируют на образование льда в тканях: клубни картофеля и георгина быстро погибают, капуста и лук переносят лишь умеренное промораживание, рожь и пшеница выдерживают на уровне узла кущения морозы до  $-15...-20$  °C. У устойчивых к морозу растений имеются защитные механизмы, в основе которых лежат определенные физико-химические изменения. Морозоустойчивые растения обладают приспособлениями, уменьшающими обезвоживание клеток. При понижении температуры у таких растений отмечаются повышение содержания Сахаров и других веществ, защищающих ткани (криопротекторы), это прежде всего гидрофильные белки, моно- и олигосахариды; снижение оводненности клеток; увеличение количества полярных липидов и снижение насыщенности их жирнокислотных остатков; увеличение количества защитных белков.

На степень морозоустойчивости растений большое влияние оказывают сахара, регуляторы роста и другие вещества, образующиеся в клетках. В зимующих растениях в цитоплазме накапливаются сахара, а содержание крахмала снижается. Влияние сахаров на повышение морозоустойчивости растений многосторонне. Накопление сахаров предохраняет от замерзания большой объем внутриклеточной воды, заметно уменьшает количество образующегося льда.

Сахара защищают белковые соединения от коагуляции при вымораживании; они образуют гидрофильные связи с белками цитоплазмы, предохраняя их от возможной денатурации, повышают осмотическое давление и снижают температуру замерзания цитозоля. В результате накопления Сахаров содержание прочносвязанной воды увеличивается, а свободной уменьшается. Особое значение имеет защитное влияние Сахаров на белки, сосредоточенные в поверхностных мембранах клетки. Сахара увеличивают водоудерживающую способность коллоидов протоплазмы клеток; связанная с коллоидами вода в виде гидратных оболочек биополимеров при низких температурах не замерзает и не транспортируется, оставаясь в клетке.

Криопротекторами являются также молекулы гемицеллюлоз (ксиланы, арабиноксиланы), выделяемые цитоплазмой в клеточную стенку, обволакивающие растущие кристаллы льда, что предотвращает образование крупных кристаллов, повреждающих клетку. Так клетки защищаются как от внутриклеточного льда, так и от чрезмерного обезвоживания. Значительное количество защитных белков и модификации молекул липидов увеличивают структурированность клеток. У большинства растений возрастает синтез водорастворимых белков. Белковые вещества, частично гидролизуясь, увеличивают содержание свободных аминокислот.

В тканях морозоустойчивых растений в конце лета и осенью накапливаются в достаточном количестве запасные вещества (прежде всего сахара), которые используются весной при возобновлении роста, обеспечивая потребности растений в строительном материале и энергии. Необходимо также учитывать устойчивость растений к болезням, вероятность развития которых увеличивается при повреждении тканей морозом.

**Закаливание растений, его фазы.** Морозоустойчивость — не постоянное свойство растений. Она зависит от физиологического состояния растений и условий внешней среды. Растения, выращенные при относительно низких положительных температурах, более устойчивы, чем выращенные при относительно высоких осенних температурах. Свойство морозоустойчивости формируется в процессе онтогенеза растения под влиянием определенных условий среды в соответствии с генотипом растения, связано с резким снижением темпов роста, переходом растения в состояние покоя.

Жизненный цикл развития озимых, двулетних и многолетних растений контролируется сезонным ритмом светового и температурного периодов. В отличие от яровых однолетних растений они начинают готовиться к перенесению неблагоприятных зимних условий с момента остановки роста и затем в течение осени во время наступления пониженных температур.

Повышение морозоустойчивости растений тесно связано с *закаливанием* — постепенной подготовкой растений к воздействию низких зимних температур. Закаливание — это обратимая физиологическая устойчивость к неблагоприятным воздействиям среды.

Способностью к закаливанию обладают не все растения. Растения южного происхождения не способны переносить морозы. Способность к закаливанию у древесных и зимующих травянистых растений северных широт, переживающих значительное понижение температуры в зимний период, в период летней вегетации отсутствует и проявляется только во время наступления осенних пониженных температур (если растение к этому времени прошло необходимый цикл развития). Процесс закаливания приурочен лишь к определенным этапам развития растений. Для приобретения способности к закаливанию растения должны закончить процессы роста.

Разные органы растений имеют неодинаковую способность к закаливанию, например, листья листопадных деревьев (яблоня, груша, вишня) не обладают способностью к закаливанию; цветочные почки закаливаются хуже, чем листовые. У вегетирующих растений легко вымерзают растущие и не закончившие рост органы. Выносливость растений к низким температурам в этот период незначительная.

Эффект закаливания может не проявиться, если по каким-либо причинам (засуха, поздний посев, посадки и др.) произошла задержка развития растений. Так, если в течение лета у многолетних растений процессы роста из-за летней засухи не успели закончиться, то зимой это может принести к гибели растений. Дело в том, что засуха, приостанавливая рост летом, не позволяет растениям завершить его к осени. Одновременно при закаливании должен произойти отток различных веществ из надземных органов в подземные зимующие (корневые системы, корневища, луковицы, клубни). По этой же причине закаливание травянистых и древесных растений ухудшает избыточное азотное питание, удлиняющее период роста до поздней осени, в результате растения не способны пройти процессы закаливания и гибнут даже при небольших морозах.

Сокращение фотопериода служит для растений сигналом к прекращению роста и стимулом для накопления ингибиторов в растениях. Вероятно, с этих процессов начинается формирование морозоустойчивости у растений.

Растения, выращенные при несоответствующем фотопериоде, не успевают завершить летний рост и не способны к закаливанию. Установлено, что длинный день способствует образованию в листьях фитогормоны стимуляторы роста, а короткий — накоплению ингибиторов. В естественных условиях к закаливанию способен лишь организм в целом, при обязательном наличии корневой системы. По-видимому, в корнях вырабатываются вещества, повышающие устойчивость растения к морозу.

Фазы закаливания. По И. И. Туманову (1979), процесс закаливания растений требует определенного комплекса внешних условий и проходит в две фазы, которым предшествуют замедление роста и переход растений в состояние покоя. Прекращение роста и переход в состояние покоя — необходимые условия прохождения первой фазы закаливания. Однако само по себе оно лишь немного повышает морозоустойчивость растения. Кроме низких температур озимые растения повреждаются и гибнут от ряда других неблагоприятных факторов в зимнее время и ранней весной: выпревания, вымокания, ледяной корки, выпирания, повреждения от зимней засухи.

. Выпревание. Среди перечисленных невзгод первое место занимает выпревание растений. Гибель растений от выпревания наблюдается преимущественно в теплые зимы с большим снежным покровом, который лежит 2—3 мес, особенно если снег выпадает на мокрую и талую землю. Исследования И. И. Туманова (1932) показали, что причина гибели озимых от выпревания — истощение растений. Находясь под снегом при температуре около 0 °С в сильно увлажненной среде, почти полной темноте, т. е. в условиях, при которых процесс дыхания идет достаточно интенсивно, а фотосинтез исключен, растения постепенно расходуют сахара и другие запасы питательных веществ, накопленные в период прохождения первой фазы закаливания, и погибают от истощения (содержание Сахаров в тканях уменьшается с 20 до 2—4 %) и весенних заморозков. Такие растения весной легко повреждаются снежной плесенью, что также приводит к их гибели.

Н. А. Максимов (1958) отмечал, что при температуре немного выше 0 °С растения скорее проходят яровизацию, чем при температуре ниже 0 °С, но вместе с тем теряют свою устойчивость к морозу и затем быстро погибают при сходе снежного покрова и весенних заморозков. Устойчивость озимых против выпревания в районах с очень глубоким снежным покровом обуславливается прежде всего накоплением достаточного запаса растворимых углеводов, а также возможно меньшей интенсивностью дыхательного процесса при пониженных температурах.

Вымокание. Вымокание проявляется преимущественно весной в пониженных местах в период таяния снега, реже во время длительных оттепелей, когда на поверхности почвы накапливается талая вода, которая не впитывается в замершую почву и может затопить растения. В этом случае причиной гибели растений служит резкий недостаток кислорода (анаэробные условия — гипоксия). У растений, оказавшихся под слоем воды, нормальное дыхание прекращается из-за недостатка кислорода в воде и почве. Отсутствие кислорода усиливает анаэробное дыхание растений, в результате чего могут образоваться токсичные вещества и растения погибают от истощения и прямого отравления организма.

В окружающей растения снеговой воде содержится основной продукт анаэробного дыхания — спирт. В условиях избытка влаги в почве образуются вредные для растений

закисные соединения, ряд элементов минерального питания переходит в неусвояемое состояние. В условиях анаэробнозиса у озимых нарушаются ультраструктура и связь пигментов с белково-липидным комплексом мембран хлоропластов, снижаются содержание хлорофилла и активность нитратредуктазы. В растениях накапливаются продукты анаэробного превращения углеводов (пируват, лактат, этанол, ацетальдегид), увеличивается содержание свободного пролина, накопление которого рассматривается как один из способов адаптации растений к гипоксии.

Озимая пшеница более устойчива к вымоканию (гипоксии), чем озимая рожь. У более устойчивых к гипоксии сортов озимой пшеницы ткани корневой системы имеют более развитые межклеточники и воздушные полости, при недостаточной аэрации почвы образуются мелкие дополнительные корни у самой поверхности (на поверхности) почвы. Растения, выходящие из-под снега весной, при низких температурах воздуха и воды относительно устойчивы к затоплению.

С повышением температуры устойчивость резко снижается. Так, для многих травянистых растений повышение температуры воды до 10 °С в течение суток приводит к снижению урожая на одну треть, за 2 суток — примерно наполовину, а при сохранении повышенной температуры в течение 8 суток урожай практически равен нулю.

Гибель под ледяной коркой. Ледяная корка образуется на полях в районах, где частые оттепели сменяются сильными морозами. Действие вымокания в этом случае может усугубляться. При этом происходит образование висячих или притертых (контактных) ледяных корок. Менее опасны висячие корки, так как они образуются сверху почвы и практически не соприкасаются с растениями; их легко разрушить катком.

При образовании же сплошной ледяной контактной корки растения полностью вмораживаются в лед, что ведет к их гибели, так как и без того ослабленные от вымокания растения подвергаются очень сильному механическому давлению. Причина гибели состоит в том, что растения утрачивают морозоустойчивость из-за прекращения аэрации, потому что лед практически непроницаем для газов, а также вследствие усиления влияния низких температур. Растения, как и в случае вымокания, переходят на анаэробное дыхание, при котором образуются спирт и другие токсичные вещества.

Если ледяная корка нетолстая и вмораживаются только узлы кушения, а листья находятся на воздухе, то такие растения выживают, поскольку воздух проникает по межклеточникам из листьев в корневую систему. Ледяная корка не образуется, если после оттепели выпадает снег, не позволяющий морозу глубоко проникнуть в почву, тем самым предотвращая его повреждающее воздействие на растения. Ледяная корка является причиной гибели озимых на обширных площадях, особенно в Поволжье и на юге Украины.

Выпирание. Повреждение и гибель растений от выпирания определяются разрывами корневой системы. Выпирание растений наблюдается, если осенью морозы наступают при отсутствии снежного покрова или если в поверхностном слое почвы мало воды (при осенней засухе), а также при оттепелях, если снеговая вода успеет всосаться в почву. В этих случаях замерзание воды начинается не с поверхности почвы, а на некоторой глубине (где есть влага). Образующаяся на глубине прослойка льда постепенно утолщается за счет продолжающегося поступления воды по почвенным капиллярам и поднимает (выпирает) верхние слои почвы вместе с растениями, что приводит к обрыву корней растений, проникших на значительную глубину.

Весной после оттаивания почвы растения остаются лежать на поверхности и погибают от иссушения, если не происходит их вторичное укоренение. Своевременное прикапывание растений (почвы) стимулирует образование у них новых корней. Устойчивость растений к выпиранию определяется способностью корней к растяжению. На этом основан и метод отбора растений на устойчивость к выпиранию в селекционном процессе.

Повреждения от зимней засухи. Устойчивый снеговой покров предохраняет озимые злаки от зимнего высыхания. Однако они в условиях бесснежной или малоснежной зимы, как и плодовые деревья и кустарники, в ряде районов России часто подвергаются опасности чрезмерного иссушения постоянными и сильными ветрами, особенно в конце зимы при значительном нагреве солнцем. Дело в том, что водный баланс растений складывается зимой крайне неблагоприятно, так как поступление воды из замерзшей почвы практически прекращается.

Для уменьшения испарения воды, неблагоприятного действия зимней засухи плодовые древесные породы образуют на ветвях мощный слой пробки, сбрасывают на зиму листья. При длительном осеннем бесснежье наблюдается привядание озимых злаков, которое скорее полезно, так как способствует повышению морозоустойчивости озимых, что важно при отсутствии снегового покрова. Однако ранняя осенняя засуха, препятствуя кущению и укоренению озимых, их закалке, причиняет растениям значительный вред. Весной иссушение надземных частей перезимовавших растений за счет солнечного прогрева и ветра усугубляется недостаточным притоком воды из почвы, которая в это время еще недостаточно прогрета.

**Способы повышения зимостойкости растений.** *Зимостойкость* — это способность растений противостоять целому комплексу неблагоприятных факторов внешней среды в зимнее время. Основные способы ее повышения — подбор и селекция видов и сортов сельскохозяйственных культур, наиболее приспособленных к комплексу неблагоприятных условий перезимовки конкретного региона. Причины зимних

повреждений и даже полной гибели зимующих растений разнообразны и не обуславливаются только действием мороза.

Сорта, проявившие себя в одних районах как наиболее зимостойкие, могут оказаться значительно менее устойчивыми в других. Наиболее полное представление о зимостойкости сорта озимых дают полевые испытания, в результате которых растения подвергаются комплексному воздействию сочетания неблагоприятных факторов и преобладающему из них, например, для Поволжья — низкие температуры при недостаточном снеговом покрове, для Белоруссии или северо-запада Украины — это прежде всего выпревание. Предпочтение отдают сортам, проявившим в данном регионе высокую устойчивость к преобладающему повреждающему фактору.

Озимые злаки наиболее устойчивы и начале яровизации, по окончании ее устойчивость их снижается. Высокая зимостойкость лучших сортов озимых в значительной степени объясняется большей продолжительностью яровизации, которую они заканчивают уже зимой при отрицательных температурах.

#### **4. ВЛИЯНИЕ НА РАСТЕНИЯ ИЗБЫТКА ВЛАГИ**

Избыток влаги в почве крайне вреден для большинства растений. Постоянно он наблюдается на заболоченных почвах и временно пониженных местах пашни и луга, где в результате весеннего таяния снега или при затяжных дождях отмечается застаивание воды в виде долго непросыхающих луж. При нарушении поливных норм на орошаемых полях также происходит повреждение растений от вымокания. Вред от избытка воды в почве заключается в том, что доступ воздуха к корням растений затрудняется (гипоксия) или совсем прекращается (аноксия).

Кроме того, при длительном избытке воды в почве прекращаются нормальные аэробные окислительные микробиологические процессы и развиваются анаэробные процессы, преимущественно маслянокислые и другие виды брожения. В результате в такой почве накапливаются диоксид углерода, органические кислоты, а также восстановленные соединения — органические и неорганические (соли, закиси железа и др.), многие из которых ядовиты для корней растений. Большинство культурных растений может развиваться на заболоченных почвах только после их мелиорации, обеспечивающей отвод поверхностных и снижение уровня подпочвенных вод, нормальное поступление кислорода в корнеобитаемый слой почвы.

Отношение культурных растений к избыточному увлажнению почвы изучено недостаточно. Как правило, длительное застаивание воды приводит к гибели культурных растений, изреживанию посевов. Но и непродолжительное застаивание воды, сильно повреждая и задерживая рост возделываемых растений, способствует развитию сорной растительности на вымочках.

Зерна пшеницы, ячменя и других культур, попав в переувлажненную почву, плохо и долго всходят, что связано с недостатком кислорода для их прорастания. Такие растения задерживаются в росте, снижают продуктивность. От временного избыточного увлажнения (затопления) растения страдают и в последующие периоды онтогенеза, особенно в критический период — выход в трубку — колошение для колосовых, выметывание для метельчатых злаков.

Факторы устойчивости против затопления. Однако многие виды растений (рис и другие влаголюбивые растения) приспособились к произрастанию на заболоченных или затопляемых почвах, да и многие культурные растения выдерживают достаточно длительное переувлажнение почвы. Устойчивость к переувлажнению (к гипо- и аноксии) определяется у растений комплексом как анатомо-морфологических, так и физиолого-биохимических адаптации, обеспечивающих достаточный уровень обмена веществ. У риса и болотных растений сильно развиты межклеточники и целые воздухоносные полости (аэренхима) в корнях, находящихся в сообщении с такими же полостями стеблей и шитье», чем и обеспечивается сохранение достаточно высокого уровня кислорода благодаря его транспорту из надземных частей в корни.

По мнению Н. А. Максимова (1958), кислород, образующийся в процессе фотосинтеза, расширяясь под влиянием нагревания солнечными лучами, накачивается по этим полостям в корни и поддерживает их дыхание. При переувлажнении почвы происходит образование дополнительных поверхностных корней у кукурузы, хлебных злаков и других растений. Физико-биохимические адаптации к существованию при пониженной концентрации кислорода связаны главным образом с процессом дыхания.

У одних видов растений наблюдается снижение общей интенсивности дыхания и использования дыхательных субстратов, у других — для поддержания синтеза АТФ происходит перестройка в путях дыхания: увеличение активности пентозофосфатного пути дыхания с окислением образующихся в ходе его НАДФН. Возрастает роль гликолитического пути катаболизма глюкозы и связанной с ним системы детоксикации продуктов анаэробного распада (удаление и включение их в обмен), которая способствует повышению активности гликолиза.

При отсутствии в анаэробных условиях кислорода приспособительными оказываются процессы, при которых электроны переносятся на другие акцепторы (нитраты; соединения, имеющие двойные связи, — жирные кислоты, каротиноиды), что сохраняет жизнедеятельность растений в условиях гипоксии и аноксии.

## 5. ПОЛЕГАНИЕ РАСТЕНИЙ И ЕГО ПРИЧИНЫ

Полегание причиняет значительный ущерб урожайности сельскохозяйственных культур (особенно зерновых). В отдельные годы потери урожая зерна озимой пшеницы доходят до 50 %. Полегание наблюдается при нарушении нормального соотношения между массой надземной части растения и прочностью нижней части его стебля. Это явление связано с недостаточным утолщением соломины и слабым развитием в ней механических тканей.

Различают *стеблевое* полегание, при котором происходит перегиб или перелом стебля, и *прикорневое*, когда узловые корни не удерживают соломину (стебель) в вертикальном положении и она полегает (наклоняется) без перегиба. Полегшие растения могут подниматься. У злаков это происходит благодаря разрастанию и изгибу нижней стороны узлов полегшего стебля под влиянием геотропизма и фототропизма, стимулирующих активность интеркалярной меристемы. В полевых условиях полеганию способствуют следующие факторы.

*Избыточное увлажнение почвы и воздуха в дождливые годы и при орошении.* При этом растения чрезмерно кустятся, развивается мощная листовая поверхность, что приводит к взаимному затенению, вытягиванию и этиоляции стебля и как результат — к снижению фотосинтеза. Уменьшение количества углеводов тормозит накопление в клеточных оболочках целлюлозы и гемицеллюлозы и процессы их лигнификации, обеспечивающие образование и прочность механических тканей стебля. Корни растений в размокшей почве не становятся должной опорой стеблю.

*Загущенные посева.* В загущенных посевах, так же как при увлажнении, происходят вытягивание стебля и недоразвитие механических тканей, что увеличивает вероятность полегания растений.

Избыточное азотное питание при недостатке калийных и фосфорных удобрений. Высокие нормы азотных удобрений вызывают чрезмерное нарастание вегетативной массы, увеличивают массу колоса. Стебель не выдерживает этой нагрузки и полегает.

*Сильный ветер с дождем.* Часто являются непосредственным толчком, вызывающим полегание растений. При этом утяжеленные водой колос и листья образуют изгибание и даже переламывание соломины злаков у ее основания. При орошении полегание вызывают чрезмерно высокие поливные нормы и поздние поливы дождеванием, когда растения имеют тяжелый колос.

Способы предупреждения полегания. Необходимо высевать устойчивые к полеганию сорта сельскохозяйственных культур, имеющие прочный стебель. В каждом конкретном случае нужно использовать соответствующие агротехнические приемы: правильно обрабатывать почву, выдерживать глубину посева семян, четко соблюдать нормы

высева, густоты стояния растений в посеве, рекомендованные для сорта в регионе. Важными факторами являются научная организация поливов с использованием физиологических признаков потребности в воде, грамотно сбалансированное соотношение азотно-фосфорно-калийных удобрений при внесении их в почву.

Для предупреждения полегания посевов сельскохозяйственных культур применяют ретарданты, которые замедляют рост растений, вызывают укорачивание и утолщение стебля на 20—30 %, повышение его эластичности, увеличение ширины листовых пластинок, усиление роста корней. К наиболее распространенным ретардантам относятся ССС и его аналоги. Попадая в зону интенсивного роста и деления клеток, ССС способствует накоплению целлюлозы, гемицеллюлозы и лигнина, утолщению клеточной оболочки, клетки становятся менее вытянутыми, стебель утолщается. В листовых пластинках увеличивается содержание хлорофилла и каротиноидов, повышается интенсивность фотосинтеза, происходит перераспределение веществ в растении.

## **6. ЖАРОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ**

*Жароустойчивость* (жаровыносливость) — способность растений переносить действие высоких температур, перегрев. Это генетически обусловленный признак. Виды и сорта сельскохозяйственных растений различаются по выносливости к высоким температурам.

По жароустойчивости выделяют три группы растений.

*Жаростойкие* — термофильные синезеленые водоросли и бактерии горячих минеральных источников, способные переносить повышение температуры до 75—100° С. Жароустойчивость термофильных микроорганизмов определяется высоким уровнем метаболизма, повышенным содержанием РНК в клетках, устойчивостью белка цитоплазмы к тепловой коагуляции.

*Жаровыносливые* — растения пустынь и сухих мест обитания (суккуленты, некоторые кактусы, представители семейства Толстянковые), выдерживающие нагревание солнечными лучами до 50—65 °С. Жароустойчивость суккулентов во многом определяется повышенными вязкостью цитоплазмы и содержанием связанной воды в клетках, пониженным обменом веществ.

*Нежаростойкие* — мезофитные и водные растения. Мезофиты открытых мест переносят кратковременное действие температур 40—47° С, затененных мест — около 40—42 °С, водные растения выдерживают повышение температуры до 38—42 °С. Из сельскохозяйственных наиболее жаровыносливы теплолюбивые растения южных широт (сорго, рис, хлопчатник, клеверина и др.).

Многие мезофиты переносят высокую температуру воздуха и избегают перегрева благодаря интенсивной транспирации, снижающей температуру листьев. Более

жаростойкие мезофиты отличаются повышенной вязкостью цитоплазмы и усиленным синтезом жаростойких белков-ферментов.

**Изменения обмена веществ, роста и развития растений при действии максимальных температур.** Жароустойчивость во многом зависит от продолжительности действия высоких температур и их абсолютного значения. Большинство сельскохозяйственных растений начинает страдать при повышении температуры до 35—40 °С. При этих и более высоких температурах нормальные физиологические функции растения угнетаются, а при температуре около 50 °С происходят свертывание протоплазмы и отмирание клеток.

Превышение оптимального температурного уровня приводит к частичной или глобальной денатурации белков. Это вызывает разрушение белково-липидных комплексов плазмаллемы и других клеточных мембран, приводит к потере осмотических свойств клетки. В результате наблюдаются дезорганизация многих функций клеток, снижение скорости различных физиологических процессов. Так, при температуре 20°С все клетки проходят процесс митотического деления, при 38°С митоз отмечается в каждой седьмой клетке, а повышение температуры до 42°С снижает число делящихся клеток в 500 раз (одна делящаяся клетка на 513 неделящихся).

Иллюстрацией влияния повышения температуры на белково-липидные комплексы могут служить следующие данные: при температуре 22 °С лизис ядер не наблюдается совсем, при повышении температуры до 38 °С он отмечается у 5,3 % исследованных клеток, а при температуре 52°С практически все ядра лизированы. При максимальных температурах расход органических веществ на дыхание превышает его синтез, растение беднеет углеводами, а затем начинает голодать (Н. А. Максимов, 1952). Особенно резко это выражено у растений более умеренного климата (пшеница, картофель, многие огородные культуры). Общее ослабление повышает их восприимчивость к грибным заболеваниям. Фотосинтез более чувствителен к действию высоких температур, чем дыхание. При субоптимальных температурах растения прекращают рост и фотоассимиляцию, что обусловлено нарушением деятельности ферментов, повышением дыхательного газообмена, снижением его энергетической эффективности, усилением гидролиза полимеров, в частности белка, отравлением протоплазмы вредными для растения продуктами распада (аммиак и др.). У жаростойких растений в этих условиях увеличивается содержание органических кислот, связывающих избыточный аммиак.

При действии высоких температур в клетках растений индуцируется синтез стрессовых белков (белков теплового шока). Растения сухих, светлых мест обитания более стойки к жаре, чем тенелюбивые. Кратковременное влияние очень высоких температур (43—45 °С) может быть таким же губительным, как и продолжительное воздействие более

низких, но превышающих оптимальные значения температур. Способом защиты от перегрева может служить усиленная транспирация, обеспечиваемая мощной корневой системой.

В результате транспирации температура растений снижается иногда на 10—15 °С. Завядающие растения, с закрытыми устьицами, легче погибают от перегрева, чем достаточно снабженные водой. Растения сухую жару переносят легче, чем влажную, так как во время жары при высокой влажности воздуха регуляция температуры листьев за счет транспирации ограничена.

Повышение температуры особенно опасно при сильной инсоляции. Для уменьшения интенсивности воздействия солнечного света растения располагают листья вертикально, параллельно его лучам (эректоидно). При этом хлоропласты активно перемещаются в клетках мезофилла листа, как бы уходя от избыточной инсоляции. Растения выработали систему морфологических и физиологических приспособлений, защищающих их от тепловых повреждений: светлую окраску поверхности, отражающую инсоляцию; складывание и скручивание листьев; опушения или чешуйки, защищающие от перегрева глубже лежащие ткани; тонкие слои пробковой ткани, предохраняющие флоэму и камбий; большую толщину кутикулярного слоя; высокое содержание углеводов и малое — воды в цитоплазме и др.

В полевых условиях особенно губительно совместное действие высоких температур и обезвоживания. При длительном и глубоком завядании угнетаются не только фотосинтез, но и дыхание, что вызывает нарушение всех основных физиологических функций растения. Жароустойчивость в значительной степени определяется фазой роста и развития растений. Наибольший вред высокие температуры причиняют растениям на ранних этапах их развития, так как молодые, активно растущие ткани менее устойчивы, чем старые и «покоящиеся». Устойчивость к жаре у различных органов растений неодинаковая: менее устойчивы подземные органы, более — побеги и почки.

На тепловой стресс растения очень быстро реагируют индуктивной адаптацией. К воздействию высоких температур они могут подготовиться за несколько часов. Так, в жаркие дни устойчивость растений к высоким температурам после полудня выше, чем утром. Обычно эта устойчивость временная, она не закрепляется и довольно быстро исчезает, если становится прохладно. Обратимость теплового воздействия может составлять от нескольких часов до 20 дней. В период образования генеративных органов жаростойкость однолетних и двулетних растений снижается.

Для многих растений жара особенно опасна в период цветения, так как вызывает стерильность цветков и опадение завязей.

**Диагностика жароустойчивости.** Физиологическая стойкость растений к перегреву обуславливается особыми физико-химическими свойствами протоплазмы и способностью обезвреживать накапливающиеся в тканях аммиак и другие вредные продукты обмена. Жароустойчивость определяют помещением исследуемого растительного объекта на определенное время в камеру с высокой температурой и влажностью воздуха, исключающей охлаждение объекта благодаря транспирации. Об устойчивости судят по повреждению клеток, тканей, органов и т. д.

По методу Ф. Ф. Мацкова листья исследуемых растений опускают последовательно на 30 мин в подогретую воду при температурах 40, 45, 50 ... до 80 °С, а затем в холодную воду на 10 мин, каждый раз отбирают пробы и после холодной воды переносят в 0,2 н. НС1. Отмершие (поврежденные) участки листьев и мертвые листья бурют. Сравнительную жароустойчивость растений определяют также по изменению проницаемости протоплазмы и другими методами.

**Способы повышения жароустойчивости растений и избежания перегрева.** Лабораторная инфильтрация в ткани листьев растворов сахаров (глюкоза, галактоза, сахароза, маннит, лактоза, мальтоза, раффиноза) значительно повышает устойчивость к перегреву. Возможно, что сахара «консервируют» структуру митохондрий, которая становится менее чувствительной к тепловому стрессу, и этим сохраняют энергетическую функцию митохондрий (Ю. Г. Молотковский, 1961).

П. А. Генкель (1982) предложил для повышения жароустойчивости сахарной свеклы, моркови, томата, дыни обрабатывать их семена перед посевом 0,25%-ным раствором хлорида кальция (CaCl<sub>2</sub>) в течение 20 ч. Однако эффективность подобной обработки семян нестабильна. Для повышения жароустойчивости растений рекомендуют некорневую обработку посевов 0,05%-ным раствором солей цинка. Хороший эффект дают освежительные поливы дождеванием во второй половине дня (20—30 м<sup>3</sup> воды на 1 га).

Для древесных растений (кустарников и плодовых деревьев) рекомендуют побелку: солнечный свет отражается от стволов, и они предохраняются от перегрева. Из мер, направленных на борьбу с повышенной температурой, можно отметить посадку полезащитных полос и полив. Оптимальная температура клубнеобразования у картофеля около 17 °С. При культуре картофеля в южных районах России и государств СНГ высокие температуры почвы во время роста и созревания клубней вызывают израстание, вырождение клубней, ускоряя прохождение в них изменений, приводящих к их одряхлению, снижению урожайности, потере клубнями сортовых и семенных качеств (неправильная форма клубней, несвойственная сорту окраска и др.). Использование вырожденных клубней для посадки приводит к снижению урожая. Для борьбы с

вырождением картофеля в южных районах используют летнюю (июльскую) посадку его на семена, когда развитие клубней совпадает с уже более холодной погодой сентября.

## 7. ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Обычным явлением для многих регионов России и государств СНГ стали засухи. *Засуха* — это длительный бездождливый период, сопровождаемый снижением относительной влажности воздуха, влажности почвы и повышением температуры, когда не обеспечиваются нормальные потребности растений в воде. На территории России имеются регионы неустойчивого увлажнения с годовым количеством осадков 250—500 мм и засушливые, с количеством осадков менее 250 мм в год при испаряемости более 1000 мм.

Наибольший вред засуха причиняет в весеннее и летнее время, когда идет формирование генеративных органов растений. В отдельные годы урожайность культурных растений, пострадавших от засухи, снижается до минимальных величин (у зерновых до 0,3—0,4 т/га).

*Засухоустойчивость* — способность растений переносить длительные засушливые периоды, значительный водный дефицит, обезвоживание клеток, тканей и органов. При этом ущерб урожаю зависит от продолжительности засухи и ее напряженности. Различают засуху почвенную и атмосферную.

*Почвенная* засуха вызывается длительным отсутствием дождей в сочетании с высокой температурой воздуха и солнечной инсоляцией, повышенным испарением с поверхности почвы и транспирацией, сильными ветрами. Все это приводит к иссушению корнеобитаемого слоя почвы, снижению запаса доступной для растений воды при пониженной влажности воздуха. *Атмосферная* засуха характеризуется высокой температурой и низкой относительной влажностью воздуха (10—20 %). Жесткая атмосферная засуха вызывается перемещением масс сухого и горячего воздуха — суховея. К тяжелым последствиям приводит мгла, когда суховея сопровождается появлением в воздухе почвенных частиц (пыльные бури).

Атмосферная засуха, резко усиливая испарение воды с поверхности почвы и транспирацию, способствует нарушению согласованности скоростей поступления из почвы в надземные органы воды и потери ее растением, в результате растение завядает. Однако при хорошем развитии корневой системы атмосферная засуха не причиняет растениям большого вреда, если температура не превышает переносимый растениями предел. Продолжительная атмосферная засуха в отсутствие дождей приводит к почвенной засухе, которая более опасна для растений.

Обычно атмосферная и почвенная засухи сопровождают друг друга. В чистом виде атмосферная засуха нередко наступает весной, когда почва еще насыщена водой после

схода снега. Почвенная засуха часто наблюдается в середине или конце лета, когда зимние запасы влаги уже исчерпаны, а летних осадков оказалось недостаточно. Почвенная засуха всегда снижает урожай, а если она начинается очень рано, то может привести к полной потере урожая.

**Совместное действие недостатка влаги и высокой температуры на растение.** Засуха вызывает в первую очередь нарушения водного режима растений, которые затем отражаются и на остальных его физиологических функциях.

При атмосферной засухе в сочетании с высокой температурой и солнечной инсоляцией отмечаются значительная задержка роста стеблей и листьев растений, снижение урожая, а иногда растения в течение короткого времени погибают от «теплого удара». Внезапно наступающие суховеи вызывают высыхание и отмирание значительной части листьев травянистых растений, верхушек ветвей у кустарников и плодовых деревьев. Суховеями повреждаются цветочные органы и формирующиеся плоды и семена. Дело в том, что подвядающие листья активно отсасывают воду от цветочных бутонов, завязывающихся плодов или молодых растущих верхушек побегов.

**Особенности водообмена у ксерофитов и мезофитов.** Засухоустойчивость обусловлена генетически определенной приспособленностью растений к условиям места обитания, а также адаптацией к недостатку воды. Засухоустойчивость выражается в способности растений переносить значительное обезвоживание за счет развития высокого водного потенциала тканей при функциональной сохранности клеточных структур, а также за счет адаптивных морфологических особенностей стебля, листьев, генеративных органов, повышающих их выносливость, толерантность к действию длительной засухи.

По отношению к воде выделяют три экологические группы растений. *Ксерофиты* — растения засушливых местообитаний, способные в процессе онтогенеза хорошо приспосабливаться к атмосферной и почвенной засухе. *Гигрофиты* — растения водные и увлажненных местообитаний, неустойчивые к засухе. Даже незначительное снижение воды в почве вызывает быстрое завядание гигрофитов. Для гигрофитов характерны низкое осмотическое давление клеточного сока, большая листовая пластинка, длинный стебель, недостаточно развитая корневая система, большие размеры клеток с тонкостенными оболочками, большие устьица при незначительном количестве их на единицу поверхности листа, слабое развитие механических тканей. *Мезофиты* — растения, обитающие в среде со средним уровнем обеспеченности водой. К этой группе принадлежит большинство сельскохозяйственных растений умеренного климата.

Для мезофитов и ксерофитов в условиях дефицита воды характерны три основных способа защиты: предотвращение излишней потери воды клетками (избегание высыхания); перенесение высыхания; избегание периода засухи. Остановимся на фи-

зиологической характеристике разных типов ксерофитов. Единственным общим для всех ксерофитов признаком являются незначительные размеры испаряющей поверхности.

Первый тип ксерофитов — *суккуленты* — растения, запасующие влагу (ложные ксерофиты). К ним относятся кактусы, алоэ, очиток, молодило, молочай и др. Кактусы — растения пустынь, районов, где бездождливые периоды сменяются периодами дождей. Кактусы имеют мясистые сочные стебли с большим запасом воды. Осмотический потенциал у них невысок. Листья утратили свою ассимиляционную функцию и редуцированы в колючки. Развитая неглубокая корневая система располагается в верхних слоях почвы и в период дождей интенсивно поглощает воду, которую кактусы расходуют медленно, так как эпидермис этих растений покрыт толстым слоем кутикулы, а число устьиц очень мало. Концентрация сока в клетках низкая. Фотосинтез идет чрезвычайно медленно. У суккулентов, для которых характерен САМ-тип фотосинтеза, устьица открыты только в ночное время. В период засухи тонкие боковые корни кактусов отмирают и остается только центральный корень. Эти растения характеризуются очень медленным ростом.

У алоэ, агавы, молодило и некоторых других растений вместилищами запасов воды служат мясистые листья, покрытые мощным кутикулярным слоем с немногочисленными углубленными устьицами. В листьях содержится много воды, осмотический потенциал невысок. Корневая система развита слабо. Эти растения также отличаются очень экономным расходом воды, растут на песках, скалах и даже на каменных заборах и крышах, где тонкий слой почвы обычно пересыхает. Все суккуленты выносят перегрев и малоустойчивы к обезвоживанию. Во время засухи они выживают, так как содержат большое количество воды в тканях и медленно ее расходуют.

Второй тип ксерофитов — *тонколистные ксерофиты* — растения, имеющие развитые приспособления к добыванию воды. Тонколистные высокотранспирирующие ксерофиты имеют тонкие нежные листья с большим количеством устьиц и сетью жилок. Корневая система уходит в глубь почвы (у верблюжьей колючки до 15—20 м), хорошо разветвленная. Концентрация клеточного сока очень высокая, осмотический потенциал довольно большой, следовательно, клетки корня способны поглощать труднодоступную воду. Для этих ксерофитов характерна интенсивная транспирация, особенно на солнце, благодаря хорошо развитой проводящей системе.

Растения используют для сбора воды очень большие объемы почвы. В жаркие сухие дни они держат устьица открытыми, энергично осуществляют фотосинтез. Но в самый сухой период года растения сбрасывают часть листьев и веток. Листья некоторых тонколистных ксерофитов покрыты полосками, защищающими листья, пигментный

комплекс от перегрева. К этой группе ксерофитов относятся верблюжья колючка, саксаулы, степная люцерна и другие

Третий тип ксерофитов — *жестколистные ксерофиты* — растения, переносящие засуху в состоянии анабиоза. Они имеют жесткие листья (склерофиты), характеризующиеся сравнительно малым содержанием воды (степные злаки — ковыль, саксаул, типчак; некоторые зонтичные — перекати-поле и др.). Жестколистными ксерофитами отличаются значительной концентрацией клеточного сока и высоким осмотическим потенциалом, исключительно высокой вязкостью протоплазмы. Они имеют листья с большим количеством устьиц, которые у некоторых растений находятся в специальных углублениях и сверху закрываются смоляными пробками, иногда листья редуцированы; слабо развитую неглубокую корневую систему.

При достаточном количестве воды интенсивность транспирации у них высокая. В период засухи листья многих жестколистных ксерофитов свертываются и устьица оказываются внутри трубки. В таком состоянии эти растения способны переносить длительное обезвоживание (содержание воды может опускаться до 25 %), впадая в анабиоз. Однако при улучшении водоснабжения они быстро переходят к нормальной жизнедеятельности. Кроме этих трех типов настоящих ксерофитов в пустынях обитают ложные ксерофиты — *эфемеры* — растения, избегающие засухи благодаря короткому жизненному циклу (полтора-два месяца), приуроченному к периоду дождей. По всем остальным физиологическим свойствам эфемеры — типичные мезофиты. Рассмотренные типы, конечно, не охватывают все многообразие переходных форм.

Особенно важно знание признаков и свойств, определяющих устойчивость к засухе растений третьей экологической группы — *мезофитов*. Многие физиологические факторы, механизмы устойчивости растений к засухе, характерные для ксерофитов, в той или иной степени представлены у растений - мезофитов. К мезофитам относятся основные виды злаковых и бобовых трав, зерновые и зернобобовые культуры, корне- и клубнеплоды, масличные и прядильные культуры, возделываемые в России. Мезофиты произрастают в условиях достаточного увлажнения. Осмотическое давление клеточного сока у них 1 — 1,5 тыс. кПа.

Устойчивость к засухе выражается в том, что эти растения способны регулировать интенсивность транспирации за счет работы устьичного аппарата, сбрасывания листьев и даже завязей. Для более засухоустойчивых видов и сортов характерны развитая корневая система, достаточно высокое корневое давление, значительна водоудерживающая способность тканей, обусловленная накоплением в вакуолях осмотически активных веществ (углеводов, органических кислот, растворимых форм азота и ионов минеральных веществ).

**Влияние на растения недостатка влаги.** Недостаток воды в тканях растений возникает в результате превышения ее расхода на транспирацию перед поступлением из почвы. Это часто наблюдается в жаркую солнечную погоду к середине дня. При этом содержание воды в листьях снижается на 25—28 % по сравнению с утренним, растения утрачивают тургор и завядают. В результате снижается и водный потенциал листьев, что активизирует поступление воды из почвы в растение.

Различают два типа завядания: временное и глубокое. Причиной *временного завядания* растений обычно бывает атмосферная засуха, когда при наличии доступной воды в почве она не успевает поступать в растение и компенсировать ее расход. При временном завядании тургор листьев восстанавливается в вечерние и ночные часы. Временное завядание снижает продуктивность растений, так как при потере тургора устьица закрываются и фотосинтез резко замедляется. Наблюдается, как отмечал А. Г. Лорх, «простой» растений в накоплении урожая.

*Глубокое завядание* растений наступает, когда в почве практически нет доступной для корней воды. Происходит частичное, а при длительной засухе и общее иссушение и даже гибель растительного организма. Характерный признак устойчивого водного дефицита — сохранение его в тканях утром. Временное и даже глубокое завядание может рассматриваться как один из способов защиты растения от летального обезвоживания, позволяющих некоторое время сохранять воду, необходимую для поддержания жизнеспособности растения. Завядание может происходить при разной потере воды растениями: у тенелюбивых — при 3—5 %, у более стойких — при водном дефиците в 20 и даже 30 %.

Водный дефицит и завядание в разной мере влияют на физиологическую деятельность растения в зависимости от длительности обезвоживания и вида растения. Последствия водного дефицита при засухах многообразны. В клетках снижается содержание свободной воды, возрастает концентрация и снижается рН вакуолярного сока, что влияет на гидратированность белков цитоплазмы и активность ферментов. Изменяются степень дисперсности и адсорбирующая способность цитоплазмы, ее вязкость. Резко возрастают проницаемость мембран и выход ионов из клеток, в том числе из листьев и корней (окзоосмос); эти клетки теряют способность к поглощению питательных веществ.

При длительном завядании снижается активность ферментов, катализирующих процессы синтеза, и повышается активность ферментов, катализирующих гидролитические процессы, в частности распад (протеолиз) белков на аминокислоты и далее до аммиака, полисахаридов (крахмала на сахара и др.), а также других биополимеров. Многие образующиеся продукты, накапливаясь, отравляют организм растения. Нарушается

аппарат белкового синтеза. При возрастании водного дефицита, длительной засухе нарушается нуклеиновый обмен, приостанавливается синтез и усиливается распад ДНК. В листьях снижается синтез и усиливается распад всех видов РНК, полисомы распадаются на рибосомы и субъединицы. Прекращение митоза, усиление распада белков при прогрессирующем обезвоживании приводят к гибели растения.

Безусловно, происходящие изменения до определенного этапа в условиях обезвоживания играют и защитную роль, приводят к увеличению концентрации клеточного сока, снижению осмотического потенциала, а следовательно, повышают водоудерживающую способность растения. При недостатке влаги суммарный фотосинтез снижается, что является следствием в основном недостатка  $\text{CO}_2$  в листьях; нарушения синтеза и распада хлорофиллов и других пигментов фотосинтеза; разобщения транспорта электронов и фотофосфорилирования; нарушения нормального хода фотохимических реакций и реакций ферментативного восстановления  $\text{CO}_2$ ; нарушения структуры хлоропластов; задержки оттока ассимилятов из листьев. По данным В. А. Бриллиант (1925), уменьшение оводненности листа у сахарной свеклы на 3—4 % приводит к снижению фотосинтеза на 76 %.

При нарастающем обезвоживании у незасухоустойчивых растений в первый период завядания интенсивность дыхания возрастает возможно из-за большого количества простых продуктов (гексоз) гидролиза полисахаридов, в основном крахмала, а затем постепенно снижается. Однако выделяющаяся в процессе дыхания энергия не аккумулируется в АТФ, а рассеивается в виде теплоты (холостое дыхание). При действии на растения высокой температуры (45 °С) и суховея происходят глубокие структурные изменения митохондрий, повреждение или ингибирование ферментов фосфорилирующего механизма. Все это свидетельствует о нарушении энергетического обмена растений. В корнях и пасоке повышается содержание амидов. В результате тормозится рост растения, особенно листьев и стеблей, снижается урожай. У более засухоустойчивых растений все эти изменения менее выражены.

Из физиологических процессов наиболее чувствительным к недостатку влаги является процесс роста, темпы которого при нарастающем недостатке влаги снижаются значительно раньше фотосинтеза и дыхания. Ростовые процессы задерживаются даже после восстановления водоснабжения. При прогрессирующем обезвоживании наблюдается определенная последовательность в действии засухи на отдельные части растения.

Если рост побегов и листьев в начале засухи замедляется, то корней даже ускоряется и снижается лишь при длительном недостатке воды в почве. При этом молодые верхние по стеблю листья оттягивают воду от более старых нижних, а также от

плодоэлементов и корневой системы. Отмирают корни высоких порядков и корневые волоски, усиливаются процессы опробковения. Все это приводит к сокращению поглощения корнями воды из почвы. После длительного завядания растения оправляются медленно и функции их полностью не восстанавливаются. Затянувшееся завядание при засухе приводит к резкому снижению урожая сельскохозяйственных культур или даже к их гибели. При внезапном и сильном напряжении всех метеорологических факторов растение может быстро погибнуть в результате высыхания (захват) или высоких температур (запал). Засухоустойчивость различных органов растений неодинакова. Так, молодые растущие листья за счет притока ассимилятов дольше сохраняют способность к синтезу, относительно более устойчивы, чем листья, закончившие рост, или старые, которые при засухе подвывают в первую очередь.

В условиях затянувшейся засухи отток воды и веществ в молодые листья может происходить и из генеративных органов.

Засуха в ранние периоды развития приводит к гибели цветочных зачатков, их стерильности, а в более поздние — к образованию щуплого зерна. Этот процесс будет более вероятен при хорошо развитой к началу засухи листовой поверхности. Поэтому при сочетании влажной весны и начала лета с очень сухой второй половиной (или даже отдельных сильных суховеев) опасность снижения урожая наиболее вероятна.

Засухоустойчивость определяется способностью растительного организма как можно меньше изменять процессы обмена веществ в условиях недостаточного водоснабжения. У более засухоустойчивых растений при нарастающем обезвоживании дольше сохраняются синтетические процессы, не повреждаются или меньше повреждаются мембранные системы клеток, обеспечивающие их нормальный гомеостаз, сохраняются нормальные физико-химические свойства протоплазмы (вязкость, эластичность, проницаемость); больше выражен ксероморфизм.

В. Р. Заленский (1904) показал, что анатомическая структура листьев растений закономерно изменяется в зависимости от их ярусности. Верхние листья растут в условиях несколько затрудненного водоснабжения, что формирует их мелкоклеточность, они имеют больше устьиц на единицу поверхности, развитую сеть проводящих пучков. Чем выше расположен лист, тем более высокой транспирацией и большей интенсивностью фотосинтеза он обладает. Указанные закономерности получили название *закона Заленского*. Растения в более засушливых условиях отличаются меньшими размерами, формируют ксероморфную структуру листьев как одно из анатомических приспособлений к недостатку воды.

Ксероморфная структура — один из признаков при селекции засухоустойчивых сортов. У злаков и других растений важное значение имеет наличие как бы чехла из более

старых высохших и отмерших листьев, окружающих основание стебля и покрывающих находящиеся в центре этого чехла молодые точки роста (Н. А. Максимов, 1958). У засухоустойчивых растений относительно низкая величина транспирационного коэффициента.

Засухоустойчивые виды и сорта растений способны без особого вреда терять часть своей воды и даже в периоды наибольшей сухости не закрывать устьица и продолжать фотосинтез. Поэтому у ряда культур, в том числе у пшеницы, одним из важных признаков засухоустойчивости является суточный ход устьичных движений. Н. А. Максимов отмечал, что устойчивые южнорусские пшеницы в условиях засушливого климата Ростовской области держат свои устьица открытыми в течение всего дня, тогда как менее устойчивые канадские пшеницы закрывают их рано утром, а потому рано прекращают фотосинтез и дают пониженный урожай. Различия в засухоустойчивости между отдельными сортами и культурами определяются также развитием корневой системы, наличием запасов воды в стеблях или корнях, размерами и характером листовой поверхности и др.

Помимо анатомо-морфологических засухоустойчивые виды и сорта имеют биохимические механизмы защиты, способствующие в условиях засухи поддерживать достаточно высокий уровень физиологических процессов растений. Эти механизмы предотвращают обезвоживание клетки за счет накопления низкомолекулярных гидрофильных белков, связывающих значительное количество воды, взаимодействия их с пролином, концентрация которого значительно возрастает, увеличения моносахаров, обеспечивающих детоксикацию продуктов распада (так, образующийся аммиак обезвреживается с участием возрастающих при засухе органических кислот); способствуют восстановлению нарушенных структур цитоплазмы при условии сохранения от повреждения генетического аппарата клеток. Защита молекул ДНК от вредного действия обезвоживания обеспечивается частичным переводом их в пассивное состояние с помощью ядерных белков или, возможно, специальных стрессовых белков.

Засуха приводит к адаптивным изменениям гормональной системы регуляции растений. Содержание гормонов — активаторов роста и стимуляторов роста фенольной природы уменьшается, а абсцизовой кислоты и этилена возрастает. Все это обеспечивает остановку ростовых процессов, а следовательно, выживание растений в жестких условиях засухи. В первый период засухи стремительно возрастает содержание АБК в листьях, обеспечивающей закрытие устьиц, уменьшение потери воды через транспирацию.

При развитии засухи АБК, активируя синтез пролина, способствует запасанию гидратной воды в клетке, тормозит синтез РНК и белков, накапливаясь в корнях,

задерживает синтез цитокинина, способствует переводу обмена веществ клеток в режим покоя. В условиях водного дефицита отмечаются увеличение

биосинтеза и выделения этилена, у многих растений накапливаются ингибиторы роста фенольной природы (хлорогеновая кислота, флавоноиды, фенолкарбоновые кислоты). Снижение содержания ИУК происходит вслед за остановкой роста. Так, в листьях подсолнечника, в верхушках стеблей и колосках пшеницы и других растений рост начинает подавляться при влажности почвы 60 % НВ, а количество ауксинов заметно снижается только при снижении влажности почвы до 30 % НВ.

Опрыскивание растений в условиях засухи ауксином, цитокинином или гиббереллином усиливает отрицательное действие водного дефицита на растение. Обработка цитокинином в период репарации после засухи восстанавливает функции растений.

## **8. СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ**

За последние 50 лет уровень Мирового океана поднялся на 10 см. Эта тенденция, по предсказаниям ученых, будет продолжаться и дальше. Следствием этого является возрастающий дефицит пресной воды, а доля засоленных вод увеличивается. Таким образом, к обширным территориям в той или иной степени засоления будут прибавляться новые.

Однако кроме почв первичного засоления, развивающихся естественным путем в силу природных явлений, увеличивается и доля почв вторичного засоления, развивающихся не без помощи человека, чаще всего при нерациональном орошении. Масштабы вторичного засоления значительны — несколько десятков тысяч гектаров в год. Есть серьезные опасения, что со временем вторичное засоление может стать важным фактором, ограничивающим сельскохозяйственное производство.

Борьба с засолением почв приобрела народнохозяйственное значение, поэтому в последнее время вопросам солеустойчивости растений уделяется огромное внимание.

Проблема солеустойчивости растений решается на многих направлениях: физиологическом, биохимическом, экологическом, генетическом и селекционном.

Физиология растений, по определению К. А. Тимирязева, представляет собой одну из теоретических основ рационального земледелия и призвана сыграть важную роль в изучении солеустойчивости культурных растений. Изучение действия избытка солей на рост и развитие растений в России впервые было проведено А. Ф. Баталиным в 1875—1885 гг. Ему же принадлежит приоритет доказательства приспособления растений к засоленному субстрату в процессе онтогенеза. В дальнейшем фундаментальные исследования в области солеустойчивости были проведены Б. А. Келлером, Н. М. Тулайковым, А. А. Рихтером, П. А. Генкелем, Б. П. Строгановым, Г. В. Удовенко, а также рядом зарубежных

ученых: L. Bernstein, H. Grechway, A. Mayber, A. Lauchli, E. Epstein и др. Ими был **установлен** ряд принципиальных положений в области эколого-физиологического исследования солеустойчивости и сформулированы основные выводы о процессе приспособления растений к засолению.

В последние годы широко распространилась точка зрения, согласно которой устойчивость организма к засолению формируется как приспособительная реакция в процессе онтогенеза, обусловленная всей предыдущей эволюционной историей организма. У растений выработались различные приспособительные структуры, определяющие возможность произрастания их в засоленной среде. Это группа галофитных растений, отличающихся друг от друга по своим анатомическим и физиологическим свойствам.

Среди галофитов можно выделить три основные группы.

**Эугалофиты.** Это «соленакпливающие» растения с мясистыми стеблями и листьями. Клетки данных растений отличаются очень высоким осмотическим потенциалом, они легко поглощают различные соли из почвы, накапливая их в вакуолях. Таким образом, осмотический потенциал этих растений всегда больше, чем осмотический потенциал почвенного раствора.

**Криногалофиты.** Это «солевыделяющие» растения. К ним относятся кермек, тамариск и др. Протоплазма этих растений имеет высокую проницаемость для солей, она как бы фильтрует соли, пропуская их через себя. Содержание солей в самих клетках при этом постоянное. Растения данной группы имеют специальные секретизирующие клетки на листьях, в которых и накапливаются соли. Когда эти клетки полностью заполняются солями, они лопаются и соль остается на поверхности листа. На месте погибших клеток вырастают новые.

**Гликогалофиты.** Это «соленепроницаемые» растения. К ним относятся хорошо известные полынь и лебеда. Цитоплазма клеток у этих растений плохо проницаема для солей. Высокое осмотическое давление клеточного сока обусловлено не высокой концентрацией солей, как у первых двух групп, а наличием большого количества органических соединений, особенно углеводов, которые предотвращают избыточное поглощение и накопление солей этими растениями.

Перечисленные группы растений хорошо растут и развиваются на почвах с высоким содержанием солей. Но есть группы растений (*олигогалофиты*), которые растут при малом содержании солей в среде. *Мезогалофиты* довольствуются средним содержанием солей.

Основная группа сельскохозяйственных растений относится к гликофитам. Согласно определению П. А. Генкеля, *гликофиты* — растения пресных местообитаний,

обладающие сравнительно ограниченной приспособленностью к засолению в процессе индивидуального развития.

Приспособление гликофитов осуществляется многими путями, но наиболее важными из них являются осморегуляция органов и целостного организма и регуляция потоков засоляющих ионов, их накопление, распределение и выведение.

К условиям сильного засоления могут адаптироваться только растения с интенсивным метаболизмом органических кислот, сахарозы, которая часто выполняет функцию протектора многих процессов в растениях, и аминокислот, таких как аспарагиновая и глутаминовая, способных связывать аммиак с образованием амидов.

Проблема солеустойчивости у гликофитов долгое время решалась согласно теории А. Шимлера (1898), по которой вредное действие солей проявляется главным образом через высокое осмотическое давление почвенного раствора, что и обуславливает «физиологическую» сухость засоленных почв. Однако последующие исследования П. А. Генкеля (1950), Б. П. Строгонова (1958) и др. показали, что нарушение жизнедеятельности растений при их росте на засоленных почвах обусловлено не столько осмотическим, сколько токсическим действием солей.

Засоление обычно связано с накоплением в почве натриевых солей и степень повреждения растений зависит от того, какие анионы находятся в среде. Наиболее токсичными являются анионы  $\text{HCO}_3$ , меньшей токсичностью обладают анионы хлора и сульфатов. Б. П. Строганов и Г. В. Удовенко (1973) считают, что особо токсичное действие оказывают на многие физиолого-био-химические процессы ионы натрия и хлора. Токсичность сульфатов и нитратов несколько ниже: сильное сульфатное засоление оказывает такое же действие, как слабое хлоридное. В условиях сульфатного засоления растения подвергаются преимущественно осмотическому действию солей, а в условиях хлоридного — и токсическому.

Основные культурные растения слабо или совсем неустойчивы к засолению — высокие концентрации ионов натрия и хлора изменяют их осмотические свойства, приводят к разрушению цитоплазматических мембран, снижают активность ферментных систем, связанных с мембранами, а это, в свою очередь, снижает фото- и окислительное фосфорилирование, следовательно, энергетический процесс нарушается. Засоленность ведет к нарушению белкового обмена, вызывая интенсивное накопление свободных аминокислот, и способствует образованию токсичных продуктов, таких, как кадаверин, путресцин (аналоги трупного яда) и аммиак, образующийся при дезаминировании аминокислот.

Большое влияние оказывает засоление на поглощение корнями растений других помимо засоляющих ионов. У разных видов растений, как правило, наблюдается

торможение поглощения многих элементов минерального питания. При этом отмечается, что при засолении не только тормозится поглощение нитратов, фосфора, кальция, калия и других необходимых элементов, но в еще большей степени — их транспорт в надземные органы и метаболическое использование.

Наряду с ограничением поглощения, передвижения и метаболизма элементов минерального питания наблюдается и изменение в распределении и локализации их по органам.

Сильному изменению в тканях органов растений при хлоридном засолении подвергается отношение  $K:Na$ , которому придается большое значение для солевого обмена. Поддержание оптимального отношения между калием и натрием в тканях растений, вероятно, является проявлением механизма солеустойчивости.

При хлоридном засолении отмечается повышение содержания магния у таких растений, как пшеница, кукуруза, просо, ячмень, томат.

Одной из ответных реакций растений на засоление среды является изменение осмотического потенциала клеток. Большинство исследователей считает, что повышение осмотического потенциала клеточного сока растения — адаптивный ответ на засоление, защитно-приспособительная реакция на неблагоприятные условия. Благодаря повышенному осмотическому потенциалу растения могут создавать градиент сосущей силы и таким образом противостоять внешнему высокому осмотическому давлению солевого раствора. Однако повышение концентрации клеточного сока свыше определенного предела задерживает рост растений, а это в конечном итоге приводит к снижению продуктивности растений. В то же самое время снижение ростовых процессов у засоленных растений осуществляет и некоторую адаптивную функцию, так как снятие засоленности может впоследствии несколько восстановить рост, правда, уже на более низком уровне.

Таким образом, рост растений при засолении лимитируется в основном тремя факторами: нарушением водного баланса, затрудняющего водоснабжение целостного растения и, следовательно, работу механизмов саморегуляции; нарушением ионного равновесия во внешней среде, что приводит к изменению в поглощении и транспорте ионов в растении; специфическим ионным стрессом или солевой токсичностью, обусловленными высоким содержанием ионов в растениях. Эти факторы действуют одновременно, и среди них трудно выделить определяющий.

Исследования характера изменения солеустойчивости растений в онтогенезе показали, что чувствительность растений к засолению в различные периоды вегетации меняется. Для многих культур периодом максимальной чувствительности к засолению среды являются фазы всходов, проростков, начала цветения. С возрастом одни культуры

становятся более устойчивыми (ячмень), другие — менее (кукуруза). Вредное действие оказывает засоленность во время налива зерна на большинство злаковых культур, при этом зерно получается щуплым, что приводит к потере урожая.

К солеустойчивым растениям можно отнести ячмень, горчицу, хлопчатник, клевер, капусту, сахарную свёклу, шпинат, из древесных — облепиху; к среднеустойчивым — овес, просо, кукурузу, подсолнечник, рожь, люцерну, картофель, лук, морковь, томат, виноград; к слабоустойчивым — пшеницу, сорго, гречиху, лен, редьку, фасоль, огурец, яблоню, вишню, персик, лимон.

Ответная реакция растений на засоленность среды выражается в проявлении некроза краев листьев, а в дальнейшем в подсыхании и сбрасывании листьев сначала нижних, а затем и средних ярусов, а также завязей.

Повышение солеустойчивости растений — фактор получения стабильных урожаев сельскохозяйственных культур. Вместе с тем физиологически обоснованных приемов повышения устойчивости культурных растений к соли мало. В настоящее время можно применять метод солевой закалки, разработанный П. А. Генкелем. Автор предлагает проводить предпосевную обработку семян некоторых культур растворами солей —  $\text{NaCl}$ ,  $\text{MgSO}_4$  и  $\text{NaCO}_3$  соответственно для повышения устойчивости к действию хлоридного, сульфатного и содового засоления. Можно выделить и такие методы, как обработка растений физиологически активными веществами (ретардантами, антитранспирантами, ауксинами, гиббереллинами и др.); изменение условий минерального питания; отбор солеустойчивых растений, проводимый методами селекции, включая мутагенез и генную инженерию. Одним из существенных достижений в этой области является работа Е. Эпштейна, на основании результатов которой был выведен солеустойчивый сорт ячменя. Важны селекционные и физиологические исследования на основе методов клеточных и тканевых культур.

Методы по увеличению устойчивости к засолению путем модификации состава питательной среды наиболее многочисленны и перспективны. Повышение уровня минерального питания в среде снижает торможение поглощения необходимых элементов и заметно уменьшает накопление засоляющих ионов. Однако не все культуры становились более устойчивыми. Например, в условиях умеренного засоления повышенные дозы нитратов оказывали положительное влияние на рост и урожай томата, но снижали устойчивость кукурузы, хлопчатника и пшеницы. То же относится и к таким элементам, как кальций и натрий. Изменение соотношения натрия к кальцию в субстрате зависит от видовых и сортовых особенностей растений.

Следовательно, одним из наиболее реальных способов снижения токсического действия высоких концентраций минеральных солей на растения является подбор

наилучших соотношений между ионами Ca, Na, K, нитратов и др. (Б. П. Строганов, 1973; А. Е. Петров-Спиридонов, 1976).

Солеустойчивость растений можно определить прямыми и косвенными методами. Прямые — выращивание растений в засоленной среде с учетом энергии прорастания семян по проценту всхожести и т. д. Косвенные (лабораторные) — определение скорости открывания устьиц и степени выцветания хлорофилла в солевом растворе, по содержанию альбуминов в зеленых листьях и др.

При борьбе с засоленностью следует применять такие агротехнические приемы, как гипсование почв, химическая мелиорация.

## **9. ГАЗОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ**

Интенсивное развитие промышленности, сельскохозяйственного производства и активная деятельность человека привели к значительным изменениям окружающей среды. Ежегодно увеличивается выброс газообразных загрязнителей атмосферы, в почве и воде накапливаются различные химические соединения. Все это вызывает озабоченность состоянием окружающей среды. Многие редкие виды растений и животных гибнут и бесследно исчезают, изменяется и разрушается естественная экологическая среда, резко снижается урожай сельскохозяйственных культур, ухудшается его качество.

Детальный анализ топлива, используемого на современных электростанциях, в промышленности, на транспорте и для отопления жилых помещений, показал, что при сжигании нефти, каменного угля и разного мусора в атмосферу в больших количествах выделяются различные углеводороды, оксиды серы,  $\text{CO}_2$  и другие газообразные вещества, а также твердые компоненты отходов — пыль и сажа. Дымы и газы не только отравляют окружающую среду, но и в значительной степени меняют климатическую обстановку. Около промышленных предприятий, как правило, влажность воздуха и освещенность ниже нормы, а температура — выше, чем в незадымленных местах.

Проводится работа по защите окружающей среды, которая включает четкое планирование соотношения индустриальных и экологических факторов, а также разработку стандартов на предельно допустимые концентрации выбросов. Однако до сих пор имеют место и даже увеличиваются выбросы, которые приводят ко все возрастающим повреждениям растений, животных, а также человека. Из загрязнителей атмосферы наиболее широко распространенными являются диоксид серы, фторид и хлорид водорода. Воздействие этих токсикантов причиняет колоссальный ущерб сельскому хозяйству и экосистеме в целом.

Для разработки профилактических мероприятий по охране растений на основе контроля загрязнения воздуха необходимо четко представлять, каково влияние этих

токсикантов на растительность, какие функциональные изменения они могут вызвать, а также каковы пути их поступления в растительный организм.

Диоксид серы, оксиды азота, галогеноводороды и другие вредные газообразные соединения проникают в растения из воздуха в результате газообмена, а также с дождем и при осаждении тумана или пыли на поверхности побегов. Основная же масса токсичных газов поступает в лист через устьица. Попадая в межклетники, они контактируют с губчатой паренхимой мезофилла, затем диффундируют через плазмалемму в протопласт клетки, где вызывают различные биохимические, структурные и функциональные изменения. Скорость поступления газов обусловлена проводимостью устьиц. Виды растений, имеющие низкую устьичную проводимость, обладают большей устойчивостью к этому фактору.

В клетках поврежденных растений отмечается снижение pH клеточного сока, заметно активизируются такие ферменты, как пероксидаза, нарушается углеводно-азотный обмен, подавляется движение цитоплазмы и растяжение клеток, происходит распад хлорофилла, нарушаются проницаемость и регуляторная деятельность замыкающих клеток устьиц.

При изучении действия вредных газов на растения следует различать такие понятия, как газоустойчивость и газочувствительность. Газочувствительность - это скорость и степень проявления патологических изменений при действии газов. Это явление часто используют для диагностики загрязнения среды. А способность растений поддерживать свою жизнедеятельность в условиях загрязнения атмосферы без снижения функций, а также роста и развития называют газоустойчивостью.

Основы газоустойчивости были разработаны Н. А. Красинским в виде теории фотоокисления. Согласно этой теории диоксид азота и другие токсичные газы нарушают фотосинтетическую активность растений. При этом на свету начинаются процессы фотоокисления белков, аминокислот и других веществ, что приводит к их разрушению, а в дальнейшем клетки отмирают.

Изменение фотосинтетической активности листьев служит быстрым и чувствительным показателем их повреждения веществами, загрязняющими внешнюю среду, так как первой мишенью их действия, видимо, являются фотосинтетические реакции. При этом фотосинтез может ингибироваться задолго до появления видимого повреждения тканей растений.

Сернистый газ ( $SO_2$ ), например, выделяющийся при сжигании ископаемого топлива, весьма токсичен для растений, так как легко растворяется в воде. Чувствительность листьев к действию  $SO_2$  зависит от особенностей самого процесса фотосинтеза. Так,  $C_3$ -виды менее устойчивы к  $SO_2$ , чем  $C_4$ -ВИДЫ, что объясняется

большой чувствительностью к этому загрязнителю фермента рибулозобисфосфаткарбоксилазы (РБФ) в сравнении с фосфоенолпируваткарбоксилазой (ФЕП). Реакция отдельных звеньев транспорта электронов на  $\text{SO}_2$  неодинакова. У хлоропластов шпината, выделенных из листьев, находившихся в атмосфере с 1—2 минимальными дозами  $\text{SO}_2$ , был подавлен поток электронов, генерируемый ФСН, тогда как фотофосфорилирование и активность ФС1 оставались в норме. В аналогичных условиях в хлоропластах листьев бобов обнаружено набухание тилакоидов, причем при слабой освещенности ингибирование фотосинтеза не зависело от концентрации  $\text{SO}_2$  (в низком диапазоне). Но при этом существенно возросло темновое дыхание.

Диоксид азота ( $\text{NO}_2$ ) выделяется вместе с  $\text{SO}_2$  при сжигании топлива, усиливая ингибирующее действие последнего на фотосинтез листьев. При совместном действии газов устьица листьев бобовых быстро закрываются, снижая их проводимость.  $\text{NO}_2$  в одинаковой мере влияет на фотосинтез и на фотодыхание.

Концентрация  $\text{CO}_2$  в воздухе повышается одновременно с загрязнением ее  $\text{NO}_2$  и  $\text{SO}_2$ . Обогащение воздуха диоксидом углерода на фоне загрязнения может частично противодействовать ингибирующему влиянию как  $\text{NO}_2$ , так и совместному действию  $\text{NO}_2$  и  $\text{SO}_2$ . Таким образом, при повышении концентрации  $\text{CO}_2$  либо уменьшается степень открывания устьиц, что ограничивает поглощение загрязнителей, либо стимулируется фотосинтез и соответственно повышается устойчивость ткани к загрязнителям. Однако следует иметь в виду, что того количества  $\text{NO}_2$  и  $\text{NO}$ , которое образуется при сжигании углеводов в печах, используемых для обогащения  $\text{O}_2$  теплиц, достаточно, чтобы существенно снизить фотосинтез томата. Монооксид азота, который может накапливаться при низкой освещенности вследствие торможения фотохимического превращения в  $\text{O}_2$ , весьма токсичен для растений.

Первым проявлением действия озона, загрязнителя фотохимического происхождения, на хлоропласты бобовых является снижение активности системы расщепления воды, что лимитирует перенос электронов в ФСН, а затем транспорт электронов между фотосистемами. В листьях риса наблюдается также снижение активности РБФ-карбоксилазы: оксигеназы по прошествии 12—24 ч после 2—3-часовой экспозиции в присутствии озона.

Нарушение фотосинтетической активности при действии различных газообразных загрязнителей в дальнейшем приводит к нарушению роста и развития растений, снижению в 1,5—2,0 раза интенсивности транспирации, к значительным потерям урожая и ухудшению качества сельскохозяйственной продукции. У озимых культур резко ослабляется морозоустойчивость.

Разнообразна устойчивость отдельных органов и тканей растения. В большей степени от токсикантов страдают нежные живые клетки флоэмы, чем клетки ксилемы. Газы неблагоприятно действуют на развитие корневой системы. Отмечается значительное уменьшение общей массы корней, а физиологически активных корней становится в 2—4 раза меньше, скорее всего из-за нарушения взаимодействия с надземной частью растений.

Газоустойчивость определяется различными физиологическими и биологическими особенностями организма, на основании которых Ю. З. Кулагин (1973) выделил несколько форм устойчивости у древесных растений, которые вполне можно наблюдать и у травянистых—

*Анатомическая*, связанная с особенностями строения растения, препятствующими проникновению газов.

*Физиологическая*, основанная на особенностях взаимодействия внутренних тканей с окружающей средой.

*Биохимическая*, исключающая повреждение ферментативных систем и обмена веществ.

*Габитуальная*, уменьшающая возможность контакта листьев и цветков с токсичными газами.

*Феноритмическая*, выделяемая по признаку несовпадения во времени действия газа и критических периодов вегетации.

*Анабиотическая*, связанная с состоянием покоя растений зимой или в летнюю засуху.

*Регенерационная*, обусловленная способностью побегов к повторному облиствению, развитию новых побегов.

*Популяционная*, зависящая от возрастного полиморфизма популяции.

*Фитоценотическая*, приобретающая значение в связи с вертикальной и горизонтальной неоднородностью фитоценоза, препятствует проникновению газов.

Газоустойчивость у различных растений неодинакова. Она связана с их систематическим положением: разные семейства, а также виды и даже сорта растений неодинаково устойчивы и чувствительны к газам. Так, при действии диоксида серы особенно сильно повреждается клевер; некоторые сорта тюльпанов и гладиолусов очень чувствительны к фториду и хлориду водорода и их можно использовать в качестве биоиндикаторов на загрязнение среды этими газами. Чрезвычайно чувствительны к  $\text{SO}_2$ , а также к  $\text{HF}$  и  $\text{HCl}$  мхи, лишайники и некоторые фитопатогенные грибы. Даже 0,01 % той концентрации  $\text{SO}_2$ , которая вредна для высших растений, вызывает у лишайников нарушение дыхания, разрушение хлорофилла и угнетение роста. Если лишайники вместе с кусочком коры, на котором они выросли, поместить в загазованную среду, то по степени

их повреждения можно судить о степени загрязнения воздуха в данном месте. Следовательно, газочувствительность некоторых организмов можно использовать для диагностики состояния окружающей среды.

Наряду с высокочувствительными растениями в качестве биоиндикаторов можно использовать и газоустойчивые растения из числа тех, которые способны накапливать вредные вещества в значительных количествах (аккумуляторные индикаторы). Обнаружить действие диоксида серы, фторида и хлорида водорода на растения по аккумуляторным индикаторам можно с помощью химического анализа на содержание этих элементов в органах индикаторных растений.

Реакция одних и тех же растений на различные газы неодинакова. Например, кукуруза очень чувствительна к острому воздействию HF и крайне устойчива к острому воздействию SO<sub>2</sub>; фасоль, томат, шпинат чувствительны к воздействию азотсодержащих газов и относительно устойчивы к острому воздействию HF; капуста, тыква, лук устойчивы к азотсодержащим газам и неустойчивы к HF и SO<sub>2</sub>.

Общими фенотипическими признаками повреждения растений являются некрозы и хлороз листьев, дальнейшее их отмирание и преждевременный листопад. Однако по этим признакам трудно определить, каким именно токсикантом повреждено растение, так как в целом картина изменений довольно неспецифична. Действие токсичного вещества зависит от дозы, которая равна произведению концентрации токсиканта на длительность его воздействия. Доза того или иного газа в окружающей среде определяется стандартами по контролю за загрязнением воздуха, которые учитывают и концентрацию вредного газа, и время его действия на растения. В разных странах и зонах эти стандарты различны.

На токсичность газов большое влияние оказывают факторы внешней среды, особенно влажность воздуха. Например, при высокой концентрации SO<sub>2</sub> в воздухе увеличение влажности среды приводит к образованию сернистой, а затем и серной кислот, в результате чего токсичность SO<sub>2</sub> значительно усиливается. Безветрие также может усилить отрицательное действие газов из-за высокой их концентрации в среде.

Для снижения токсического действия газообразных загрязнителей можно рекомендовать посадки устойчивых к газам пород деревьев. Чаще всего используют такие устойчивые породы, как тополь, липа мелколистная, клен ясенелистный, бузина, жимолость. Для зоны среднего поражения кроме перечисленных пород можно использовать березу пушистую, различные виды клена, рябину, черемуху, акацию. Для зоны слабого поражения — еще и дуб, лиственницу, сосну.

## 10. ДЕЙСТВИЕ РАДИАЦИИ НА РАСТЕНИЯ

Развитие ядерной энергетики сопровождается увеличением количества радиоактивных отходов, с которыми нужно непрерывно бороться, как и с другими опасными загрязнителями.

Излучение с очень высокой энергией, способное отнимать электроны от атомов и присоединять их к другим атомам с образованием пар положительных и отрицательных ионов, называют ионизирующим излучением. Источником ионизирующего излучения служат радиоактивные вещества. Те изотопы элементов, которые испускают ионизирующее излучение, называют *радиоактивными изотопами*.

Радиоактивные вещества способны испускать альфа-, бета- и гамма-лучи. Радиоактивные вещества, испускающие гамма-лучи, относят к «внешним излучателям», так как это проникающее излучение, которое может оказывать действие, когда его источник находится вне организма. К гамма-лучам близко и рентгеновское излучение.

Альфа- и бета-излучения состоят из потока атомных и субатомных частиц, которые передают свою энергетику всему, с чем сталкиваются. Биологи нередко называют эти частицы «внутренними излучателями», так как они обладают большим эффектом, оказавшись внутри или вблизи живой ткани.

Каждый радиоактивный изотоп характеризуется определенной атомной массой и распадается с определенной скоростью. Эту скорость называют периодом полураспада. Период полураспада — величина постоянная для данного изотопа, она не зависит от факторов внешней среды. Крайне «короткоживущие» радионуклиды не оказывают никакого влияния на живые системы в отличие от «долгоживущих» радионуклидов.

Проникающая сила излучения зависит от его энергии. Чем выше энергия, тем больше потенциальный ущерб для биологического материала. С точки зрения отрицательного действия на живые системы наиболее опасными считаются изотопы таких элементов, как  $^{60}\text{Co}$ ,  $^{131}\text{I}$ ,  $^{90}\text{Sr}$ ,  $^{210}\text{Pb}$ ,  $^{238}\text{U}$  и др., периоды полураспада которых довольно длительные — от 8 дней у йода до 28 лет у стронция.

Ионизирующее излучение, испускаемое природными веществами, содержащимися в воде, почве, образуют так называемое фоновое излучение, к которому адаптированы живые организмы. В разных частях биосферы естественный фон различается в 3—4 раза. Но развитие ядерной энергетики во всем мире, различные испытания ядерного оружия, катастрофы, связанные с излучением, привели и продолжают приводить к искусственной радиоактивности, которая добавляется к фону и приводит к непредсказуемым по силе воздействия на все живое на Земле последствиям.

Разные виды организмов сильно различаются по своей чувствительности к дозам облучения. Размеры повреждающего действия облучения на растения зависят от дозы и характера облучения. Наибольший вред причиняет внутреннее облучение растений, когда радиоактивные альфа- и бета-частицы поступают в него через корни и листья. При этом радиоактивные вещества действуют на отдельные молекулы, макромолекулы, субклеточные структуры, клетки, ткани, органы и целый растительный организм, вызывая нарушения физиологических и биохимических процессов.

В зависимости от дозы облучения процессы, обуславливающие синтез важных составных частей клеток, замедляются или прекращаются.

Один из ведущих радиобиологов А. М. Кузин (1956) считает, что в лучевом поражении клеток большую роль играют образующиеся при радиационном воздействии токсичные продукты окисления биосубстратов и ненасыщенных жирных кислот (радиотоксины). Образующиеся при облучении водорастворимые, а также липоидные радиотоксины взаимодействуют с генетическими структурами и мембранами и, таким образом, играют важную роль в развитии лучевого поражения клетки.

Радиотоксины способны активно реагировать с ДНК и действовать на внутренние мембраны' клеток, вызывая мутагенные эффекты. При воздействии на мембраны митохондрий возникают нарушения в окислительно-восстановительных процессах, сопряженных с реакциями окислительного фосфорилирования. Предполагается, что липоидные радиотоксины действуют в основном на мембраны, а хиноидные радиотоксины реагируют с ДНК ядра, вызывая нарушение в ней информации.

У высших растений чувствительность к ионизирующему облучению прямо пропорциональна размеру ядра, а точнее, объему хромосом или содержанию ДНК. Растения с большим объемом хромосом гибнут при дозе в 5—10 раз ниже, чем растения с мелкими хромосомами или малым их количеством. Установлено, что растения с малым числом хромосом и крупными ядрами более чувствительны к облучению, чем полиплоиды и растения с большим числом хромосом и мелкими ядрами. Такая зависимость свидетельствует о том, что при увеличении хромосомной «мишени» вероятность прямого попадания атомных «выстрелов» повышается.

Первичное действие излучения на генетический материал приводит к разрыву хромосом, в результате чего образуются фрагменты, а затем и рекомбинации, вызывающие появление хромосомных перестроек. Более сильное воздействие радиации приводит к прекращению митозов и сильному повреждению ядер.

Радиочувствительность растительного организма изменяется в широком интервале доз облучения и зависит от его биологических особенностей, возраста, физиологического состояния, интенсивности обмена веществ. Чувствительность клеток при облучении

зависит от температуры, парциального давления кислорода, цикла деления, метаболического состояния, оводненности и интенсивности митозов.

В пределах одного вида растений радиочувствительность может зависеть от изменения объема ядер в течение цикла развития растительного организма.

На реакцию растений сильно влияет характер облучения. Повреждения растений при остром облучении обычно наступают при меньших дозах, чем при хроническом облучении. При хроническом облучении важное значение имеет общая доза, накопленная за митотический цикл, на продолжительность которого, в свою очередь, влияет температура окружающей среды. При более высокой температуре клетки делятся быстрее, а при пониженной — медленнее. В зависимости от температуры изменяются длительность митотического цикла и общая доза хронического облучения.

Действие излучения на растения зависит также от фазы развития растения. У зерновых, например, в результате облучения во время кущения сильно поражаются генеративные органы. Образовавшиеся колосья в значительной степени оказываются стерильными, а зерно — щуплым. При повреждении репродуктивных органов и высокой стерильности колосьев отмечается сильное кущение и у большинства таких растений стебли не образуются, угнетается рост корневой системы. При облучении растений в течение всего вегетационного периода генеративные органы вообще не образуются. Такие же изменения обнаружены и у двудольных растений (горох, фасоль, бобы и др.).

С возрастом у растений повышается устойчивость к радиационному повреждению. При облучении растений пшеницы в период всходов урожай снижается на 53 %, кущения — на 23 %, а во время созревания снижения не обнаруживается. При облучении картофеля перед бутонизацией клубни не образуются, а при облучении в период цветения урожай снижается на 32 %.

Семена наиболее устойчивы, чем целые растения. Наблюдается довольно тесная связь между радиочувствительностью сухих семян при остром облучении, объемом ядер клеток и числом хромосом при условии одинакового содержания в них воды.

При облучении семян различных культур оказалось, что наиболее чувствительны к облучению семена крестоцветных, а более устойчивы семена овса, люпина, клевера, льна.

Ионизирующее излучение радиоактивных изотопов может не оказать повреждающего действия на урожай материнского растения. Однако отрицательное влияние накопленных радионуклидов в семенах может проявиться на последующих поколениях.

Обобщая изложенное, можно сказать, что ионизирующая радиация прежде всего действует на генетический аппарат клеток растений. При этом у растений наблюдаются сильнейшие мутации, отмечаются интенсивный рост биомассы, несоразмерное

увеличение плодов и другие явления. Но особенно опасно, когда радионуклиды накапливаются в плодах и семенах растений. Помимо этого облучение приводит к сильнейшему загрязнению почвы, которую нельзя использовать под сельскохозяйственные культуры довольно длительное время.

Поддержание стабильности генетического аппарата в клетках растений — главное условие для выживания и адаптации их к радиационному облучению.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Жизнь растения находится в непрерывном взаимодействии со средой, и которой оно живет. Взаимодействие это постоянно изменяется, так как в разные фазы своего развития, в различных возрастных состояниях, растения нуждаются в разных условиях жизни. Кроме того, сами растения могут очень существенно влиять на среду своего обитания и сильно ее изменять в различных направлениях.

У каждого вида есть свои особые требования к условиям обитания, выработавшиеся в процессе его исторического развития, в филогенезе данного вида, требования, которые вместе с рядом приспособлений закрепляются в его наследственности путем естественного отбора.

Многие растения обладают довольно широкой амплитудой реакций и приспособлений и могут жить и развиваться в отличных друг от друга условиях среды. Постоянно повторяющиеся изменения обычных условий, новые условия жизни накладывают свой отпечаток на протекание биологических процессов в растительном организме и могут вызвать и закрепить у него новые реакции, свойственные этой, отличной от обычной, обстановке жизни. Появляются новые формы данного вида, экотипы. Например, многие мезофиты могут обладать ксероморфными признаками, которые выработались у них в далеком прошлом, в других экологических условиях, резко отличных от настоящих.

Если в природе процесс изменения физиологических и морфологических особенностей у растений в новых экологических условиях существования протекает очень медленно, то в условиях направленного воздействия человека на растение в процессе его окультуривания растительный организм может быстрее изменять свои свойства.

Подвергая своему воздействию те или другие виды растений, человек всегда стремится усилить, развить те признаки растений, которые уже есть у данных видов хотя бы в зачаточном состоянии и которые имеют практическое значение в жизни человека.

Без наличия таких «зачатков», возникших у растительного организма в процессе филогенеза, человеку не удалось бы создать то огромное количество различных культурных растений, без которых мы сейчас не представляем возможным существование человеческого общества.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Деверолл Б. Дж. Защитные механизмы растений. -М.: Колос, 1980. 128 с.
2. Крамер Пол Д., Козловский Г. Т. Физиология древесных растений.- М.: Лесная промышленность, 1983.- 464 с.
3. Полевой В. В. Физиология растений. - М.1989. 502 с.
4. Попкова К. В. Учение об иммунитете растений.- М.: Колос, 1979. 271 с.
5. Саламатова Т.С. Физиология растительной клетки. -Л., 1983. 232 с.
6. Тарр С. Основы патологии растений. М. Мир, 1975
7. Третьяков В.Н. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. – М.: Колос, 1998. – 640с.