

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
ГОУ ВПО «Пермский государственный университет»

Л.А. Чудинова, Н.В. Орлова

Физиология устойчивости растений

Учебное пособие к спецкурсу

Пермь 2006

ББК 28.57
Ч 84
УДК 581.1

Чудинова Л.А.

Ч 84 Физиология устойчивости растений: учеб. пособие к спецкурсу/ Л.А. Чудинова, Н.В. Орлова; Перм. ун-т. – Пермь, 2006. – 124с.

ISBN 5-7944-0653-4

В пособии излагаются современные данные о физиологии стресса, дается его описание, рассматриваются механизмы защиты растений, их устойчивости к абиотическим и биотическим факторам внешней среды, реакции растений на повышения и понижения температуры, водный дефицит, высокое содержание солей в почве, загрязнение атмосферы, ионизирующее излучение, воздействие патогенных микроорганизмов.

Предназначено для студентов биологического факультета, обучающихся по специальности (направлению) Биология, специализация (магистерская программа) – Физиология растений.

Табл. 2. Ил. 19. Библиогр. 22 назв.

Печатается по постановлению редакционно-издательского совета Пермского государственного университета

Рецензенты:

кафедра ботаники и генетики Пермской государственной
сельскохозяйственной академии
(зав. каф., проф., д-р. биол. наук Н.Л. Колясникова);

ст. науч. сот. Института экологии и генетики микроорганизмов
УрО РАН, канд. биол. наук Н.С. Чурилова

ISBN 5-7944-0653-4

© Чудинова Л.А., Орлова Н.В., 2006

Введение

Физиология стресса

Каждый живой организм существует в определенной среде, под которой в широком смысле слова понимают совокупность материальных тел, явлений и энергии, влияющих на живой организм. Различные элементы среды неодинаково воспринимаются организмом и имеют для него разное значение. Те из них, которые оказывают существенное влияние на организм, называют внешними, или экологическими, факторами. Они многочисленны и разнообразны. По происхождению и характеру действия их делят на абиотические (факторы неорганической, или неживой, природы) и биотические (факторы живой природы).

Условия внешней среды на Земле неодинаковы. Они изменяются во времени (в течение года, суток) и в пространстве (в разных регионах). Основной причиной этого является неодинаковое количество солнечной энергии, которое падает в единицу времени на единицу земной поверхности, что в свою очередь обуславливает изменчивость всех факторов жизни растений – температуры, света, увлажнения, ветра, почвы и др.

Влияние экологических факторов на живой организм многообразно – одни действуют более сильно, другие едва заметно. Действие каждого фактора зависит от его количественного выражения и от свойств самого организма. При различном количественном выражении фактор может быть благоприятным (оптимальное действие) или неблагоприятным, когда его количество меньше оптимального (в минимуме) или больше такового (в максимуме). Таким образом, действие каждого фактора может быть выражено одновершинной биологической кривой с точками минимума, оптимума и максимума. В зависимости от свойств растения эти кардинальные точки смещаются вправо или влево.

Растения в процессе эволюции приспосабливаются к среде обитания, что определяет их размещение на суше и в водоемах. Однако в пределах ареала и биоценоза условия жизни не остаются неизменными. Чаще всего изменения носят сезонный характер. Если они не выходят за пределы возможности растений, то последние могут произрастать в этих условиях. Однако в отдельные годы изменения экологических факторов бывают столь значительными, что вызывают у растения необходимость мобилизовать все адаптационные ресурсы, что приводит к повышению его устойчивости.

Способность к защите от действия неблагоприятных факторов среды – столь же обязательное свойство любого организма, как и питание, движение, размножение и др. Эта функция появилась одновременно с возникновением первых живых организмов и в ходе дальнейшей эволюции развивалась и совершенствовалась. Поскольку повреждающих и уничтожающих факторов множество, возникшие способы защиты от них оказались самыми разными – от метаболических механизмов до анатомо-морфологических приспособлений (колючек и др.). Выживаемость и расселение по новым экологическим нишам определялись способностью организмов приспосабливаться к необычным условиям среды. Адаптация, т.е. приспособление организма к конкретным условиям существования, у индивидуума достигается за счет физиолого-биохимических механизмов (физиологическая адаптация), а у популяции организмов (вида) – благодаря механизмам генетической изменчивости и наследственности (генетическая адаптация).

Если нарушения обмена веществ и функциональной активности растения определять как «отказ», то в физиологии растений можно использовать технический термин «надежность», подразумевая под этим безотказность функционирования растительного организма в нормальных условиях существования и при отклонении от нормы. Надежность определяет способность не допускать или ликвидировать отказы на разных уровнях: молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом, органном, организменном и популяционном. Для предотвращения отказов используются системы стабилизации: принцип избыточности, принцип гетерогенности равнозначных компонентов, механизмы гомеостаза. Для ликвидации возникших отказов служат системы репарации (восстановления). На каждом уровне биологической организации действуют свои механизмы. На молекулярном уровне принцип избыточности находит свое выражение, например, в полиплоидии, на организменном – в образовании большого количества гамет и семян. Примерами восстановительной активности на молекулярном уровне служит энзиматическая репарация поврежденной ДНК, на организменном – пробуждение спящих почек при повреждении апикальной меристемы, регенерация и т.д.

Канадский ученый Г. Селье со второй половины 30-х гг. ввел в медицину понятие «стресс» (от англ. *stress* – напряжение). По Селье, стресс – это совокупность всех неспецифических изменений, возникающих в организме животного под влиянием любых сильных воздействий (стрессоров), включающих перестройку защитных сил

организма. Эта перестройка сопровождается увеличением в крови адреналина и других гормонов, мобилизующих обмен веществ. По Селье, стресс как реакция организма на неблагоприятное воздействие проходит три фазы: 1) тревоги, 2) резистентности (адаптации) и 3) истощения (рис. 1). Если при сильных воздействиях последняя фаза наступает и развивается быстро, то организм погибает.

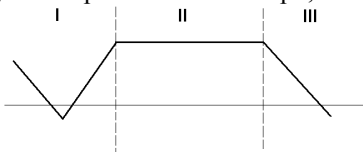


Рис. 1. Три фазы стресса (по Селье)

Перенос теории стресса в том виде, как это изложено выше, на растительные объекты кажется на первый взгляд дискуссионным. У растений нет ни нервной системы, ни тех гормонов, которые участвуют в стрессовых реакциях у животных. Однако если рассматривать не частности, а суть теории стресса как неспецифической реакции клетки и организма в целом на экстремальные воздействия, то этот вопрос в физиологии растений заслуживает самого пристального внимания, хотя и требует определенных корректив.

Во-первых, применительно к растениям 1-я фаза стрессовой реакции не может быть названа фазой тревоги. Для растений можно говорить о следующих трех фазах: 1) первичной стрессовой реакции, 2) адаптации, 3) истощения ресурсов надежности.

Надежность организма проявляется в эффективности его защитных приспособлений, в его устойчивости к действию неблагоприятных факторов внешней среды: высокой и низкой температуры, недостатка кислорода, дефицита воды, засоления и загазованности среды, ионизирующих излучений, инфекции и др. Эти неблагоприятные факторы в последнее время часто называют стрессорами, а реакцию организма на любые отклонения от нормы – стрессом. Самые разнообразные неблагоприятные факторы могут действовать длительное время или оказывать сравнительно кратковременное, но сильное влияние. В первом случае, как правило, в большей степени проявляются специфические механизмы устойчивости, во втором – неспецифические. Учение о неспецифических ответах клеток на воздействие разнообразных факторов внешней среды было разработано Н.Е. Введенским, Д.Н.

Насоновым, В.Я. Александровым (1949) и Г.В. Удовенко (1977). П.А. Генкель (1979) считает, что ответная реакция растений состоит из специфических и неспецифических реакций. О наличии специфических реакций свидетельствуют экспериментальные данные, показывающие, что выработанная у растений устойчивость к одному фактору далеко не всегда повышает устойчивость к другому. Например, закаленное к пониженной температуре растение не отличается высокой жароустойчивостью.

Механизмы устойчивости растений могут быть неодинаковыми, что напрямую зависит от условий. Более того, растения различных эколого-географических групп могут по-разному реагировать на одни и те же условия. Однако иногда растение приобретает устойчивость одновременно к нескольким видам неблагоприятных воздействий. Например, предпосевное закаливание к засухе повышает жароустойчивость. Применительно к данному случаю П. А. Генкель (1979) ввел понятие «сопряженная устойчивость». Примером сопряженной устойчивости является также повышение жаро- и солеустойчивости у проса обработкой семян 1/40 М раствором хлористого кальция.

Кроме того, существует понятие «конвергентная устойчивость», когда различные воздействия на растения приводят к одинаковому результату. Например, адаптация древесных растений к зимним условиям повышает их жароустойчивость, а у весенних эфемеров жароустойчивость повышается под влиянием пониженных положительных температур.

Характер ответных реакций растения на внешнее воздействие в сильной степени зависит от напряженности действующего фактора (интенсивности и продолжительности), генетически обусловленной устойчивости и физиологического состояния растения.

Устойчивость растения к стрессовому воздействию зависит и от фазы онтогенеза. Наиболее устойчивы растения, находящиеся в покоящемся состоянии (в виде семян, луковиц и т.п.). Наиболее чувствительны растения в молодом возрасте, в период появления всходов, так как в условиях стресса прежде всего повреждаются те звенья метаболизма, которые связаны с активным ростом. Затем по мере роста и развития устойчивость растений к стрессовым воздействиям постепенно возрастает вплоть до созревания семян. Однако период формирования гамет также является критическим, поскольку растения в это время высокочувствительны к стрессу и реагируют на действие стрессоров снижением продуктивности.

Механизмы стресса на клеточном уровне. Впервые стереотипные реакции животных клеток на различные воздействия были изучены Н.Е. Введенским (учение о парабиозе) и Д.Н. Насоновым и В.Я. Александровым (учение о паранекрозе). Н.Е. Введенский (1901), используя внеклеточные электроды, установил, что при действии слабых раздражителей клетка отвечает временной электропозитивацией, а при более сильном воздействии развивается электронегазация, что соответствует деполяризации мембранного потенциала. Д.Н. Насонов и В.Я. Александров (1940) показали, что при разнообразных слабых воздействиях в клетках снижаются сорбция красителей, светорассеивание цитоплазмы и ее вязкость. Наоборот, сильное раздражение вызывает в клетке увеличение сорбции красителей, повышение светорассеивания и вязкости цитоплазмы.

Стресс – общая неспецифическая адаптационная реакция организма на действие любых неблагоприятных факторов.

К первичным неспецифическим процессам, происходящим в клетках растений при сильном и быстро нарастающем действии стрессора, относятся следующие:

1. Повышение проницаемости мембран, деполяризация мембранного потенциала плазмалеммы.
2. Вход Ca^{2+} в цитоплазму (из клеточных стенок и внутриклеточных компартментов: вакуоли, эндоплазматической сети, митохондрий).
3. Сдвиг pH цитоплазмы в кислую сторону.
4. Активация сборки актиновых микрофиламентов и сетей цитоскелета, в результате чего возрастает вязкость и светорассеивание цитоплазмы.
5. Усиление поглощения O_2 , ускоренная трата АТФ, развитие свободнорадикальных реакций.
6. Возрастание гидролитических процессов.
7. Активация и синтез стрессовых белков (см. ниже).
8. Усиление активности H^+ -помпы в плазмалемме (и, возможно, в тонопласте), препятствующей неблагоприятным сдвигам ионного гомеостаза.
9. Увеличение синтеза этилена и АБК, торможение деления и роста, поглотительной активности клеток и других физиологических и метаболических процессов, осуществляющихся в обычных условиях. Торможение функциональной активности клеток происходит в результате действия ингибиторов и переключения энергетических ресурсов на преодоление неблагоприятных сдвигов.

Перечисленные стрессовые реакции наблюдаются при действии любых стрессоров. Они направлены на защиту внутриклеточных структур и устранение неблагоприятных изменений в клетках. Все эти явления адаптационного синдрома (стресса) взаимосвязаны и развиваются как каскадные процессы. В настоящее время усилия ученых направлены на полную расшифровку механизмов стресса на молекулярном и клеточном уровнях. Однако необходимо помнить, что наряду с неспецифическим эффектом все стрессоры оказывают и специфическое воздействие на клетки и ткани.

Особый интерес вызывают данные об активации в клетках в условиях стресса синтеза так называемых стрессовых белков с одновременным ослаблением синтеза белков, образующихся в нормальных условиях. Так, у многих растений выявлены белки теплового шока. Например, у кукурузы синтез этих белков индуцируется температурой 45⁰ С. Гены температурного шока лишены интронов, мРНК имеет полупериод жизни 2 ч, а белки – около 20 ч, в течение которого клетка сохраняет терморезистентность. Установлено, что некоторые из этих белков предсуществуют в цитоплазме и в условиях стресса активируются фрагментированием. В ядре и в ядрышке белки теплового шока образуют гранулы, связывая матрицы хроматина, необходимые для нормального метаболизма. После прекращения стрессового состояния эти матрицы вновь освобождаются и начинают функционировать. Один из белков теплового шока стабилизирует плазмалемму, проницаемость которой для внутриклеточных веществ в условиях стресса возрастает.

Кроме синтеза шоковых белков, показывающего, что в геноме растений записана специальная программа, связанная с переживанием стресса, при неблагоприятных обстоятельствах в клетках возрастает содержание углеводов, пролина, которые участвуют в защитных реакциях, стабилизируя цитоплазму. При водном дефиците и засолении у ряда растений (ячмень, шпинат, хлопчатник и др.) концентрация пролина в цитоплазме возрастает в 100 раз и более. Благодаря своим гидрофильным группам пролин может образовывать агрегаты, которые ведут себя как гидрофильные коллоиды. Этим объясняется высокая растворимость пролина, а также способность его связываться с поверхностными гидрофильными остатками белков. Необычный характер взаимодействия агрегатов пролина с белками повышает растворимость белков и защищает их от денатурации. Накопление пролина как осмотически активного органического вещества благоприятствует удержанию воды в клетке.

Неспецифический характер некоторых реакций клеток растений на стресс позволяет мобилизовать резервные возможности организма для общего быстрого ответа на действие неблагоприятных факторов окружающей среды, в том числе и при воздействии необычных раздражителей. В невысоких дозах повторяющиеся стрессы способствуют закаливанию организма, причем во многих случаях установлено, что закаливание по отношению к одному стрессорному фактору способствует повышению устойчивости организма и к некоторым другим стрессорам.

Механизмы стресса и адаптации на организменном уровне.

На разных уровнях организации приспособление к экстремальным условиям осуществляется у растений неодинаково. Чем выше уровень биологической организации (клетка, организм, популяция), тем большее число механизмов одновременно участвует в адаптации растений к стрессовым воздействиям.

На организменном уровне не только сохраняются все механизмы адаптации, свойственные клетке, но и дополняются новыми, отражающими взаимодействие органов в целом растении. Прежде всего это конкурентные отношения между органами за физиологически активные вещества и трофические факторы. Эти отношения построены на силе аттрагирующего (притягивающего) действия. Подобный механизм позволяет растениям в экстремальных условиях сформировать лишь такой минимум генеративных органов (аттрагирующих центров), которые они в состоянии обеспечить необходимыми веществами для нормального созревания. Например, при неблагоприятных условиях в колосе злака формируются не все семена, а лишь немногие, но оставшиеся достигают обычных размеров. Точно так же у плодовых деревьев в результате конкуренции за питательные вещества между ранее и позже заложившимися плодами часть из них опадает – и в тем большей степени, чем хуже условия существования растения в целом. При неблагоприятных условиях резко ускоряются процессы старения и опадения нижних листьев, причем продукты их распада используются для питания более молодых органов.

Важнейший и очень характерный для растений механизм защиты от последствий действия экстремальных факторов – процесс замены поврежденных или утраченных органов другими путем регенерации и роста пазушных почек. Во всех этих процессах коррелятивного роста участвуют межклеточные системы регуляции (гормональная, трофическая и электрофизиологическая).

При неблагоприятных условиях существования в растениях резко возрастает выработка этилена и АБК, снижающих обмен веществ, тормозящих ростовые процессы, способствующих старению и опадению органов, переходу растительного организма в состояние покоя. Одновременно в тканях снижается содержание ауксина, цитокинина и гибберелинов. Эта стереотипная реакция гормональной системы на экстремальные условия очень характерна для растительных организмов. Наблюдается явное соответствие этих процессов теории стресса, предложенной Селье для животных, с той только разницей, что у растений в условиях стресса ведущую роль играют фитогормоны, тормозящие их функциональную активность.

Стресс на популяционном уровне. В условиях длительного и сильного стресса в период истощения гибнут те индивидуумы, у которых генетически норма реакции на данный экстремальный фактор ограничена узкими пределами. Эти растения устраняются из популяции, а семенное потомство образуют лишь генетически более устойчивые растения. В результате общий уровень устойчивости в популяции возрастает. Таким образом, на популяционном уровне в стрессовую реакцию включается дополнительный фактор – отбор, приводящий к появлению более приспособленных организмов и новых видов (генетическая адаптация). Предпосылкой к этому механизму служит внутривидовая вариабельность уровня устойчивости к тому или иному фактору или группе факторов.

Понятие устойчивости к неблагоприятным условиям среды. Гомеостаз

Растения произрастают в определенной среде обитания с комплексом факторов, определивших их филогенез в прошлом и особенности роста и развития в онтогенезе. Взаимоотношения растения со средой представляют собой пример диалектического единства и борьбы противоположностей. С одной стороны, внешние факторы регулируют жизнедеятельность растительного организма, с другой – растение само влияет на окружающую среду и формирует ее. Неблагоприятные условия часто выступают факторами, регулирующими проявление возможностей генотипа и формирование фенотипа. Нередко они вызывают повреждение и гибель растений. В то же время, согласно теории Ч. Дарвина, условия внешней среды являются движущей силой эволюции.

Существует много определений устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. В биологическом смысле под

устойчивостью понимают способность растения переносить неблагоприятные (экстремальные) условия с сохранением активной жизнедеятельности и способности к размножению. Однако нередко у устойчивых растений происходит снижение продуктивности, что нежелательно. Поэтому существует агрономическое понятие устойчивости как способности культурных растений переносить неблагоприятные условия без снижения урожайности.

Очень близок к трактовке устойчивости и другой термин, введенный сравнительно недавно, – гомеостаз, то есть способность организма сохранять внутреннее постоянство под действием неблагоприятных факторов. Различают высокий гомеостаз – у устойчивых растений и низкий – у неустойчивых.

Сущность гомеостаза заключается в физиологической буферности организма, в его способности противостоять действию повреждающих факторов. Физиологической его предпосылкой является возможность организма переключать метаболические пути при изменении условий обитания с основных на второстепенные или альтернативные. У растений подобные возможности очень широки – это альтернативные пути дыхания, фотосинтеза, синтеза различных веществ, образования изоферментов.

Факторы внешней среды, влияющие на растение, подразделяются на три группы:

а) физические: недостаточная или избыточная влажность, освещенность или температура, радиоактивное излучение, механические воздействия;

б) химические: соли, газы, ксенобиотики (гербициды, инсектициды, фунгициды, промышленные отходы и др.);

в) биологические (поражение возбудителями болезней или вредителями, конкуренция с другими растениями, влияние животных, цветение, созревание плодов).

Типы, виды и формы устойчивости

Растения переносят экстремальные условия в различных состояниях. Многие виды впадают в состояние глубокого органического покоя (зимующие растения) или в криптобиоз = анабиоз (состояние скрытой жизни). Например, многие низшие растения и некоторые цветковые из группы пойкилогидровых не способны регулировать водный обмен и переносят недостаток воды в среде, обезвоживаясь до воздушно-сухого состояния. Большое число видов в неблагоприятных условиях не прекращают активной

жизнедеятельности. Так, гомеогидровые растения, к которым относится большинство видов высших споровых и цветковых, в процессе эволюции выработали различные приспособления для регуляции водного обмена, поэтому в условиях водного дефицита они обезвоживаются частично и переносят засуху в состоянии активной жизнедеятельности.

Таким образом, выделяют два типа устойчивости:

- 1) пассивную – перенесение неблагоприятных условий в состоянии покоя или криптобиоза пассивно;
- 2) активную – перенесение неблагоприятного периода в состоянии интенсивной жизнедеятельности, когда растение имело нормальный рост и повышенный обмен веществ.

Условия окружающей среды, в которых обитают растения, весьма разнообразны. Соответственно многообразны и пути адаптации растений к этим условиям. Для удобства изучения виды устойчивости называют по главному (определяющему) фактору внешней среды, вызывающему снижение жизнеспособности и продуктивности растений. Основными видами являются следующие:

1. Морозоустойчивость – устойчивость к низким отрицательным температурам.
2. Зимостойкость – устойчивость к неблагоприятным условиям перезимовки, включая и влияние низких температур (морозоустойчивость является частью зимостойкости).
3. Холодоустойчивость – устойчивость к пониженным положительным температурам и кратковременным заморозкам, не вызывающим замерзания растений.
4. Заморозкоустойчивость – устойчивость к заморозкам, вызывающим замерзание растений.
5. Жароустойчивость – устойчивость к перегреву, то есть к повышенным температурам.
6. Засухоустойчивость – устойчивость к действию обезвоживания (часто совмещается с устойчивостью к перегреву, но это бывает не всегда).
7. Устойчивость к переувлажнению почвы и к полеганию, зависящая от устойчивости к недостатку кислорода в почве.
8. Солеустойчивость – устойчивость к избытку растворимых солей в почве.
9. Газо- и пылеустойчивость – устойчивость к газообразным и пылевидным выбросам промышленных предприятий.
10. Радиоустойчивость – устойчивость к действию радиоактивных излучений.

11. Иммуитет – устойчивость к патогенным микроорганизмам.

В преобладающем большинстве случаев действие всех неблагоприятных факторов не проявляется одновременно, поэтому не все виды устойчивости одинаково важны для той или иной местности.

Методы исследования и оценки устойчивости растений

Для селекции устойчивых сортов и для оценки защищающих растения агроприемов необходима диагностика устойчивости растений. Ее методы подразделяются в зависимости от условий проведения работы на две группы: полевые и лабораторные. Несомненно, более объективны полевые методы, однако они продолжительны и их результат в сильной степени зависит от погодных условий. Для ускорения исследований разработаны лабораторные методы. К сожалению, в лабораториях трудно воспроизвести естественные условия, поэтому растения оказываются в искусственной среде. Правда, с изобретением фитотронов стало возможным создавать и поддерживать на определенном уровне многие экологические факторы, имеющие значение для жизнедеятельности растений.

Лабораторные методы делятся на прямые и косвенные. К первой группе относятся методы учета повреждения и гибели растений после воздействия на них повреждающего фактора (например, охлаждения в холодильной камере) или определение физиологических показателей, непосредственно связанных с устойчивостью растения (в частности, водоудерживающей способности при засухе). Косвенные методы подразумевают использование признаков, не связанных непосредственно с устойчивостью. Они часто субъективны, поскольку отдельно взятый признак не может характеризовать устойчивость целого растения, которая, по современным представлениям, обусловлена сложным комплексом признаков. Поэтому данная группа методов играет вспомогательную роль.

В течение длительного периода исследования устойчивости растений проводились в основном в полевых условиях, на цельных растениях. Однако в последние годы в связи с развитием сложных аналитических методов физиологи растений получили возможность проводить исследования на клеточном и субклеточном уровнях. Применение электронного микроскопа и дифференциального центрифугирования позволяет изучать первичные механизмы адаптации растений к экстремальным условиям среды. Не утратили своего значения и получают все большее развитие биохимические

методы исследования, позволяющие обнаружить изменения содержания микроколичеств важных для жизнедеятельности веществ – нуклеиновых кислот, гормонов и др. Все шире в исследованиях по экологической физиологии используются математические методы – корреляционный анализ и моделирование. Их применение приближает нас к раскрытию первичных механизмов устойчивости и ускоряет разработку защитных приемов.

1. Морозоустойчивость растений

1.1. Действие низких отрицательных температур на растения

Растения, зимующие в северных и умеренных областях (высокие широты), неизбежно попадают в условия низких отрицательных температур, которые часто оказывают на них неблагоприятное действие. Различные растения и их органы неодинаково чувствительны к охлаждению. Есть очень чувствительные – картофель, георгины; другие выносят умеренное промораживание – капуста, лук, чеснок. Многие могут быть заморожены до совершенно твердого состояния и после оттаивания не теряют жизнеспособности – озимые рожь, пшеница (-15, -20⁰ С). Еще более устойчивы почки деревьев и листья хвойных. В этих растениях происходят изменения, делающие их нечувствительными к низким температурам. Таким образом, зимующие растения обладают необходимым для них свойством – морозоустойчивостью.

Морозоустойчивость – это способность растений переносить без необратимых вредных последствий отрицательные температуры. Низкие температуры не всегда являются физиологической потребностью растений. Действие их часто бывает отрицательным. В силу резкого снижения температуры зимой ограничено расселение многолетних теплолюбивых культур на территориях, где летние условия вполне благоприятны для них (каштан, груша, слива, многие кустарники). От низких температур страдают и растения-аборигены. Так, в 1979 г. после суровой зимы погибло немало плодовых и озимых растений. Отрицательные температуры являются мощным «эволюционным ситом», выбраковывающим случайные виды и формирующим тип растительности в соответствии с определенными условиями существования (Майснер, 1981).

Нельзя сказать, что температурный режим полностью соответствует выносливости растений, поэтому в процессе эволюции у них формировались различные способы приспособления к низким температурам. Так, существуют виды, приспособившиеся избегать неблагоприятные воздействия и переносить морозный период в виде сухих семян (однолетники) или перезимовывать в почве в виде хорошо защищенных корневищ, луковиц, клубней (многолетники). Такие растения, как клевер и люцерна, способны к самозарыванию точек роста. С наступлением холодов клетки корня у них сокращаются в

продольном направлении и расширяются в поперечном, втягивая точку роста под землю.

Существуют растения с морфоанатомическим типом приспособления к низким температурам, которое заключается в сокращении размеров и изменении формы растений. Примером могут служить карликовые березы и ивы на севере, высота которых не превышает глубины снежного покрова. Все, что выступает за его предел, подвергается «стрижке холодом». Распространена и подушкообразная форма роста (растения тундры и высокогорий Памира). Компактная и плотная форма позволяет растению сохранять внутри подушки температуру на 10 – 15⁰ С выше, чем температура воздуха. Под действием низких температур растения способны изменять вертикальную форму на горизонтальную, образуя так называемые стланики (кедровый стланик, костенец зонтичный).

Известны растения, наделенные физиолого-биохимической или протоплазматической устойчивостью. Природа последней проявляется при отрицательном влиянии межклеточного льда, что будет рассмотрено ниже.

Повреждения при замерзании часто имеют внешние проявления. У травянистых растений после замерзания и последующего оттаивания часто наблюдается изменение окраски – побеление, пожелтение или почернение; у древесных могут быть разрывы поверхностных тканей – так называемые морозобоины, которые впоследствии часто служат «воротами инфекции» для внедрения и распространения гнилостных организмов.

Многие растения способны переносить низкие температуры без вреда для себя, если в них не образуется лед. Образование льда в растении – основная причина их повреждения.

Вопросам выявления гибели растений от низких температур посвятил свои исследования Н. А. Максимов (1913). Он установил, что вымерзание начинается с появления центров кристаллизации за счет воды, находящейся вне клеток, – внеклеточного льда. Затем при дальнейшем охлаждении кристаллы льда оттягивают воду из клеток, обезживая их. Так в межклетниках образуются линзы льда, которые могут быть очень значительными по величине. Внеклеточный лед, таким образом, в естественных условиях появляется в результате оттока воды из клеток.

В некоторых случаях лед образуется внутри клеток – это так называемый внутриклеточный лед. В современной литературе мнения о причинах образования льда в клетках разделяются. Обсуждаются две точки зрения: замерзание воды внутри клетки идет за счет того, что

она не успевает оттечь к центрам кристаллизации в межклетники из-за низкой проницаемости клеточной мембраны; замерзающая в клетках вода связана с прижизненными структурами протоплазмы и остается в такой форме до тех пор, пока клетка в состоянии даже с затратой энергии поддерживать прижизненную структуру. При разрушении структуры связанная вода освобождается и может замерзнуть внутри клетки. Структурой, разрушающейся внутри клетки, является мембранная система.

Очевидно, что у разных растительных объектов механизмы повреждения неодинаковы и оба пути, указанные выше, могут усиливать льдообразование в клетках. Однако общими условиями, необходимыми для образования льда в клетке, будут следующие:

- 1) быстрое охлаждение, когда вода не успевает оттечь в межклетники;
- 2) переохлаждение клеток, то есть охлаждения ниже 0°C без образования льда;
- 3) высокое содержание воды в клетке;
- 4) физиологическое состояние растения, благоприятствующее образованию льда (отсутствие закаливания).

Образование внутриклеточного льда происходит следующим образом. Процесс начинается в одной клетке, где в цитоплазме появляется много мелких кристаллов. Вследствие многократной перекристаллизации они укрупняются, в конце концов лед переходит из цитоплазмы в вакуолю, где образует один крупный кристалл.

Образуясь в одной клетке, внутриклеточный лед быстро распространяется в соседние. Для перехода из одной клетки в другую достаточно $0,1\text{c}$, так что под микроскопом можно наблюдать его распространение по ткани.

Очень важен вопрос о действии льда на клетку. По современным взглядам, в основе повреждающего действия лежит обезвоживание протопласта и как следствие этого – повышение концентрации растворимых солей, сдвиг рН внутриклеточных растворов, конформация макромолекул и структурные повреждения цитоплазмы. Возможно также механическое действие внеклеточного льда, которое заключается в деформации цитоплазмы при сдавливании ее между стенками и вакуолью и в образовании разрывов ткани – морозобоин.

Гибель клетки при внутриклеточном льдообразовании рассматривается как результат более сильного механического действия и обезвоживания, которые развиваются непосредственно в цитоплазме и вызывают разрывы мембран, нарушают компартментацию

органоидов и полупроницаемость протопластов, деформируют макромолекулы. Наиболее чувствительным к механическому и обезвоживающему действию льда участком клетки является мембранный аппарат.

Мембраны в норме связывают до 30 – 50 % воды (в расчете на сухую массу). Взаимодействуя с заряженными и полярными группами белков и фосфолипидов, вода стабилизирует структуру мембран. Дегидратация вызывает обратимые и необратимые (в зависимости от степени дегидратации) нарушения мембранных структур (рис. 2).

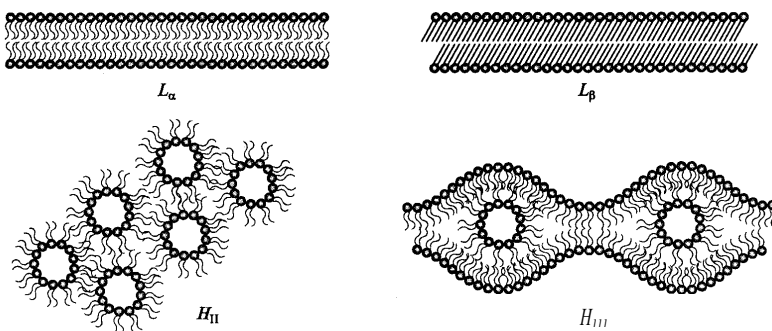


Рис. 2. Фазовые переходы липидов мембран при изменениях температуры и содержания воды в клетках: L_{α} – ламеллярная форма в жидкокристаллическом состоянии; L_{β} – ламеллярная форма в твердом, гелеобразном состоянии; H_{II} – гексагональная форма; H_{III} – смешанная форма

На начальной стадии потери воды мембраной липиды переходят из жидкокристаллического в гелеобразное состояние ($L_{\alpha} \rightarrow L_{\beta}$). При более сильной дегидратации, когда остается не более 20 % воды, липиды переходят в гексагональную форму ($L_{\beta} \rightarrow H_{II}$). В мембранах клеток, устойчивых к высушиванию, гексагональная форма не образуется, даже когда остается 2 – 11 % воды. Изменения структуры мембран в ответ на потерю ими воды при внеклеточном образовании льда могут накладываться на эффекты, вызванные непосредственными температурными сдвигами. Дегидратация липидов повышает температуру фазового перехода $L_{\alpha} \rightarrow L_{\beta}$, т.е. термотропный переход из жидкокристаллического состояния в гелеобразное при дегидратации мембраны осуществляется при более высокой температуре. Можно сказать, что неблагоприятное действие низкой температуры при дегидратации усиливается.

Сильная дегидратация может стать причиной нарушения связи между липидами и белками мембран. При внеклеточном образовании льда, особенно у неустойчивых к замораживанию растений, в мембранах появляются участки, не содержащие белков. В переохлажденных клетках лишены белков участки отсутствуют – это указывает на то, что потеря белков связана не столько с влиянием низкой температуры, сколько с дегидратацией клеток.

К наиболее общим эффектам обезвоживания клеток, наблюдаемым у многих растений при действии низких температур, засухи и почвенного засоления, относится деградация фосфолипидов мембран вследствие активации фосфолипазы D. Роль активатора играют ионы Ca^{2+} , концентрация которых в клетках неконтролируемым образом повышается при деструктивных изменениях клеточных мембран. Расщепление фосфолипазой D фосфатидилхолина стимулирует образование перекисных соединений липидов свободнорадикальной природы, накопление маломолекулярного диальдегида и других токсичных соединений.

Перечисленные выше изменения в белках и липидах вызывают различного рода нарушения метаболизма, и один из них – подавление биохимической и фотохимической активности хлоропластов. В частности, снижается скорость ассимиляции углерода и фотофосфорилирования. Происходит также подавление фотофосфорилирования, что связано с увеличением протонной проводимости тилакоидов и снижением АТФ-синтазной активности. Сниженное содержание воды и высокие концентрации ионов в клетках ведут к потере тилакоидами сопрягающего фактора АТФ-синтазы CF_1 и пластоцианина. При отделении CF_1 открывается АТФ-синтазный канал; это ведет к увеличению H^+ -проводимости мембраны, снижению генерируемой в ходе переноса электронов $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$ и соответственно к снижению уровня синтезируемого АТФ. Такой эффект наблюдается при отрицательных и низких положительных температурах, а также при засухе и почвенном засолении. Следует отметить, что осмолиты, в частности сахара и полиспирты, защищают тилакоиды. Они предотвращают отделение CF_1 от CF_0 , поддерживая этим низкую H^+ -проводимость тилакоидов и, следовательно, высокий уровень сопряжения переноса электронов и фотофосфорилирования.

При дегидратации клеток, вызванной образованием внеклеточного льда и последующим оттаиванием, возрастает проницаемость плазмалеммы для ионов и ряда органических веществ. Тонопласт при этом тоже, как правило, повреждается. Об этом

свидетельствует возросший экзоосмос веществ, содержащихся в вакуоли.

1.2. Механизмы устойчивости растений к низким температурам

Рассматривая механизм устойчивости растений к низким температурам, следует иметь в виду, что это целый комплекс адаптивных реакций, выработанных в процессе эволюции в результате приспособления организма к изменяющимся температурным условиям среды.

Для стабилизации внутриклеточных структур существенное значение имеет накопление защитных веществ и упрочение связи между белками, липидами и хлорофиллом. В качестве защитных веществ растение использует минеральные соли, сахара, водорастворимые белки, аминокислоты, фосфолипиды. Механизмы действия их разнообразны и связаны со спецификой того или иного соединения. Установлена их способность снижать вероятность льдообразования, участвовать в структурной перестройке цитоплазмы, оказывать стабилизирующее действие на клеточные мембраны, защищая их от повреждения (криопротекторы).

Так, снижения льдообразования можно добиться введением в растение неорганических соединений (хлоридов калия или натрия). Ионы минеральных солей связывают воду и снижают точку ее замерзания. Сахара, даже при незначительных концентрациях (глюкоза 1–2%), оказывают существенное защитное действие, понижая температуру замерзания на 8 – 11° С. В 15 – 20% растворе сахаров клетки выдерживают температуру -22 и даже -32° С.

Органические соединения – водорастворимые белки, аминокислоты – являются хорошими разбавителями молекул воды. Вода при взаимодействии с ними встраивается в структуру их молекул, резко меняет свои свойства и противостоит замораживанию. Накопление в клетках фосфолипидов обеспечивает новообразования мембранной системы, являющейся характерным признаком структуры, адаптированной к низкой температуре.

В ходе адаптации растений к низким температурам увеличивается текучесть мембран, что является результатом увеличения количества ненасыщенных жирных кислот в мембранных фосфолипидах. Как известно, замену в липидах насыщенных жирных кислот на ненасыщенные осуществляют десатуразы. Активность этих ферментов, а также экспрессия кодирующих их генов возрастает в

ответ на действие закаливающих температур. Десатурация мембранных липидов в условиях низких температур характерна как для морозостойких, так и для менее устойчивых сортов и видов.

В процессе повышения устойчивости растений к отрицательным температурам возрастает функциональная активность фотосинтетического аппарата. Происходят изменения в дыхательном аппарате в результате включения альтернативных путей окисления субстрата, минуя митохондрии.

У морозоустойчивых видов обнаруживается обособление цитоплазмы, которое заключается во втягивании плазмодесм, отставании цитоплазмы от оболочки и покрытия ее липидным слоем. Это сопровождается увеличением количества связанной воды и вязкости цитоплазмы. В результате морозоустойчивость резко повышается (Генкель, Живухина, 1959).

Другой процесс, который ведет к повышению морозоустойчивости, – это витрификация – переход жидкости (воды) при понижении температуры в аморфное стекловидное состояние, наступающее при резком охлаждении ткани ниже -20°C . Застывшая стекловидная ткань в виде аморфной массы долго сохраняет свою жизнеспособность. При быстром разогреве замерзшей ткани жизнеспособность клеток восстанавливается, а при медленном происходит отмирание, так как вода, возвращаясь из аморфного состояния в кристаллическое, может превратиться в лед, который и нанесет клетке повреждения.

Витрификация очень сильно повышает морозоустойчивость, но происходит ли она в естественных условиях – неизвестно, так как данный процесс наблюдали только в лаборатории. Для перехода клеток в это состояние необходимо одно из двух условий: быстрое охлаждение очень низкими температурами или медленное ступенчатое охлаждение, но при обязательном предварительном обособлении цитоплазмы клеток.

Растения отвечают на низкотемпературное воздействие экспрессией ряда генов, продукты которых получили название белков холодового шока (БХШ). Значительная часть этих белков идентифицирована, однако функциональная роль большинства из них остается неясной. К БХШ относятся также продукты некоторых уникальных генов, экспрессирующихся в растениях при отрицательных температурах. Повышение устойчивости к низким температурам всего растительного организма зависит от одновременной «работы» всех имеющихся БХШ-генов.

Следовательно, морозоустойчивость является признаком, контролируемым многими генами.

Таким образом, морозоустойчивость растений обусловлена как структурно-функциональными особенностями организма, так и глубокой перестройкой его физиологических процессов, связанных с изменениями на молекулярном и клеточном уровнях. Такая перестройка физиологических процессов совершается у растений в период закаливания.

1.3. Закаливание озимых и древесных растений

Морозоустойчивость зимующих растений неодинакова в течение года: она повышается в зимнее время и понижается весной и летом. Причиной этих изменений является закаливание, которое растения проходят при подготовке к зимнему периоду.

Закаливание – процесс обратимого физиологического приспособления растений к неблагоприятным условиям внешней среды. Это активный метаболический процесс, а не замедление жизнедеятельности, хотя он и связан с резким снижением темпов роста и переходом растения в покоящееся состояние. Закаливание озимых впервые было исследовано И.И. Тумановым (1940). Он выделил две его стадии.

Первая протекает в период, когда дневные температуры еще относительно высоки ($+10^{\circ}\text{C}$), а ночные падают до 0 , -2°C . В это время в процессе фотосинтеза происходит активное накопление сахаров (до 25 – 30% на сухую массу растений). Накапливаемые сахара не расходуются при дыхании, так как ночные температуры низки для активного дыхания. Защитное действие сахаров легко обнаруживается простым опытом с замораживанием сока растений в присутствии сахара и без него. Накопление сахаров в растениях озимой пшеницы до 40 % приводит к небольшому повышению морозоустойчивости – не более чем до -10 – -12°C .

Вторая стадия закаливания проходит при морозах -2 , -5°C . Фотосинтез при этом прекращается, но активизируются биохимические процессы, ведущие к накоплению растворимых белков и других защитных веществ (фосфолипидов). Белковые вещества, частично гидролизуясь, переходят в аминокислоты, менее подверженные денатурации. Возрастает относительное содержание коллоидно-связанной воды и происходит частичная потеря свободной воды. В цитоплазме увеличивается число мембран. Повышаются ее эластичность и проницаемость для воды. После прохождения этой

стадии закаливания морозоустойчивость возрастает очень сильно (до $-25 - 30^{\circ}\text{C}$). Под покровом снега растения практически не погибают. Полностью закаленные клетки древесных растений могут переносить температуры до -50° и даже до -100°C (рис. 3).

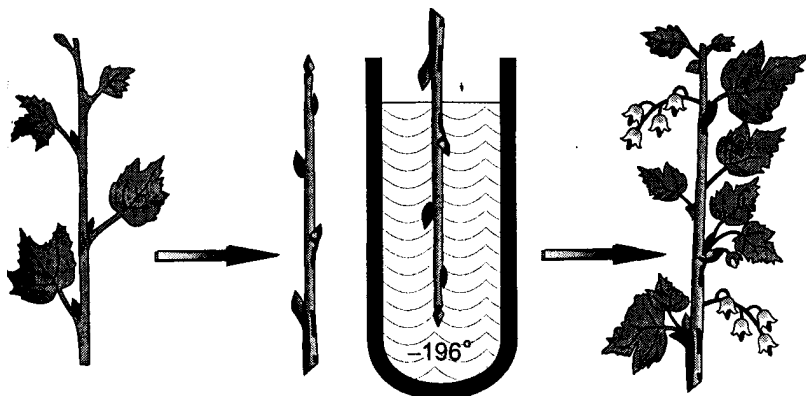


Рис. 3. Закаленный побег смородины может плодоносить после пребывания при температуре -196°C (по Туманову, 1979)

На морозоустойчивость и закаливание оказывают влияние внешние условия предшествующего периода. Например, важна длина дня, то есть фотопериод. Длинный день способствует накоплению в листьях стимуляторов роста, поэтому он неблагоприятен для закаливания, короткий же день приводит к накоплению ингибиторов и к переходу растения в состояние покоя. При солнечной и холодной осени у озимых накапливается больше сахаров и сильнее повышается их морозоустойчивость. При теплой, влажной, пасмурной осени ростовые процессы затягиваются, растения вступают в зимовку с меньшей устойчивостью к морозам.

Таким образом, морозоустойчивость растений – состояние не постоянное, оно может изменяться в течение небольшого периода. Ее можно увеличить закаливанием, но можно и снизить действием определенных факторов (вода, температура, свет). Не все растения способны закаливаться, вследствие этого различные сорта озимых культур обладают неодинаковой морозоустойчивостью.

Древесные растения, развивающие морозоустойчивость в состоянии покоя, проходят более сложный и длительный период закаливания. Подготовка к перезимовке у них начинается после окончания периода роста, задолго до наступления холодов. В течение второй половины лета в живых тканях накапливаются питательные

вещества, главным образом крахмал, из которого осенью в результате гидролиза образуются моносахариды (невысокая устойчивость), или олигосахариды (более высокая устойчивость), или жирные масла (самая высокая). Эти вещества связываются с белками, образуя белково-липидный комплекс, который пропитывает цитоплазму. При понижении температур до области критических значений в клетках древесных растений происходит набухание цитоплазмы. Это состояние обратимо, и после оттаивания исходная структура восстанавливается. В это же время снижается содержание воды в тканях, происходит отток различных веществ из надземных органов в корневые системы (продукты обмена, гормоны роста). Клетки корней в свою очередь вырабатывают вещества, повышающие устойчивость организма против морозов. Благоприятным физиологическим условием для успешного закаливания является раннее прекращение роста, вызревание побегов и переход их в состояние покоя. Этому благоприятствуют короткий день, пониженная влажность и умеренное азотное питание.

2. Зимостойкость растений

В настоящее время считают, что наибольшее повреждающее действие на растения зимой оказывают низкие температуры. Это правомерно, так как многие растения вымерзают. Однако наряду с температурой влияние на них оказывают многие другие факторы – глубина снежного покрова, обеспеченность растений кислородом, содержание углекислого газа под снегом, иссушение в бесснежную зиму и др. Поэтому под зимостойкостью растений понимают их устойчивость к комплексу неблагоприятных факторов зимнего периода.

Проблема зимостойкости актуальна как для северных, так и для южных районов нашей страны, поскольку нередко и на юге растения погибают от снижения температуры и при невысоком снежном покрове. Страны с континентальным климатом несут от зимних повреждений и гибели растений огромные потери, точный размер которых трудно установить. Во многих местах юго-востока, Нечерноземной полосы, Сибири и ряда других областей вместо озимой пшеницы приходится возделывать озимую рожь или яровую пшеницу. В южных районах вместо озимого ячменя культивируется яровой.

И. И. Туманов (1940) привел средние статистические данные за 1927 – 1932 гг. За этот период в СССР озимая пшеница погибла на 13,4% площади всех посевов, а на Украине – на 21,0%. Причиной увеличения повреждения посевов является возделывание там более продуктивных сортов, которые, как правило, менее устойчивы к зимним условиям. Так, именно по этой причине в 1939 и 1976 гг. в нашей стране вымерзли многие плодовые деревья.

Подобные примеры можно привести и для других стран. Так, в США в 1901 – 1926 гг. ежегодно погибало около 10% пшеницы. Массовая гибель плодовых наблюдалась здесь зимой 1917 – 1918 гг. В Румынии зимой 1928 – 1929 гг. полностью вымерзли посевы озимого ячменя и 50 % озимой пшеницы. Еще чаще происходит изреживание и повреждение посевов.

Таким образом, проблема зимостойкости актуальна для нашей и некоторых других стран, поэтому необходимо проведение исследований по повышению устойчивости растений к комплексу факторов зимнего периода.

2.1. Выпревание озимых

В теплую зиму или при выпадении снега на недостаточно промерзшую почву под толстым снежным покровом наблюдается гибель озимых злаков – выпревание. Раньше причиной гибели растений от выпревания считали недостаток кислорода и избыток углекислого газа, но работами И.И.Туманова (1940) было доказано, что главной причиной является истощение растений. Под снегом температура нередко поднимается выше 0°C , свет к растениям не проникает, поэтому фотосинтез не происходит. В этих условиях повышается интенсивность дыхания, вследствие чего расходуются запасы питательных веществ, прежде всего сахаров и белков. Разложение белков увеличивает опасность воздействия грибов, которые вызывают заболевания растений и в конечном счете их гибель. Уменьшение содержания сахаров приводит к снижению морозоустойчивости растений, и они легко погибают от весенних заморозков.

Для предотвращения выпревания там, где оно бывает часто, необходимо избежать ранних сроков посевов, с тем чтобы не было сильного нарастания зеленой массы; применять раннее весеннее боронование и подкормки. При сильном развитии зеленой массы осенью рекомендуется ее подкашивание.

2.2. Вымокание

При потеплении в пониженных местах рельефа происходит накопление воды, которая затопляет растения. Даже при поздних посевах в излишне увлажненную почву семена нередко гибнут, получаются изреженные всходы. Причиной этого является недостаток кислорода.

Устойчивость к застою воды у зеленых растений значительно выше, чем у прорастающих семян, поскольку фотосинтезирующие растения выделяют кислород. При застое воды, таким образом, создаются неблагоприятные условия для закаливания озимых.

Затопление растений осенью и зимой менее вредно, поскольку температура воды в это время еще низкая. Значительно более вредно затопление растений весной, особенно полное, когда температура воды достигает $10 - 15^{\circ}\text{C}$.

При затоплении растения находятся в анаэробных условиях, поэтому дыхание у них непродуктивно и идет по пути брожения с образованием молочной кислоты и спирта. В этом случае

освобождается мало энергии при больших затратах питательных веществ. Образующиеся недоокисленные продукты (спирты, альдегиды) вызывают отравление растительного организма. С повышением температуры дыхание усиливается еще больше, наступает гибель растений.

Наблюдения на клеточном уровне показали, что затопление вначале вызывает увеличение числа и объема вакуолей клеток, на восьмой день погибают клетки, а на девятый происходит разрушение клеточных стенок. Наблюдается инъектирование межклетников водой.

Мерами борьбы с вымоканием являются дренирование и бороздование полей, а также улучшение структуры почвы.

2.3. Выпирание

Осенью при заморозках может происходить попеременное замерзание и оттаивание воды, в результате чего озимые растения повреждаются вследствие выпирания.

Под растениями образуются линзы льда, которые, притягивая к себе воду, увеличиваются в размерах, и растения выталкиваются ими – при этом корни их обрываются.

При небольших морозах, не превышающих -7°C , вода по капиллярам из незамерзшего слоя поднимается к поверхности почвы, образуя ледяную корку. Снизу она нарастает – формируется мощный ледяной слой. Первый слой льда примерзает к корневой шейке или к трубке листьев. Последующие слои поднимают корку выше, в результате чего растение поднимается из почвы на высоту корки и висит над почвой (иногда до 12 см).

Лед может образоваться и между слоями почвы. В том случае, когда верхний слой толщиной 2,5 – 5 см замерзает, а из глубины по капиллярам продолжает поступать вода, ледяная прослойка приподнимает верхний слой почвы с растениями, разрывая корни.

В рыхлой почве ледяная прослойка может образовываться за счет оттаивания верхних слоев замерзшей на большую глубину почвы и оттока воды сверху до замерзшего слоя. Толщина ледяной прослойки за ночь может увеличиться на 5 см. В некоторых случаях образуется даже несколько слоев. Распределение и толщина ледяных прослоек зависят от влажности и структуры почвы, скорости замерзания и оттаивания почвы, а также от характера чередования этих процессов, так, на торфяных почвах из-за выпирания невозможно культивирование озимых, на песчаных же почвах выпирание наблюдается редко.

Размеры выпирания зависят от прочности примерзания льда к растению, от силы сопротивления корневой системы. Ранние посевы озимых, например, обладая хорошо развитой корневой системой, страдают меньше.

Мерами борьбы с выпиранием являются ранний посев и внесение удобрений, усиливающих развитие корней, а также снегозадержание, ослабляющее колебания температуры почвы.

Кроме описанного выше активного выпирания, существует еще пассивное. Оно проявляется осенью, особенно после дождей, когда посев озимых производится сразу после вспашки в рыхлую неосевшую почву. Оседая, почва обнажает узлы кушения и верхнюю часть корневой системы, которые засыхают. Для предотвращения этого необходимо проводить посев спустя 2 – 3 недели после последней обработки земли.

2.4. Повреждение озимых ледяной коркой

При замерзании воды на поверхности снежного покрова или почвы поздней осенью, зимой или ранней весной образуется ледяная корка, которая в зависимости от рельефа участка бывает двух типов: притертая и висячая. В первом случае она тесно прилегает к почве, а во втором между почвой и коркой остается свободное пространство.

Более сильное повреждающее действие наносит притертая корка. Растения вмерзают, сжимаются и сминаются. Ледяная корка создает анаэробные условия, не пропуская кислород из атмосферы и углекислый газ, выделяющийся при дыхании растений, что приводит к их отравлению.

Для предотвращения гибели растений не следует допускать накопления воды в понижениях рельефа (блюдцах). Образующуюся корку дробят тракторными катками или ускоряют ее таяние, присыпая поверхность поля золой, фосфоритной мукой и др.

2.5. Действие зимней засухи

Растения могут страдать зимой и от недостатка воды. Замерзшая влага недоступна растениям. Поглощения ее из глубоких слоев замерзшей корневой системой не происходит. Интенсивность транспирации растений зимой значительно ниже, чем летом, но она все-таки происходит, особенно в конце зимы. Это может привести к водному дефициту. Чаще от зимней засухи страдают деревья и кустарники, не защищенные снегом. Озимые культуры повреждаются

зимней засухой только в тех случаях, когда они не укрыты снежным покровом. Это наблюдается чаще в степных открытых местах. Еще более 100 лет назад исследователь Сибири академик Миддендорф пришел к выводу, что распространение на север и в горы древесных растений в значительной мере ограничено тем, что здесь наблюдается интенсивная потеря растениями воды в зимних условиях.

Растения в процессе эволюции выработали некоторые приспособления против зимней засухи. Многие из них сбрасывают на зиму листья. У вечнозеленых растений устьица на зиму закупаются, у них толстая кутикула. Почка деревьев защищена почечными чешуями, а остальная часть деревьев покрыта пробкой.

Передвижение воды в замерзших органах происходит за счет перераспределения ее в растении. Солнце нагревает темные участки растения, которые интенсивно поглощают тепловые лучи. Температура на южной стороне иногда на 10 – 20° С выше, чем температура окружающей среды. При этом нагреваются и нижележащие части растений. Повышение температуры и действие ветра усиливают транспирацию.

Мерами борьбы против зимней засухи являются приемы, ускоряющие вызревание побегов, внесение удобрений, создание ветрозащитных полос и снегозадержание.

3. Холодоустойчивость теплолюбивых растений

В XIX в. Ю. Сакс описал явление, названное им «простудой растений». В настоящее время введено понятие «холодоустойчивость», то есть устойчивость к пониженным температурам. Растения, которые повреждаются пониженными температурами, – теплолюбивые, а которые не повреждаются, – холодоустойчивые. Теплолюбивыми являются главным образом тропические и субтропические растения, перенесенные человеком в более северные районы. Так, томаты привезены к нам из Центральной Америки, арбузы – из тропической Африки, огурцы – из тропической Азии.

Не следует смешивать холодоустойчивость с морозоустойчивостью. Холодоустойчивость – это устойчивость к пониженным положительным температурам или кратковременным заморозкам во время активной вегетации, когда в растении не образуется льда. Это активный тип устойчивости.

Практическое значение изучения холодоустойчивости велико, так как многие теплолюбивые растения имеют важное значение для человека. Они подразделяются на полевые – гречиха, кукуруза, просо; овощные – огурцы, томаты, баклажаны, перцы; бахчевые – арбузы, дыни, тыквы.

Изучение холодоустойчивости необходимо для повышения урожайности теплолюбивых растений в условиях неустойчивых температур.

3.1. Внешние проявления действия пониженных температур на растения

Теплолюбивые растения обладают неодинаковой устойчивостью к пониженным температурам, что объясняется различной чувствительностью их органов.

Пониженные температуры замедляют прорастание семян, так как при этом происходит торможение поглощения воды, снижение активности ферментов и замедление развития зародыша.

Еще одним из характерных внешних проявлений действия пониженных температур на теплолюбивые растения является замедление их роста. При этом нарушается соотношение между ростом корней и надземных органов. Изучение проблемы на клеточном уровне показало, что пониженные температуры увеличивают время подготовки клеток к делению и

продолжительность митотического цикла в основном за счет увеличения длительности профазы. При этом снижается число делящихся клеток. Кроме того, замедляется скорость перехода меристематических клеток в стадии растяжения и дифференциации.

Важным проявлением действия пониженных температур на теплолюбивые растения является замедление их развития. Продолжительность периода вегетации растений увеличивается за счет увеличения ранних фаз по мере понижения температуры и возрастания ее суточных колебаний.

Повреждение растений холодом часто выражается в хлорозе (побелении, пожелтении) листьев, что является следствием разрушения хлорофилла. При резком сильном охлаждении, не доходящем, однако, до заморзания, наблюдаются потеря тургора и завядание.

Не все части растения повреждаются одинаково. У травянистых обычно более чувствительны к охлаждению старые части, а у древесных – молодые. У некоторых растений раньше повреждаются листья (огурцы, фасоль), а у других – стебель (кукуруза, гречиха).

3.2. Влияние пониженных температур на физиологические процессы в растении

При неблагоприятном действии пониженных температур лед в растении не образуется совершенно или, при заморозках, появляется на короткое время. Следовательно, основными причинами повреждений являются внутренние физиологические расстройства. Прежде всего, происходит изменение состояния клеточных мембран: резко возрастает их проницаемость по отношению к воде и к ионам. Клетка не контролирует выход веществ, что приводит к другим нарушениям.

С изменением мембран связано возрастание вязкости коллоидов цитоплазмы. Это вызывает нарушения обменно-ферментативных процессов: они замедляются, но неравномерно. Сначала сильнее подавляются синтетические процессы, в то время как гидролитические не только остаются на прежнем уровне, но могут даже усиливаться, обуславливая нарушение обменных процессов, накопление продуктов полураспада, среди которых могут быть ядовитые для растения вещества (спирты, альдегиды, аммиак).

Одним из наиболее чувствительных к пониженным температурам процессов является дыхание. Его интенсивность в зависимости от глубины охлаждения может значительно изменяться.

Считается, что для более приспособленных форм растений характерно более устойчивое дыхание; у неустойчивых форм оно испытывает значительные колебания.

В. Н. Жолкевич (1955) пришел к выводу, что пониженные температуры снижают эффективность дыхания. Причиной этого является замедление процесса окислительного фосфорилирования, в основе которого лежит нарушение переноса энергии дыхания на макроэргические соединения, что и вызывает нарушения в сопряжении процессов окисления и фосфорилирования. Имеются данные о прямой связи холодоустойчивости растений с накоплением макроэргических соединений, особенно АДФ и АТФ.

Причина нарушения дыхания и энергетического обмена заключается и в патологических изменениях структуры и функций митохондрий. При пониженных температурах происходят различные изменения в гормональном обмене растения. Прежде всего, уменьшается синтез фитогормонов и негормональных стимуляторов роста, при этом увеличивается образование ингибиторов роста, так что соотношение между ними изменяется, приводя к подавлению роста растения. Однако при пониженных температурах содержание свободных форм фитогормонов может не только уменьшаться, но и увеличиваться за счет освобождения их из связанных форм. Это является своего рода защитной реакцией на повреждающее действие.

Пониженные температуры вызывают снижение интенсивности фотосинтеза, которое в зависимости от возраста, физиологического состояния и температуры может иметь обратимый и необратимый характер. У более холодоустойчивых растений возможна адаптивная температурная перестройка фотосинтеза. Охлаждение подавляет формирование пластидного аппарата, нарушает структуру хлоропластов, снижает содержание в них пигментов вследствие нарушения их биосинтеза, нарушает имеющиеся связи хлорофилла с белково-липидным комплексом. Снижение интенсивности фотосинтеза может быть связано и с вторичными явлениями: накопление большого количества углеводов в листьях при действии холода затрудняет работу фотосинтетического аппарата.

Механизмы нарушения фотосинтеза пониженными температурами исследованы недостаточно. Имеются лишь некоторые сведения о подавлении процесса фосфорилирования, реакции Хилла, активности НАДФ-малатдегидрогеназы и пируватфосфокиназы.

При пониженных температурах у теплолюбивых растений наблюдается также нарушение водного режима. Это происходит вследствие уменьшения поглощения воды корневой системой, что

объясняется снижением ее активности или повреждением. Пониженные температуры вызывают также снижение интенсивности транспирации и падение водоудерживающей способности листьев. В то же время замечено уменьшение количества свободной и увеличение количества связанной воды в клетках. Снижение интенсивности транспирации объясняют уменьшением количества свободной воды, а падение водоудерживающей способности – нарушением коллоидных свойств белковых молекул цитоплазмы. Растения с повышенной устойчивостью обладают более высоким содержанием свободной воды и повышенной водоудерживающей способностью тканей. Нарушения водного режима у теплолюбивых растений приводят к появлению водного дефицита в надземных органах с последующим их завяданием.

Пониженные температуры оказывают влияние и на минеральное питание растений. З. И. Журбицкий (1963) установил, что происходит изменение скорости поглощения минеральных элементов при различных температурах в зоне корней. На холодных почвах подавляется поглощение азота, особенно нитратной формы. Отмечено значительное замедление его включения в состав аминокислот и белков, что изменяет количественные соотношения между аминокислотами в белках. При пониженной температуре аммиак не может связываться в аминокислоты, что приводит к отравлению растения.

Пониженные температуры почвы затрудняют поглощение фосфора корнями, а затем его передвижение в надземную часть. В растениях снижается доля органических форм фосфора и повышается содержание неорганического, что является следствием нарушения фосфорилирования и распада органических соединений фосфора. Пониженные температуры замедляют и поглощение калия, однако, в меньшей мере, чем азота и фосфора.

Таким образом, пониженные температуры вызывают нарушение многих физиологических процессов у теплолюбивых растений, что в конечном счете вызывает снижение их продуктивности. Эти нарушения более значительны у менее устойчивых форм растений. Они зависят от возраста, физиологического состояния растения, а также от напряженности повреждающего фактора – температуры и продолжительности ее воздействия. У каждого растения есть фазы, когда оно лучше переносит пониженные температуры или повреждается сильнее. Свое влияние на выносливость оказывает физиологическое состояние: более устойчивы здоровые, хорошо развитые растения. Наконец, степень повреждения зависит и от

напряженности повреждающего фактора, то есть от особенностей сочетания температуры и времени ее воздействия: более низкие температуры при кратковременном воздействии могут оказывать такое же влияние, как более высокие при продолжительном.

3.3. Пути защиты растений от действия пониженных температур

Несмотря на давний интерес исследователей к изучению холодоустойчивости растений и важное практическое значение этой проблемы, приемы защиты растений от пониженных температур разработаны еще недостаточно.

Издавна при возделывании теплолюбивых культур в умеренных и северных областях использовали приемы механической защиты растений от холода. К ним относятся, например, парники, применяемые для выращивания растений в течение круглого года или только для рассады в холодное время с последующей высадкой ее в грунт при наступлении благоприятных в температурном отношении условий. В период же похолоданий на небольших участках растения накрывают пленкой или бумагой. В последние годы широкое распространение получает также практика использования защищенного грунта – стеклянных зимних теплиц на электрическом обогреве и пленочных весенних – без обогрева. Широко применяют рассадный способ выращивания (томатов, огурцов), хотя он очень трудоемок; главное преимущество его заключается в более раннем посеве и удлинении естественного вегетационного периода.

Применяют регулирование времени посева с использованием нескольких сроков, что дает возможность при повреждении или гибели ранних посевов получать продукцию с более поздних. При отсутствии же похолоданий урожай даст и ранний посев.

Еще в XVIII в. садоводом Е.А. Грачевым был применен прием закаливания семян перед посевом постоянной низкой температурой. В дальнейшем этот прием разрабатывался В.И. Эдельштейном (1962) – однократное промораживание и А.Е. Вороновой (1950) – закаливание при переменных температурах. Суть закаливания заключается в воздействии холодом на растение в начале его жизни, что вызывает адаптивные перестройки метаболизма в течение последующей жизни. В результате происходит повышение холодоустойчивости растений, активизация их роста и увеличение урожая.

Предпосевное термическое закаливание семян холодом оказывает на них сильное физиологическое действие: повышается

активность гидролитических и окислительных ферментов, активизируется дыхание, то есть происходит общая стимуляция жизнедеятельности.

В растениях, выросших из закаленных семян, тоже наблюдается изменение физиологических процессов. Так же, как и в семенах, в них усиливаются многие ферментативные процессы, улучшается энергетический обмен, активизируется образование хлорофилла и фотосинтез, ускоряются ростовые процессы. Все это в конечном счете приводит к повышению урожая закаленных растений. Следует отметить, что не все растения способны к холодовому закаливанию, поэтому, прежде чем широко применять этот прием, необходимо проверить его на конкретном материале.

Известны попытки повышения холодоустойчивости химическим путем. Установлено повышение холодоустойчивости хлопчатника при обработке семян нитратом аммония. Е. Я. Ермолаева (1956) наблюдала повышение холодоустойчивости томатов после дополнительного внесения фосфора. Холодоустойчивость повышается при обработке семян многими микроэлементами (Лебедева, 1978). Прием химической регуляции холодоустойчивости широко внедрен в производство.

Установлено также положительное влияние на холодоустойчивость растений некоторых гормональных веществ. О. А. Зауралов (1963) наблюдал активизацию роста растений кукурузы и огурца при обработке их верхушечных почек гибберелловой кислотой. В. И. Жидкин и О. А. Зауралов (1983) установили повышение холодоустойчивости и продуктивности проса в результате обработки семян и растений регуляторами роста: индолил-3-уксусной и гибберелловой кислотами. Есть данные и о влиянии других физиологически активных веществ на повышении холодоустойчивости растений: хлорхолинхлорида, 2,4-Д, янтарной кислоты, а также опудривания семян тиурамом (ТМТД). Рекомендации по применению некоторых из этих веществ даны сельскохозяйственным органам.

Кроме агротехнических способов повышения холодоустойчивости теплолюбивых растений перспективным является селекционный путь – выведение холодоустойчивых сортов, однако он длителен и сложен, так как признаки устойчивости к неблагоприятным факторам и признаки продуктивности не всегда совпадают. Несмотря на это, более холодоустойчивые сорта кукурузы, огурца, томатов все же созданы и успешно внедряются в северных частях ареалов распространения этих растений.

4. Засухо- и жароустойчивость

4.1. Понятие о засухе и засухоустойчивости растений

Вода является основной составной частью растений. Она принимает участие в процессах транспорта веществ, метаболизме, терморегуляции, обуславливает структуру клетки и тургорное состояние всего растения. Подсчитано, что с занимаемой площади пшеница при среднем урожае 1,7 – 1,8 т/ га расходует 300 – 320 мм воды, что часто существенно превышает количество осадков, выпавших за период вегетации. Значительный недостаток воды в воздухе и почве тормозит рост и развитие растений, а следовательно, снижает урожаи. В засушливые годы в районах Нечерноземья отмечается потеря 1/3 урожая сельскохозяйственных культур, особенно зерновых (по сравнению со средним урожаем, выращенным в оптимальных условиях). Поэтому проблемы повышения засухоустойчивости растений являются общебиологическими и необходимость их решения продиктована потребностью получения высоких урожаев сельскохозяйственных культур в неблагоприятных условиях засухи.

В нашей стране губительное влияние засухи на растения всегда было в центре внимания правительства и общественности, так как главные земледельческие районы страны расположены в зоне недостаточного увлажнения. Поэтому изучение засухи и ее физиологического действия на растения в России было начато на заре развития науки о физиологии растений. Первым, кто обратил внимание на явление засухи, был К. А. Тимирязев (1948). Его статья «Борьба растения с засухой» – отклик на страшную засуху 1891г. в Поволжье, которая в условиях дореволюционной России вылилась в национальное бедствие. Позднее крупные работы по водному обмену растений и засухоустойчивости были выполнены Н.А. Максимовым, А.М. Алексеевым и др. физиологами.

Прежде чем рассматривать вопросы засухоустойчивости, необходимо установить, что такое засуха. Засухой обычно считается продолжительный ненормально сухой бездождный период, обусловленный высоким атмосферным давлением и сопровождающийся высокой температурой и низкой влажностью воздуха. В такой период объем испарения воды во много раз превышает количество выпавших осадков.

Часто в определениях засухи отсутствует объект воздействия засухи – само растение, которое, собственно, и является мерилом

действия засушливой погоды. Н. А. Максимов в свое время отмечал, что засуху нельзя представлять просто как определенную степень сухости и нагретости воздуха и как малое содержание воды в почве. Правильнее называть засухой такую комбинацию атмосферных и почвенных условий, при которых происходит глубокое и длительное нарушение водного режима растений. Засуха может быть только там, где есть растения, мы познаем ее только через действие на растения.

Различают два типа засухи: атмосферную и почвенную. Атмосферная характеризуется низкой влажностью воздуха при достаточном содержании воды в почве. Она вызывает временное обезвоживание растений – полуденный водный дефицит вследствие того, что транспирация превышает поступление воды. В ночные часы при замедлении или полном прекращении транспирации растение вновь набирает необходимое количество воды. Атмосферная засуха считается менее опасной, чем почвенная, если она не сопровождается суховеем или мглой. При суховее – сухом горячем ветре – растения могут совершенно высохнуть в течение нескольких часов. При длительном отсутствии дождя атмосферная засуха переходит в почвенную, когда содержание воды в почве снижается до пределов недоступной влаги. Эта засуха более опасна, она вызывает длительное завядание, которое может окончиться гибелью растения.

Многие растения приспосабливаются к неблагоприятным условиям засухи, у них развивается засухоустойчивость, то есть способность переносить засуху без значительного снижения урожая. Таким образом, существуют засухоустойчивые и незасухоустойчивые растения, которые различаются между собой тем, что недостаток воды оказывает на первые гораздо меньшее физиологическое действие, чем на вторые.

4.2. Влияние недостатка воды на растение

Недостаток воды в тканях растений создается, когда расход воды при транспирации превышает ее поступление. Водный дефицит может возникнуть в жаркую солнечную погоду к середине дня, при этом увеличивается сосущая сила листьев, что активизирует поступление воды из почвы. Растения регулируют уровень водного дефицита, меняя отверстие устьиц. Обычно при завядании листьев водный дефицит их восстанавливается в вечерние и ночные часы (временное завядание). Глубокое завядание наблюдается при отсутствии в почве доступной для растения воды. Это завядание чаще всего приводит растения к гибели.

Характерный признак устойчивого водного дефицита – сохранение его в тканях утром, а также прекращение выделения пасоки из срезанного стебля. Действие засухи в первую очередь приводит к уменьшению в клетках свободной воды, что изменяет гидратные оболочки белков цитоплазмы и сказывается на функционировании белков-ферментов. При длительном завядании снижается активность ферментов синтеза и активируются гидролитические процессы, в частности протеолиз, что ведет к увеличению содержания в клетках низкомолекулярных белков. В результате гидролиза полисахаридов в тканях накапливаются растворимые углеводы, отток которых из листьев замедлен. Под влиянием засухи в листьях снижается количество РНК вследствие уменьшения ее синтеза и активации рибонуклеаз. В цитоплазме наблюдается распад полирибосомных комплексов. Изменения, касающиеся ДНК, происходят лишь при длительной засухе. Из-за уменьшения свободной воды возрастает концентрация вакуолярного сока. Изменяется ионный состав клеток, облегчаются процессы выхода из них ионов.

В большинстве случаев суммарный фотосинтез при недостатке влаги снижается, хотя иногда на начальных этапах обезвоживания наблюдается некоторое увеличение его интенсивности. Снижение скорости фотосинтеза может быть следствием: 1) недостатка CO_2 из-за закрытия устьиц, 2) нарушения синтеза хлорофиллов, 3) разобщения транспорта электронов и фотофосфорилирования, 4) изменений в фотохимических реакциях и реакциях восстановления CO_2 , 5) нарушения структуры хлоропластов, 6) задержки оттока ассимилятов из листьев при длительном водном дефиците.

При обезвоживании у растений, не приспособленных к засухе, значительно усиливается интенсивность дыхания (возможно, из-за большого количества субстратов дыхания – сахаров), а затем постепенно снижается. У засухоустойчивых растений в этих условиях существенных изменений дыхания не наблюдается или отмечается небольшое усиление.

В условиях водного дефицита быстро тормозится клеточное деление и особенно растяжение, что приводит к формированию мелких клеток. Вследствие этого задерживается рост самого растения, особенно листьев и стеблей. Рост корней в начале засухи даже ускоряется и снижается лишь при длительном недостатке воды в почве. Корни реагируют на засуху рядом защитных приспособлений: опробковением, суберинизацией экзодермы, ускорением дифференцировки клеток, выходящих из меристемы, и др.

Таким образом, засуха оказывает сильное и разностороннее действие на физиологические процессы, происходящие в растениях, изменяет большинство из них. Все эти изменения сильнее выражены у растений, чувствительных к засухе, чем у засухоустойчивых.

Растения в течение вегетации в разные периоды своего развития обнаруживают неодинаковую чувствительность к недостатку воды. Устойчивость к засухе падает, например, во время образования генеративных органов. (Это объясняется повторением того процесса развития, который прошли в своей эволюции наземные растения, вышедшие из воды на сушу: жизнь зародилась в воде, и половой процесс совершался в водной среде, поэтому образование органов цветка и созревание пыльцы происходит только при достаточном содержании воды в растении). Такие периоды у растений называются критическими. Особенно резко выражен критический период у хлебных злаков. Засуха в этот период снижает урожай за счет уменьшения числа зерен в колосе и абсолютной массы зерна. У злаков во время засухи повреждается пыльца и процесс оплодотворения протекает ненормально, отчего в растениях наблюдается череззерница. У двудольных в критический период засухой повреждается семяночка, что приводит к снижению числа завязавшихся семян. Критический период у засухоустойчивых растений бывает короче, чем у незасухоустойчивых, поэтому первые легче переносят недостаток воды и в этот период.

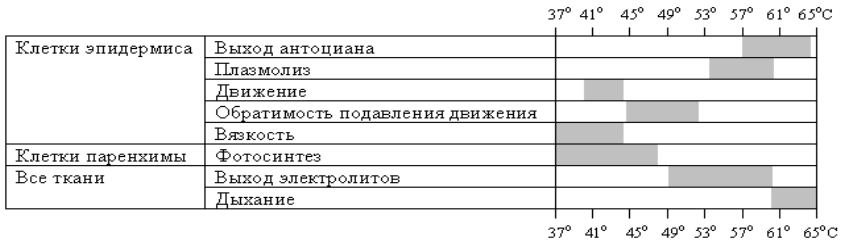
В процессе онтогенеза растение формирует засухоустойчивость под влиянием условий существования. Даже на одном растении не все листья равноценны по этому качеству: листья верхних ярусов более устойчивы к засухе (они приобретают ксероморфное строение из-за недостатка воды), у них большее число устьиц на единице поверхности, хорошо развита проводящая система, клетки и межклетники мелкие, палисадная паренхима лучше сформирована, чем губчатая, клетки эпидермиса покрыты более плотной оболочкой.

4.3. Влияние перегрева на физиологические процессы

Во время засухи наряду с обезвоживанием происходит перегрев растений. При действии высоких температур (35°C и выше) наблюдаются два типа изменения вязкости цитоплазмы: чаще увеличение, реже снижение. Возрастание вязкости цитоплазмы замедляет ее движение (табл.1), но процесс обратим даже при 5-минутном воздействии температуры 51° С.

Таблица 1

Развитие признаков повреждения в клетках листьев традесканции по мере увеличения температуры при пятиминутном нагревании (по В. Я. Александрову, 1964)



Примечание. Начало окрашенных в серый цвет полосок показывает температуру, при которой наблюдаются первые отклонения от нормы, а их конец – температуру максимального повреждения

Высокая температура увеличивает концентрацию клеточного сока и проницаемость клеток для мочевины, глицерина, эозина и других соединений. В результате экзоосмоса веществ, растворенных в клеточном соке, постепенно снижается осмотическое давление. Однако при температурах выше 35° С вновь отмечается рост осмотического давления из-за усиления гидролиза крахмала и увеличения содержания моносахаров. Как следует из табл. 1, у листьев традесканции выход электролитов индуцируется под влиянием температуры, более высокой по сравнению с температурой, меняющей вязкость цитоплазмы и ее движение. При этом потеря свойства полупроницаемости тонопласта (оцениваемая по выходу антоциана) вызывается лишь кратковременным действием очень высоких температур (57 – 64° С).

Процесс фотосинтеза более чувствителен к действию высоких температур, чем дыхание. Гидролиз полимеров, в частности белков, ускоряющийся при водном дефиците, значительно активизируется при высокотемпературном стрессе. Распад белков идет с образованием аммиака, который может оказывать отравляющее действие на клетки у неустойчивых к перегреву растений. У жаростойких растений наблюдается увеличение содержания органических кислот, связывающих избыточный аммиак. Еще одним способом защиты от перегрева может служить усиленная транспирация, обеспечиваемая мощной корневой системой. В других случаях (суккуленты) жаростойкость определяется высокой вязкостью цитоплазмы и повышенным содержанием прочно связанной воды.

Растения, как и другие живые организмы, отвечают на внезапное повышение температуры быстрой активацией небольшой группы генов, кодирующих белки теплового шока (БТШ). Система БТШ – очень древняя и консервативная. Она возникла задолго до появления на Земле зеленых растений. Функция БТШ у прокариот заключается в обеспечении выживания *индивидуальной* клетки при экстремальных температурах. Растения же, как правило, состоят из огромного количества клеток, каждая из которых подобно прокариотическим клеткам отвечает на гипертермию индукцией экспрессии генов теплового шока и тем самым запускает программу собственного выживания. Интересно, что растение как целый организм не может контролировать работу системы теплового шока в собственных клетках. Это означает, что БТШ в растении ведут себя так, как если бы они функционировали в изолированной клетке, а не в составе многоклеточного организма.

Повышение температуры среды обитания на 10 – 15⁰ С по сравнению с ее оптимальной величиной для данного вида инициирует полное перепрограммирование метаболизма, которое обеспечивает поддержание жизни клетки в жестких, «аварийных» условиях. Оно заключается в возникновении БТШ и «отключении» биохимических путей, несущественных для выживания при гипертермии.

Растения отвечают на тепловой шок очень быстрой индукцией экспрессии генов теплового шока и массивным синтезом кодируемых ими белков. Так, мРНК белков теплового шока обнаруживаются в клетках уже через 3 – 5 мин после повышения температуры, а сами белки – через 10 – 15 мин. Максимальное содержание БТШ наблюдается через 0,5 – 3,5 ч. При этом каждая клетка синтезирует десятки тысяч копий различных молекул белков теплового шока, затем количество их начинает уменьшаться, т.е. синтез БТШ имеет кратковременный (транзитный) характер.

Транзитный характер новообразования БТШ наблюдается лишь при *нелетальном* повышении температуры. Одновременно с торможением работы системы теплового шока восстанавливается «нормальный» клеточный метаболизм, но уже адаптированный к работе в новых условиях. При летальном повышении температуры транзитность функционирования системы теплового шока нарушается, что свидетельствует о гибели организма. Следовательно, действие белков теплового шока приурочено к начальному периоду ответа растений на повышение температуры. БТШ, временно защищая организм от гибели, тем самым создают условия для его последующей долговременной адаптации.

В настоящее время выделяют 5 групп белков теплового шока, которые обозначаются по молекулярным массам их основных компонентов: БТШ-90, БТШ-70, БТШ-60, БТШ-20 и БТШ-8,5. Большинство этих белков удивительно консервативны. Так, например, БТШ-70 кукурузы, дрозофиллы и человека идентичны на 75 %. Все БТШ кодируются мультигенными семействами, содержащими до 10 и более генов. Главным отличием системы БТШ растений по сравнению с белками других организмов является многокомпонентность и сложность состава низкомолекулярных (15 – 30 кДа) полипептидов, не гомологичных соответствующим БТШ других организмов. Именно с функционированием низкомолекулярных БТШ связывают защитную роль данной системы в растениях. БТШ локализируются в ядре, цитозоле, клеточных органеллах и функционируют в клетках в виде высокомолекулярных комплексов.

Система БТШ достаточно специфична по отношению к высокой температуре. Синтез всех белков теплового шока происходит лишь при повышении температуры, хотя отдельные компоненты этой системы синтезируются и в ответ на действие стрессоров другой природы. Например, в дрозофилле свыше 100 разных факторов индуцируют синтез индивидуальных БТШ. В растениях сои транскрипция гена одного из низкомолекулярных БТШ увеличивалась в 5 – 10 раз в ответ на действие не только теплового, но и солевого шока, ионов тяжелых металлов, ингибиторов окислительного фосфорилирования и высоких концентраций гормонов.

Механизмы, обеспечивающие максимальную скорость синтеза БТШ. Непременным условием выживания организма при повреждающем действии высокой температуры является максимальная скорость активации генов теплового шока и синтеза кодируемых ими белков. Как же организм решает эту проблему?

Известно, что гены эукариот состоят из экзонов и интронов. Самым медленным этапом экспрессии генов в эукариотических клетках является сплайсинг. Чтобы обеспечить максимальную скорость экспрессии генов теплового шока и тем самым увеличить вероятность выживания организма в экстремальных условиях, необходимо до минимума сократить время, затрачиваемое клеткой на сплайсинг мРНК. Для решения этой проблемы эволюция пошла самым радикальным путем, вообще удалив интроны из генов теплового шока, исключив тем самым необходимость сплайсинга. Поэтому гены теплового шока принадлежат к немногочисленной группе

эукариотических генов, скорость экспрессии которых является максимальной.

Высокая скорость индукции экспрессии генов теплового шока при гипертермии обусловлена также очень эффективным механизмом их активации в ответ на повышение температуры (рис. 4).

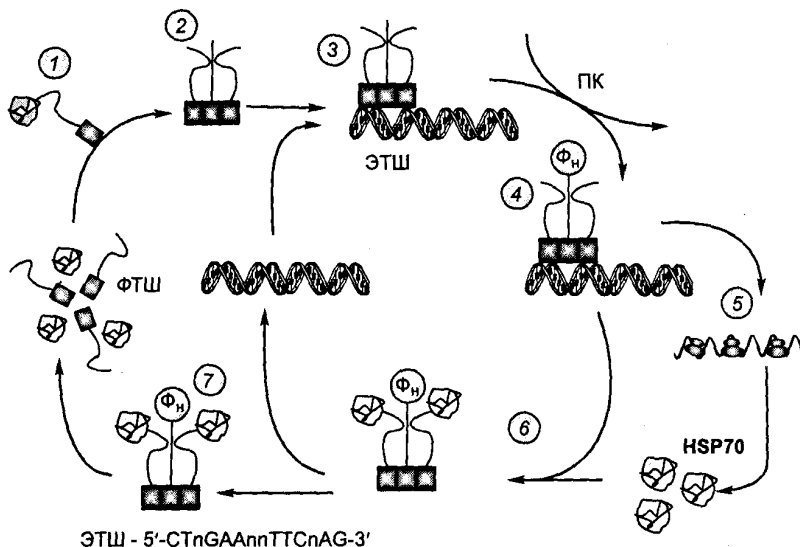


Рис. 4. Индукция экспрессии гена БТШ-70:

ЭТШ – элемент теплового шока; ФТШ – фактор теплового шока; ПК – протеинкиназа; Φ_n – остаток фосфора; 1 – комплекс ФТШ с БТШ-70; 2 – освобождение ФТШ от БТШ-70 при повышении температуры и образование комплекса из трех ФТШ; 3 – триплет ФТШ узнает ЭТШ; 4 – один из ФТШ фосфорилируется протеинкиназой, что индуцирует экспрессию гена ТШ; 5 – на мРНК синтезируются БТШ-70; 6 – БТШ-70 связываются с ФТШ, это приводит к диссоциации комплекса ФТШ и ЭТШ; 7 – триплет ФТШ распадается до очередного повышения температуры

Из представленной схемы видно, что каждый ген теплового шока содержит в своей промоторной области регуляторный фрагмент, так называемый *элемент теплового шока* (ЭТШ). ЭТШ является мишенью для регуляторного белка – транс-фактора, *фактора теплового шока* (ФТШ). При нормальной температуре ФТШ неактивен и, как мономер, образует комплекс с соответствующим белком теплового шока. При повышении температуры этот комплекс

диссоциирует и ФТШ приобретает способность образовывать тримерную структуру с двумя регуляторными белками. В форме тримера фактор теплового шока приобретает способность узнавать регуляторную область в промоторе соответствующего гена и связываться с ней. После связывания с элементом теплового шока тримерная структура фактора фосфорилируется, что позволяет ей начать транскрипцию гена теплового шока, приводящую к синтезу соответствующей мРНК и последующему новообразованию кодируемого ею белка.

Вновь синтезированные белки теплового шока связываются с соответствующими факторами теплового шока, пока еще соединенными с промотором гена. Затем весь комплекс диссоциирует, каждый мономер фактора теплового шока связывается с соответствующим белком и находится в этом состоянии до нового повышения температуры.

Получение энергии для синтеза БТШ. При действии экстремальной температуры растение находится на пределе своих функциональных, структурных и энергетических возможностей. Для выживания в этих условиях необходимы максимально быстрая мобилизация и формирование защитных систем, что невозможно без соответствующего энергообеспечения. Особенно много энергии требуется для быстрого новообразования большого количества молекул БТШ, однако при повреждающем действии высокой температуры АТФ используется не только для образования защитных белков, но и для поддержания основных жизненных функций клетки. Следовательно, в этих условиях идет жесткая конкуренция между «аварийными» защитными системами и «нормальным» клеточным метаболизмом.

Исчерпав имеющиеся в клетке энергетические ресурсы (дыхательные субстраты, восстановленные коферменты), растение переходит к быстрому отключению «нормальных» метаболических путей, не связанных с выживанием организма в экстремальных условиях. Роль биологических «выключателей» различных биохимических процессов выполняют *скоростьимитирующие регуляторные белки*. Так, например, перенесение зародышей куколя с 30⁰ С на 45⁰ С вызывает блокирование ассимиляции неорганического азота. Это происходит за счет ингибирования транскрипции гена нитратредуктазы – ключевого фермента ассимиляции нитрата – и разрушения имеющихся мРНК, необходимых для синтеза этого фермента и полной инактивации существующих в клетке молекул нитратредуктазы (рис. 5). Частичное ингибирование «нормального»

клеточного метаболизма на фоне интенсивного повреждения является одним из необходимых условий выживания. Столь жесткая экономия энергетических ресурсов позволяет клетке синтезировать огромное количество белков теплового шока. Попытаемся понять, как БТШ защищают клетку от гибели.

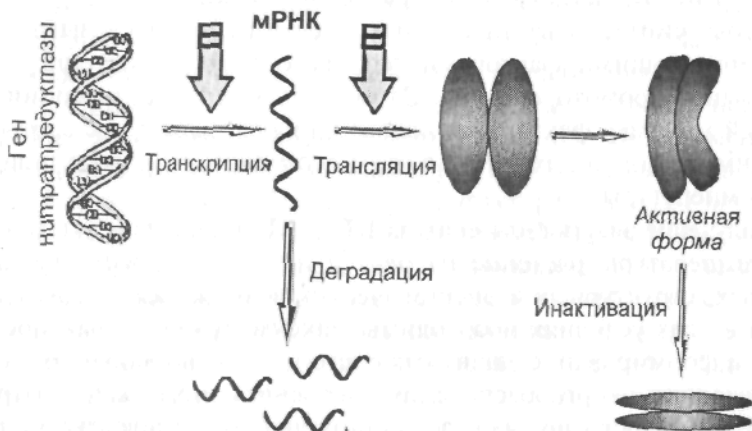


Рис. 5. Блокирование высокой температурой экспрессии гена нитратредуктазы

Функции БТШ. Экспрессия генов теплового шока и синтез соответствующих белков в ответ на повышение температуры сопровождается, как правило, повышением термоустойчивости организма. Об этом свидетельствуют многочисленные результаты генетических, молекулярно-биологических и, в меньшей мере, физиологических экспериментов. Установлено, например, что клетки *E. coli* или дрожжей, дефектные по одному или нескольким генам теплового шока, погибают при более низких температурах по сравнению с клетками дикого типа. Меньшую устойчивость к высокой температуре имеют также клетки растений, синтезирующие БТШ с нарушенной структурой. Нарушение структуры БТШ происходит, если во время их синтеза обычные аминокислоты заменяются на «испорченные». Напротив, трансгенные организмы, способные к новообразованию больших количеств индивидуальных БТШ, как правило, оказываются более устойчивыми, хотя из этого правила есть некоторые исключения.

В настоящее время защитная роль практически всех групп БТШ описывается при помощи модели молекулярного «шаперона» (от фран. *chaperon* – нянька). Это название очень точно отражает суть защитной

роли БТШ. Предполагается, что в экстремальных условиях БТШ в индивидуальном порядке «опекают» функционирование конкретных макромолекул, мембран, клеточных структур и освобождают клетки от поврежденных компонентов, что и позволяет поддерживать клеточный гомеостаз в экстремальных условиях.

В соответствии с этой моделью БТШ повышают термоустойчивость клеток, обеспечивая следующие процессы:

- АТФ-зависимую стабилизацию нативной пространственной структуры белков, необходимую для проявления их биологической активности;

- правильную сборку олигомерных структур в условиях гипертермии;

- стабилизацию при стрессе ферментов и мРНК, участвующих в синтезе белков «нормального» клеточного метаболизма;

- транспорт веществ через мембраны, например хлоропластов и митохондрий;

- дезагрегацию неправильно собранных макромолекулярных комплексов;

- «освобождение» клетки от денатурированных макромолекул и реутилизацию входивших в них мономеров с помощью убиквнтинов.

Убиквнтины – это целый класс низкомолекулярных белков теплового шока, выполняющих в клетке роль санитаров. Экспрессия генов убиквнтинов индуцируется, подобно генам других БТШ, в ответ на внезапное повышение температуры. Они обладают уникальной способностью безошибочно распознавать макромолекулы с нарушенной структурой, «метить» их и разрушать. Механизм действия убиквнтиновой системы у растений крайне сложен и требует участия ряда дополнительных белковых молекул. Убиквнтины имеются лишь в эукариотических клетках. Однако в клетках прокариот также имеются индивидуальные БТШ, обладающие протеолитическими свойствами, что свидетельствует о важности данной системы для выживания организма в экстремальных условиях.

Таким образом, если анатомические и физиологические приспособления, возникшие у растения в процессе филогенеза, не могут защитить его от экстремальной температуры, то выживание растения в первый момент повреждающего действия будет определяться почти исключительно скоростью и эффективностью синтеза белков теплового шока. Однако БТШ защищают клетки лишь в течение очень небольшого времени. Синтез БТШ имеет выраженный транзитный характер. Длительный синтез БТШ невозможен из-за крайне высокой потребности в энергии. Белки теплового шока,

предотвращая быструю гибель организма, создают тем самым условия для формирования более совершенных *долговременных* механизмов адаптации.

4.4. Приспособление растений к засухе

Как уже отмечалось, неблагоприятное действие засухи состоит в том, что растения испытывают недостаток воды или комплексное влияние обезвоживания и перегрева. Еще в 1895 г. Е. Варминг (Дания) разделил растения на 4 основных типа: ксерофиты, мезофиты, гидрофиты, гигрофиты.

Ксерофиты (греч. *xerox* – сухой) – растения засушливых мест: полупустынь, саванн, степей – где воды в почве мало, а воздух сухой и горячий. Из культурных растений к этой группе относится сорго.

Гигрофиты (греч. *hygros* – влажный) – наземные растения, обитающие в районах с большим количеством осадков и высокой влажностью воздуха. Наиболее типичными представителями гигрофитов являются обитатели влажной и теплой атмосферы тропических и наших тенистых лесов.

Гидрофиты (греч. *gidro* – вода) – водные растения с листьями, частично или полностью погруженными в воду или плавающими. К гидрофитам относится рис.

Мезофиты (греч. *mesos* – средний, промежуточный) – растения, произрастающие в условиях умеренной влажности.

Засухоустойчивость – это способность растений в течение онтогенеза переносить засуху и осуществлять в этих условиях рост и развитие благодаря наличию ряда приспособительных свойств.

У растений засушливых местообитаний – ксерофитов – выработались приспособления, позволяющие переносить периоды засухи.

Растения используют три основных способа защиты: 1) предотвращение излишней потери воды клетками (избегание высыхания), 2) перенесение высыхания, 3) избегание периода засухи. Наиболее общими являются приспособления для сохранения воды в клетках.

Группа ксерофитов очень разнородна. По способности переносить условия засухи различают следующие их типы (по П. А. Генкелю):

1. Суккуленты (по Н. А. Максиму – ложные ксерофиты) – растения, запасующие влагу (кактусы, алоэ, очиток, молодило, молочай). Вода концентрируется в листьях или стеблях, покрытых

толстой кутикулой, волосками. Транспирация, фотосинтез и рост осуществляются медленно. Они плохо переносят обезвоживание. Корневая система распространяется широко, но на небольшую глубину.

2. Несуккулентные виды по уровню транспирации делятся на несколько групп.

а) Настоящие ксерофиты (эвксерофиты – полынь, вероника беловочайная и др.). Растения с небольшими листьями, часто опушенными, жароустойчивы, транспирация невысокая, способны выносить сильное обезвоживание, в клетках высокое осмотическое давление. Корневая система сильно разветвлена, но на небольшой глубине.

б) Полуксерофиты (гемиксерофиты – шалфей, резак и др.). Обладают интенсивной транспирацией, которая поддерживается деятельностью глубокой корневой системы, часто достигающей грунтовых вод. Плохо переносят обезвоживание и атмосферную засуху. Вязкость цитоплазмы у них невелика.

в) Стипаксерофиты – степные злаки (ковыль и др.) приспособлены к перенесению перегрева, быстро используют влагу летних дождей, но переносят лишь кратковременный недостаток воды в почве.

г) Пойкилоксерофиты (лишайники и др.) не способны регулировать свой водный режим и при значительном обезвоживании впадают в состояние покоя (анабиоз). Способны переносить высушивание.

3. Эфемеры – растения с коротким вегетационным периодом, совпадающим с периодом дождей (способ избегания засухи в засушливых местообитаниях).

Изучая физиологическую природу засухоустойчивости ксерофитов, Н. А. Максимов (1953) показал, что эти растения не являются сухолобивыми: обилие воды в почве способствует их интенсивному росту. Устойчивость к засухе заключается в их способности переносить потерю воды.

Растения-мезофиты также могут приспособляться к засухе. Изучение приспособлений листьев к затрудненным условиям водоснабжения (В. Р. Заленский, 1904) показало, что анатомическая структура листьев различных ярусов на одном и том же растении зависит от уровня водоснабжения, освещенности и т.д. Чем выше по стеблю расположен лист, тем мельче его клетки, больше устьиц на единицу поверхности, а размер их меньше, гуще сеть проводящих пучков, сильнее развита палисадная паренхима и т.д. Такого рода

закономерности изменений листового аппарата получили название закона Заленского. Было выяснено, что более высоко расположенные листья часто попадают в условия худшего водоснабжения (особенно у высоких растений), но обладают более интенсивной транспирацией. Устьица у листьев верхних ярусов даже при водном дефиците дольше остаются открытыми. Это, с одной стороны, поддерживает процесс фотосинтеза, а с другой – способствует увеличению концентрации клеточного сока, что позволяет им оттягивать воду от ниже расположенных листьев. Поскольку сходные особенности строения свойственны ряду ксерофитов, такая структура листьев получила название ксероморфной (рис. 6). Следовательно, возникновение ксероморфной структуры листьев – одно из анатомических приспособлений к недостатку воды, так же как заглупление устьиц в ткани листа, опушенность, толстая кутикула, редукция листьев и др.



Рис. 6. Строение листа: ксероморфное (а) и нексероморфное (б)

Биохимические механизмы защиты предотвращают обезвоживание клетки, обеспечивают детоксикацию продуктов распада, способствуют восстановлению нарушенных структур цитоплазмы. Высокую водоудерживающую способность цитоплазмы в условиях засухи поддерживает накопление низкомолекулярных гидрофильных белков, связывающих в виде гидратных оболочек значительные количества воды. Этому помогает также взаимодействие белков с пролином, концентрация которого значительно возрастает в условиях водного стресса, а также увеличение в цитоплазме содержания моносахаров.

Интересным приспособлением, уменьшающим потерю воды через устьица, обладают суккуленты. Благодаря особенностям процесса фотосинтеза (САМ-метаболизм) в дневные часы в условиях высокой температуры и сухости воздуха пустыни их устьица закрыты, поскольку CO_2 фиксируется ночью.

Детоксикация избытка образующегося при протеолизе аммиака осуществляется с участием органических кислот, количество которых возрастает в тканях при водном дефиците и высокой температуре. Процессы восстановления после прекращения засухи идут успешно, если сохранены от повреждения при недостатке воды и перегреве генетические системы клеток. Защита ДНК от действия засухи состоит в частичном выведении молекулы из активного состояния с помощью ядерных белков и, возможно, как в случае теплового стресса, с участием специальных стрессовых белков. Поэтому изменение количества ДНК обнаруживаются лишь при сильной и длительной засухе.

Засуха вызывает существенные перестройки в гормональной системе растений (рис. 7): уменьшается содержание гормонов-активаторов роста – ауксина, цитокинина, гиббереллинов, стимуляторов роста фенольной природы – и возрастает уровень абсцизовой кислоты и этилена.

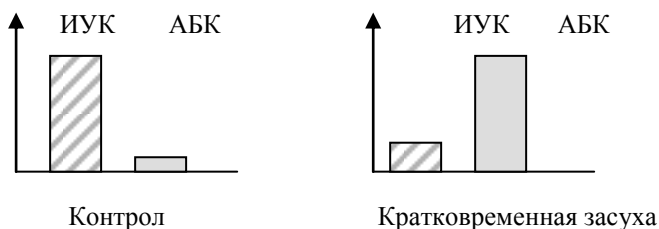


Рис. 7. Перестройки в гормональной системе

Приспособительный характер такого перераспределения очевиден, так как для поддержания роста необходима вода. Поэтому в условиях засухи от быстроты остановки ростовых процессов часто зависит выживание растения. При этом на ранних этапах засухи, по-видимому, главную роль играет стремительное возрастание содержания ингибиторов роста, поскольку даже в условиях сбалансированного водоснабжения клеток срочные реакции закрывания устьиц у растений осуществляются за счет ускоренного (в течение нескольких минут при водном дефиците 0,2 МПа) увеличения содержания ABK. Пороговые величины водного потенциала, вызывающие увеличение ABK у растений-мезофитов, могут зависеть от степени засухоустойчивости растений: для кукурузы это 0,8 МПа, для сорго – 1 МПа. Содержание гормона в тканях в среднем увеличивается на порядок со скоростью 0,15 мкг/г сырой массы в час. Закрывание устьиц уменьшает потерю воды через транспирацию.

Кроме того, АБК способствует запасанию гидратной воды в клетке, поскольку активирует синтез пролина, увеличивающего оводненность белков клетки в условиях засухи. АБК тормозит также синтез РНК и белков, накапливаясь в корнях, задерживает синтез цитокинина. Таким образом, увеличение содержания АБК при водном дефиците уменьшает потерю воды через устьица, способствует запасанию гидратной воды белками и переводит обмен веществ клеток в режим «покоя».

В условиях водного стресса отмечается значительное выделение этилена. Так, в листьях пшеницы при уменьшении содержания воды на 9 % образование этилена возрастает в 30 раз в течение 4 ч. Выяснено, что водный стресс увеличивает активность синтетазы 1-аминоциклопропанкарбоновой кислоты, катализирующей ключевую реакцию биосинтеза этилена. При улучшении водного режима выделение этилена возвращается к норме. У многих растений при действии засухи (воздушной и почвенной) обнаружено также накопление ингибиторов роста фенольной природы (хлорогеновой кислоты, флавоноидов, фенолкарбоновых кислот).

Отмеченные выше изменения содержания фитогормонов-ингибиторов наблюдаются у растений-мезофитов при засухе. У пойкилоксерофитов, переходящих при наступлении засухи в состояние анабиоза, прекращение роста не связано с накоплением ингибиторов роста.

Снижение содержания гормонов-активаторов роста, в частности ИУК, происходит, по-видимому, вслед за остановкой роста. Например, в листьях подсолнечника, в верхушках стеблей и колосках пшеницы и других растений рост начинает подавляться уже при влажности почвы, составляющей 60 % от полевой влагоемкости, а количество ауксинов заметно снижается в условиях почвенной засухи при влажности почвы около 30 % от полевой влагоемкости. Уменьшение ауксина в тканях при засухе может быть связано с низким содержанием его предшественника – триптофана, а также с подавлением транспорта ауксинов по растению. Обработка растений в условиях засухи растворами ауксина, цитокинина, гиббереллина усугубляет отрицательное действие засухи. Однако опрыскивание растений цитокинином в период восстановления после засухи значительно улучшает состояние растений. Кроме того, цитокинин увеличивает жаростойкость растений (в частности, улучшает всхожесть семян). Как предполагает О. Н. Кулаева (1973), это защитное действие цитокининов может быть связано с их влиянием на структурное и

функциональное состояние макромолекулярных компонентов клетки, в частности на мембранные системы.

4.5. Приемы смягчения действия засухи

Защита растений от засухи производится различными путями. Селекция на засухоустойчивость – выведение засухоустойчивых сортов – является в России традиционным направлением. Она ведется в Научно-исследовательском институте сельского хозяйства Юго-Востока (г. Саратов), в Мироновском институте селекции и семеноводства, в Селекционно-генетическом институте (г. Одесса) и в других селекционных учреждениях. Выведенные засухоустойчивые сорта (например, пшеница Мироновская юбилейная-50) распространяются по всему миру.

Агротехнические приемы защиты растений от засухи разделяются на две группы: 1) повышение содержания воды в почве – полив, снегозадержание, задержание талых вод; 2) экономное расходование воды, достигаемое рыхлением. В плотной почве много капилляров, по которым вода интенсивно поднимается в верхние слои и испаряется. Рыхление разрушает их, и влага сохраняется в почве. Этой же цели служит борьба с сорняками – они затеняют растения, поглощают минеральные вещества и воду из почвы. Сорняки более устойчивы к неблагоприятным условиям (например, к засухе), чем культурные растения.

Более ранний сев яровых во влажную почву способствует лучшему развитию корневой системы и, следовательно, повышению устойчивости. Важное значение имеют регулирование корневого питания и достаточная обеспеченность растений макро- и микроэлементами. Известно, что азот, фосфор и калий улучшают коллоидно-химические свойства цитоплазмы и обводненность клеток. Микроэлементы бор, кобальт, марганец, цинк усиливают синтез гидрофильных коллоидов цитоплазмы, улучшают поглощательную способность корней и весь водообмен растений. Следовательно, рациональное внесение элементов минерального питания перед посевом и в виде подкормок значительно влияет на количество коллоидов, степень их гидратации, вязкость цитоплазмы и на характер обмена веществ, что приводит к повышению засухоустойчивости.

Известны специальные способы повышения засухоустойчивости. П. А. Генкелем (1982) предложен метод предпосевного закаливания семян к засухе. Давно замечено, что растения, перенесшие небольшую засуху, повторную переносят более легко, однако при этом

оказываются менее урожайными. Поэтому подобное закаливание растений к засухе неприемлемо. Тогда возникла мысль перенести засуху на более раннее время – на период набухания семян, что впоследствии оправдалось.

Закаливание проводится таким образом. Семена сельскохозяйственных культур перед посевом замачивают (на 1 кг семян 0,5 л воды), оставляют для набухания 1–2 суток, а затем подсушивают. В результате этого повышается засухоустойчивость растений и увеличивается урожайность. Это объясняется адаптацией точек роста зародыша семени, а затем и взрослого растения к частичному обезвоживанию протопласта под действием засухи. Под влиянием закаливания в клетках проростков повышается гидрофильность коллоидов и осмотическое давление, что приводит к повышению водоудерживающей силы биокolloидов протопласта, усилению интенсивности фотосинтеза и всего обмена веществ. У закаленных растений развивается анатомо-морфологическая структура, характерная для засухоустойчивых форм, и они имеют более развитую корневую систему. Закаленные растения получают высокую засухоустойчивость, но не снижают урожая и при достаточном увлажнении.

4.6. Орошение как основной путь борьбы с засухой

Орошение – древний прием земледелия – получило новое развитие в нашей стране как важнейший прием борьбы с засухой. Оно дает возможность получения дополнительной продукции с единицы площади. В то же время к орошаемым землям предъявляются требования высокой экономической эффективности, что возможно только при высокой их продуктивности.

Орошение оказывает прямое и косвенное действие. Косвенное влияние заключается в изменении микроклимата участка. Увеличение количества воды в почве и в воздухе приводит к усилению испарения и снижению температуры воздуха и почвы. Так смягчается микроклимат и улучшаются условия существования растений. Прямое влияние орошения – это его действие на физиологические процессы в растениях. Оно способствует обводнению тканей, увеличению транспирации, изменению коллоидно-химических свойств цитоплазмы в благоприятную сторону, нормализации процессов обмена (главным образом, увеличению синтетических процессов), активизации роста и фотосинтеза, снижению интенсивности дыхания.

К процессу орошения предъявляются такие требования как экономичность, продуктивность, рациональное использование и охрана водных ресурсов. Очень важно определить сроки полива. Редкий полив более экономичен, но для растения благоприятны частые поливы. Нередко пытаются установить сроки полива растений механически, поделив оросительную норму на число поливов, но это не лучший метод. Срок полива определяют также по влажности почвы. Оптимальным считается показатель 80 % от полной полевой влагоемкости. При его снижении до 60 % и ниже производят полив. Но влажность почвы отстает от потребности растений.

Оптимальный способ определения потребности растений в воде – по физиологическому состоянию растений (по концентрации клеточного сока, осмотическому давлению). Прием этот требует уточнения и разработки шкалы определения сроков полива в конкретных условиях прирастания растений.

Существует несколько способов полива. Самый древний – поверхностное орошение. Оно может быть лиманным (напуск талых вод) – но этот прием примитивен и в настоящее время не применяется. Более прогрессивно бороздовое орошение, но оно требует устройства дорогостоящих оросительных систем. В последнее время распространилось орошение дождеванием, которое имитирует естественный полив. Оно не требует строительства специальной системы, дождевальные установки легко передвигаются, расход воды при их использовании сравнительно невелик, поэтому данный прием получил широкое распространение. Дождевание к тому же легко сочетать с внесением внекорневых подкормок и регуляторов роста.

В последние годы усиленно испытывается подземное орошение – по специальным дренам или перфорированным трубам. Есть данные, свидетельствующие об его перспективности, но в широкую практику оно еще не вошло.

5. Солеустойчивость

5.1. Засоленные почвы

Изучение солеустойчивости растений имеет большое практическое значение, поскольку океаны, воды которых содержат 3 – 4 % солей, занимают около 75% поверхности Земли. Засоленные почвы занимают четверть поверхности суши. Кроме того, треть земель в мире подверглась ирригации и уже изменена в сторону избытка солей вследствие плохого дренажа.

Процессу засоления подвержены значительные площади (более 27 млн. га) на территории Российской Федерации (Нижнее Поволжье, Алтай, Западная и Восточная Сибирь, Южное Зауралье, северо-восточное Прикавказье).

Большое распространение имеют засоленные почвы на юге Украины, в Закавказье, Средней Азии, Казахстане. Значительные площади засоленных почв имеются также в Иране, Афганистане, Ираке, Турции, Сирии, Ливане, странах Аравийского полуострова, Монголии, Индии, Центральном Китае. Широко распространены они в северной и юго-западной частях Африки – в АРЕ, Алжире, Марокко, Тунисе, Индонезии. Много засоленных почв в США, Канаде, Мексике, Аргентине, Чили, Перу, Австралии. В Западной Европе площадь незасоленных земель незначительна – в заметных количествах они встречаются лишь в Венгрии, Румынии, Албании, Италии, Испании, вдоль южного побережья Балтийского моря.

Засоленными называют почвы, содержащие в своем профиле легкорастворимые соли в токсичных для растений количествах.

Засоление почв занимает одно из первых мест среди стрессовых факторов, ограничивающих мировое производство продуктов питания.

Засоленные почвы и современные центры континентального соленакопления приурочены к жарким областям земного шара, где наблюдается малое количество осадков, большая сухость и высокая температура воздуха в летний период, сильное испарение, значительно превышающее количество атмосферных осадков.

Происхождение засоленных почв исследователи связывают в основном с аридным климатом – периодическим избыточным увлажнением, вызываемым высоким уровнем грунтовых вод, и быстрым испарением влаги. Так, В. А. Ковда указывает, что наиболее типичные и резко выраженные процессы соленакопления в верхнем горизонте почвы приурочены к тем областям аридного климата пустыни, где формируются озерные, почвенные и грунтовые воды

максимальной минерализации. В более ослабленной форме эти процессы характерны и для других районов аридного и субаридного климата – полупустынных сухих степей и даже лесостепей.

Сущность процесса засоления почв заключается в том, что высокий уровень инсоляции резко усиливает испарение и транспирацию почвенной влаги, в результате чего происходит скопление легкорастворимых солей грунтовых вод в верхнем, корнеобитаемом слое почвы. Кроме того, в долинах рек засоление почвы может вызываться высоким уровнем минерализованных грунтовых вод.

Большую роль в аккумуляции водорастворимых солей в почвогрунтах играет растительность. При аэробном разложении органических остатков в них может накопиться большое количество легкорастворимых солей. Кроме того, соли, рассеянные в толщах пород, избирательно поглощаются специфическими видами галофильной растительности (некоторыми видами полыни, солероса) и концентрируются в верхних горизонтах.

Интенсивность перераспределения солей и накопление их в почвах определяются климатом (количеством осадков и величиной испарения), а также фильтрационными свойствами почв, почвообразовательных пород и растворимостью солей.

В течение года общее содержание солей в верхнем горизонте почвы подвержено значительным колебаниям. Это обусловлено водным режимом почвы, наличием в верхнем ее слое нисходящих и восходящих токов воды, переносящих легкорастворимые соли. При этом хлориды передвигаются в почве быстрее, чем сульфаты, и поэтому в почвах хлоридного засоления содержание солей в горизонтах А и В колеблется с большой амплитудой.

Наименьшее содержание солей в корнеобитаемом слое почвы отмечается в зимне-весенний период, когда талые воды и обильные осадки промывают их в подпочвенные горизонты. С начала лета и до осени содержание солей в верхнем слое почвы закономерно растет.

На этом фоне сезонных изменений наблюдаются временные колебания в содержании солей в почве, вызванные обильными осадками или поливами (при орошении), приводящими к промывке солей вглубь, или резкими повышениями температуры воздуха, или ветрами, усиливающими испарение влаги с поверхности почвы и ведущими к поднятию солей вверх с капиллярной влагой. Отмечается также, что общий уровень влажности почвы влияет на содержание в ней солей. Так, при поддержании постоянной влажности почвы на уровне 55, 65 и 80% от полной влагоемкости (ПВ) содержание суммы

солей и хлора в верхнем метровом слое почвы понижается в обратном от увеличения влажности порядке.

Однако, говоря о взаимоотношениях засоленных почв и растений, необходимо отметить еще один очень существенный момент. В естественных условиях основное количество солей растворено в почвенной влаге и на растения воздействует именно почвенный раствор повышенной концентрации. Поэтому при одинаковом содержании солей в почве (в расчете на ее сухую массу), но при разной ее влажности и, следовательно, при разной концентрации почвенного раствора эффект солевого воздействия на растения будет разным.

Процесс накопления солей, или засоление, бывает двух видов: первичное и вторичное. При первичном засолении распределение солей в почве происходит в результате различных процессов, происходящих в природе. Различают континентальное и морское соленакопление. Вторичное засоление возникает на орошаемых площадях в результате избыточных поливов, которые повышают уровень соленых грунтовых вод и способствует аккумуляции солей в почве.

В процессе засоления почвы накапливаются самые разнообразные соли, которые представляют собой различные соединения катионов: Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} – и анионов: Cl^- , SO_4^{2-} , CO_3^{2-} , HCO_3^- . Чистое засоление почвы каким-либо одним видом соли в природных условиях практически не встречается – обычно в почве присутствуют смеси хлористого и сернокислого натрия в различном отношении друг с другом; в отдельных районах к этим двум основным солям примешивается карбонат натрия.

В результате сложных и разнообразных реакций, происходящих в почвенном растворе, образуются соли: NaCl , Na_2SO_4 (глауберова соль), Na_2CO_3 , (сода нормальная), NaHCO_3 , MgCl_2 , MgSO_4 , MgCO_3 , $\text{Mg}(\text{HCO}_3)_2$, CaCl_2 , CaSO_4 (гипс), $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$.

Среди солей есть совершенно безвредные, мало вредные и оказывающие на растение сильно ядовитое действие. Но не все растения в равной мере страдают от одной и той же соли. Существует некоторая закономерность в ядовитом действии солей на растения. И если условно принять за единицу степень ядовитости сернокислого натрия (Na_2SO_4), то степень ядовитости будет равна для NaHCO_3 – 3; MgCl_2 и MgSO_4 – 3 - 5; NaCl – 5 - 6; Na_2CO_3 – 10. То есть наименее ядовитым является сернокислый натрий, а наиболее – Na_2CO_3 . Высокая ядовитость углекислого натрия объясняется тем, что эта соль

разлагается и дает едкий натр (NaOH), который особенно сильно действует на растения.

В зависимости от соотношения в почве солей различают несколько типов засоления. При этом их определяют по анионному составу, поскольку, как отмечалось, среди катионов в подавляющем большинстве случаев превалирует только натрий. В наименование типа засоления включаются те анионы, содержание которых превышает 20 % от суммы эквивалентов анионов, извлеченных из почвы водной вытяжкой; преобладающий по количеству ион ставится в названии последним. При наличии в почве соды, ввиду ее особой токсичности для растений, в названии типа солевого состава отражается ее присутствие, если содержание HCO_3^- в водной вытяжке превышает 2 м-экв. на 100 г почвы.

Большую роль в изменении состава солей засоленных почв играет относительная подвижность ионов (в корнеобитаемом слое). Подвижность хлоридов в почве больше, чем сульфатов. Это объясняется лучшей растворимостью хлоридов в обменных реакциях. Более медленное передвижение сульфатов обусловлено способностью их взаимодействовать с кальцием поглощающего комплекса.

Основными показателями засоления являются:

- Химизм солей (качественный состав солей в почве). Независимо от степени засоления в засоленных почвах встречаются примерно одни и те же соли в разных количествах (CaSO_4 , MgSO_4 , Na_2SO_4 , MgCl_2 , NaCl , CaCl_2 , CaCO_3). Классификация засоленных почв по химизму основана главным образом на соотношении анионов, содержание которых превышает 20 % от общей суммы всех анионов.
- Степень засоления почвы. По сумме солей, содержащихся в почве, выделяют незасоленные почвы (содержание менее 0,1 % солей), очень слабозасоленные (0,2 – 0,25 % солей), слабо-, средне- и сильнозасоленные почвы и солончаки (2 - 3 % солей).
- Глубина залегания горизонта с наибольшим содержанием солей. Выделяют незасоленные, засоленные и глубокозасоленные почвы.

В. А. Ковда в зависимости от состава солей в почве и грунтовой воде выделил на всей территории земного шара 3 типа засоления, различающихся по своему генезису.

1 тип – *сульфатно-хлоридное (приморское) засоление*. Оно типично для береговых низменностей зоны аридного климата – дельты

рек Волги, Нила, Тигра, Евфрата, Хуанхэ, Инда, Ганга, Меконга, Ла-Платы, Рейна, полейдеров Голландии и т.д.

2 тип – *хлоридно-сульфатное (континентальное) засоление*. Встречается на плато Центральной Азии, в Восточной Африке, Мексике, на Западно-Сибирской и Прикаспийской низменностях, а также в долинах рек Азии, Южной Европы, Северной Африки, Америки.

3 тип – *содовое засоление* (щелочные почвы). Широко распространено на речных террасах и в муссонных тропиках Азии, в степях Австралии, саваннах Африки, пампасах Латинской Америки, в Калифорнии и некоторых других местах.

В. А. Ковда выделяет четыре «провинции соленакопления» с подчиненными им «областями соленакопления».

«Провинция соленакопления» – обширная территория, отличающаяся более или менее сходными климатическими условиями, что предполагает в случае развития процесса соленакопления образование минерализованных грунтовых вод и засоление почв определенным устойчивым составом солей.

«Область соленакопления» – более узкое понятие. Границы области определяются основными геоморфологическими рубежами местности и до известной степени совпадают с водосборным и солесборным бассейном этой территории.

Провинция хлоридного соленакопления. Здесь в почвах хлориды преобладают над сульфатами и содержится главным образом хлористый натрий и хлористый магний. Хлоридное засоление связано с наиболее жаркими и засушливыми районами страны и охватывает Прикаспийскую и Иранскую области.

Провинция сульфатно-хлоридного соленакопления. В составе солей здесь хлористый натрий преобладает над сульфатами незначительно. Относятся Турганская, Причерноморская, Балхаш-Зайсанская области и ряд мелких территорий.

Провинция хлоридно-сульфатного соленакопления. Данная провинция включает в основном сухие и полупустынные степи юго-восточной части бывшего СССР – Казахстан, Поволжско-Уральский регион, Ферганскую долину, низовья Зеваршана и дельту реки Амударьи. В почвах сернокислые соли преобладают над хлористыми. Засоление почв небольшое, при этом уменьшаются и размеры соленакопления.

Провинция сульфатно-содового соленакопления. К ней относятся следующие области: Придунайская, Средне-Украинская, Среднерусская, Средне-Волжская, Западносибирская, Восточносибир-

ская и Якутская. Здесь, в основном в степных условиях, соленакопление менее выражено, поэтому количество засоленных почв сокращается.

На накопление солей в почвах в одной и той же зоне или провинции большое влияние оказывает рельеф и дренированность территории. Сильнозасоленные почвы приурочены к различного рода депрессиям, где грунтовые воды находятся близко к поверхности. К таким крупным депрессиям относятся Западносибирская, Туранская, Прикаспийская, Днепровская низменности. Широко распространены засоленные почвы на аллювиальных равнинах и древних террасах. Засоленные почвы и здесь приурочены преимущественно к отрицательным формам рельефа. Ими изобилуют лиманы, старицы и различные впадины.

Рассмотренная классификация засоленных почв – это классификация по качеству засоления. Однако важным критерием является и количественное содержание солей в почве. Существуют разные варианты такой классификации, но наиболее удачной является классификация В.А. Ковды, Б.П. Строгонова и др., которые выделяют 5 степеней засоленности почвы – от практически пресных до солончаков, причем для разных по солевому составу почв эти градации различны. В этой классификации учитывается средняя концентрация солей в сравнительно глубоком верхнем слое почвы (60 – 100 см).

1 степень засоления – это практически незасоленные или очень слабо засоленные почвы. Среднесолеустойчивые сельскохозяйственные культуры здесь хорошо растут и развиваются. Снижения продуктивности не наблюдается. Урожай нормальный. Содержание солей в горизонте 0 – 100 см (сумма солей или плотный остаток) 0,15 – 0,30 %.

При типе хлоридного засоления < 0,15 %.

При сульфатно-хлоридном < 0,20 %.

При хлоридно-сульфатном < 0,25 %.

При сульфатном < 0,30 %.

2 степень засоления – слабозасоленные почвы, которые характеризуются слабым угнетением роста растений и снижением урожая на 10 – 20 %. Содержание солей в почве 0,30 – 0,60 %.

При типе хлоридного засоления 0,15 – 0,30 %.

При сульфатно-хлоридном 0,20 – 0,30 %.

При хлоридно-сульфатном 0,25 – 0,40 %.

При сульфатном 0,30 – 0,60 %.

3 степень засоления. Среднее засоление почвы. Среднее угнетение растений. Снижение урожая на 20 – 50 %. Содержание солей в почве 0,3 – 1,0 %.

При типе хлоридного засоления 0,30 – 0,50 %.

При сульфатно-хлоридном 0,30 – 0,60 %.

При хлоридно-сульфатном 0,40 – 0,70 %.

При сульфатном 0,60 – 1,00 %.

4 степень засоления. Сильное засоление почвы и сильное угнетение роста. Снижение урожая на 50 – 80 %. Содержание солей в почве 0,5 – 1,2 %.

При типе хлоридного засоления 0,50 – 0,80 %.

При сульфатно-хлоридном 0,60 – 0,1 %.

При хлоридно-сульфатном 0,70 – 1,20 %.

При сульфатном 1,0 – 2,0 %.

5 степень засоления. Солончаки. Выживают единичные растения. Урожай практически отсутствует. Содержание солей в почве 0,8 – 2,0 %.

При типе хлоридного засоления > 0,8 %.

При сульфатно-хлоридном > 1,0 %.

При хлоридно-сульфатном > 1,2 %.

При сульфатном > 2,0 %.

Все почвы, подвергшиеся засолению, разделяют также на три большие группы: солончаки, солонцы и такыры. На солончаковых почвах соли концентрируются в верхних слоях и нередко на их поверхности, а также в подпахотном слое. Характерной особенностью солонцов является наличие в почве обменного натрия, что делает почву бесструктурной и чрезмерно вязкой. В этих условиях нередко образуется сода, ядовитая для растений. Почвы такыров представляют собой ровную, твердую поверхность. Они характеризуются тяжелым механическим составом, плохой водопроницаемостью, щелочностью и нередко высоким содержанием солей в подпочве.

Засоленность и солонцеватость почвенного профиля, высокое залегание минерализованных грунтовых вод существенно ограничивают продуктивность сельскохозяйственных культур.

5.2. Растения засоленных местообитаний

Засоление почвы создает крайне неблагоприятные условия для произрастания и роста растений. Скопление даже безвредных солей повышает осмотическое давление почвенного раствора и затрудняет водоснабжение растений. Некоторые соли действуют на растение как

специфические яды. В связи с этим трудно разграничить осмотическое и токсическое действие солей. При этом большое значение имеют и биологические свойства растений.

В настоящее время растения по их отношению к засоленности почвы подразделяют на две группы: галофиты и гликофиты.

Русский ученый П. С. Паллас (1803) впервые ввел термин «галофит». А. Ф. Штокер (1924) в результате экологических исследований разделил растения на две группы: галофиты (от греч. *galos* – соль, *phyton* – растение) и гликофиты (от греч. *glycos* – сладкий, *phyton* – растение).

П. А. Генкель дает следующее определение понятия «галофит»: «Галофитами называются растения засоленных местообитаний, легко приспосабливающиеся в процессе своего индивидуального развития к высокому содержанию солей в почве благодаря наличию ряда признаков и свойств, возникших в процессе эволюции под влиянием условий существования». «Гликофитами называют растения пресных мест обитания, обладающие сравнительно ограниченной способностью приспосабливаться к засолению в процессе индивидуального развития, т.к. условия их существования в процессе эволюции не благоприятствовали возникновению данного свойства» (Генкель, 1982).

Под галофитами понимают такие виды, которые переносят достаточно большие концентрации солей. Этой стойкостью они в свойственных для них местообитаниях защищены от конкуренции и благодаря этому могут здесь господствовать. Интересно, что если галофиты и гликофиты растут рядом на почве, бедной солями, то и здесь галофиты жадно впитывают соль и всегда содержат ее в большем количестве. Истинные галофиты не только богаты солями, не только хорошо переносят их присутствие, но и нуждаются в солях для своего нормального развития. Если изобразить отношение разных видов к усилению засоления, то вырисовывается следующая картина (рис. 8): несолеустойчивый вид (а) при увеличении засоленности быстро погибает; несколько дольше существует слабосолеустойкий вид (б); у солеустойчивого негалофита (в) при небольшом возрастании количества солей слегка повышается фитомасса, но постепенно он тоже погибает; а вот у галофита (г) фитомасса прогрессивно увеличивается до определенного, довольно высокого уровня содержания солей, и лишь при очень высоких их концентрациях фитомасса снижается. Б. А. Келлер во многих своих работах особенно подчеркивал, что вредный для большинства видов фактор – засоление – для галофитов благоприятен и даже стимулирует их рост и

жизнедеятельность. По степени солеустойчивости галофиты иногда подразделяют на олигогалофиты, растущие при малых содержаниях солей в почве; мезогалофиты, довольствующиеся средним их содержанием; эуголофиты – настоящие галофиты.

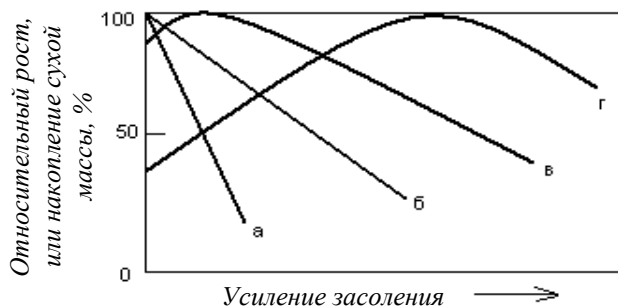


Рис. 8. Зависимость роста или продукции сухого вещества (%) от увеличивающегося содержания солей в почве: *а* – несолеустойчивый вид; *б* – слабосолеустойчивый вид; *в* – солеустойчивый негалофит; *г* – галофит

Галофиты и гликофиты встречаются как среди высших, так и среди низших растений. Однако в природе нет резкого разделения растений на эти две группы. Существуют растения с промежуточными свойствами – факультативные галофиты.

В процессе эволюции у галофитов вырабатывались своеобразные анатомо-морфологические и физиологические свойства, позволяющие растительным организмам осуществлять жизненные функции в присутствии значительного количества солей. Приспособление галофитов к значительному засолению достигается различными путями. Галофиты защищаются от избыточной концентрации солей тремя способами:

- 1) поглощением большого количества солей и концентрированием их в вакуолярном соке, что приводит к созданию высокого осмотического давления;
- 2) выведением поглощаемых солей из клеток вместе с водой с помощью специализированных солевых железок и удалением избытка солей с опавшими листьями; одна из разновидностей этого способа – локализация поглощаемых солей в вакуолях клеток – головок специализированных волосков, которые впоследствии обламываются;

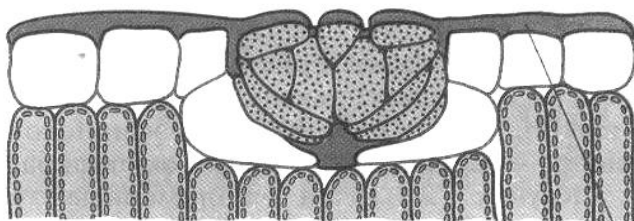
3) ограниченным поглощением солей клетками корней.

П.А. Генкель выделяет три группы галофитов: соленакапливающие, солевывделяющие, соленепроницаемые. В настоящее время добавляют еще одну группу – солелокализирующие галофиты.

1. Соленакапливающие галофиты (настоящие галофиты, или эугалофиты) – наиболее солеустойчивые растения, концентрирующие в вакуолях значительное количество солей. Растут они на влажных засоленных почвах, обладают повышенной проницаемостью клеток для солей, которые накапливают без вреда для себя до 10 % (т.е. в растении солей может содержаться в несколько раз больше, чем в почве). Накопление солей вызывает повышение осмотического давления клеточного сока.

Поглощение и накопление солей особенно сильно идет у представителей сем. *Chenopodiaceae*, что позволяет им преодолевать высокое осмотическое давление почвенного раствора, т.е. регулировать свое водоснабжение при сильном засолении. Типичные представители этой группы – солерос (*Salicornia herbacea*) и сведа (*Suaeda maritima*).

2. Солевывделяющие галофиты (криногалофиты) – растения, у которых наследственная потребность солей меньше и наряду со способностью поглощать много солей имеется свойство выделять часть солей, «фильтруя» их через себя, на поверхность своих органов. Протоплазма клеток этих растений хорошо проницаема для солей. Выделение солей на поверхность органов происходит с помощью особых солевывделяющих железок (рис. 9), которые расположены на



кутикула

Рис. 9. Солевая железка

листьях. Число железок увеличивается по мере увеличения засоления почвы. Выделение солей железками осуществляется с помощью ионных насосов и сопровождается транспортом больших количеств

воды. Соли оседают белыми налетами на листьях. Часть солей удаляется с опавшими листьями. Эти особенности характерны для кермека (*Statice gmelinii*), франкении (*Frankenia*) и др.

3. Солелокализирующие галофиты. У этих растений соли, проникающие через протоплазму, локализуются в особых пузыревидных волосках (рис. 10), которые сплошным слоем покрывают верхние и нижние стороны листьев. К этой группе относятся некоторые виды *Atriplex*.

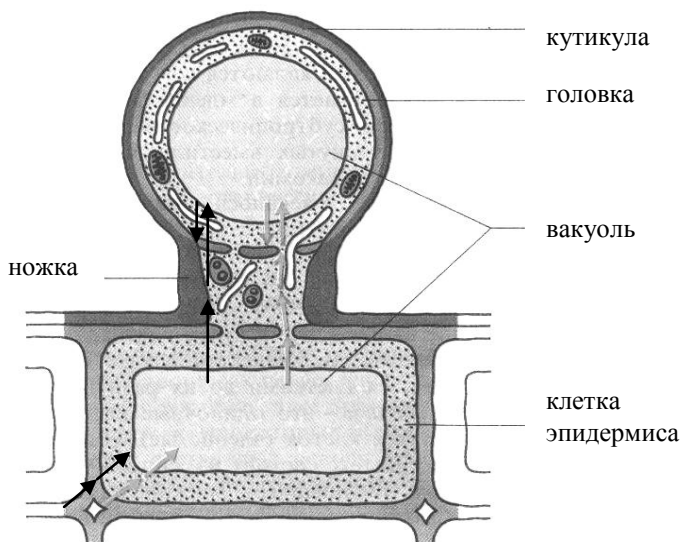


Рис. 10. Солевой волосок лебеды. Стрелками отмечен поток ионов

Солевые волоски на листьях, состоят из двух клеток: ножки и головки. Когда в вакуоли головки накапливается много солей, головка отрывается. На ее месте несколько раз в течение роста листа образуется новая головка. Солевые волоски теряют очень мало воды и широко распространены у растений в условиях засоления.

4. Соленепроницаемые галофиты (гликогалофиты) растут на менее засоленных почвах; это растения, у которых наследственная потребность в солях невелика. Они развиваются хорошо и без засоления, и на засоленных почвах, обладают весьма ограниченной соленепроницаемостью плазмы, благодаря чему ограждают себя от избытка солей. Осмотический актив в них создается за счет продуктов

ассимиляции. К этой группе относятся различные виды полыни и солеустойчивые травянистые растения (злаки).

Кроме того, существуют растения, как бы «уходящие» от засоления, которые хотя и могут расти на сильнозасоленных почвах, но имеют активную часть своей корневой системы в более глубоких, менее засоленных горизонтах. Это, например, кендарь (*Apocynum venetum*), тростник обыкновенный (*Phragmites communis*). П. А. Генкель называет эти растения псевдогалофитами, т.к., произрастая на засоленных почвах, они тем не менее не выносят сильного засоления и своеобразно уходят от него.

Исследования по изучению действия избытка солей на рост и развитие растений в России впервые были проведены еще в 1875 – 1885 гг. А. Ф. Баталиным. Он экспериментально вызвал резкие морфолого-анатомические изменения у растений под действием сернокислых и хлористых солей.

Соотношение солей в засоленной почве является для растений определенным формообразующим фактором, который в пределах вида может создавать отдельные экотипы с характерными анатомо-морфологическими признаками.

Типичными галофитами надо считать растения увлажненных и мокрых солончаков. В качестве примера можно рассмотреть однолетник солерос (*Salicornia europaea*). Это сочное, суккулентное, «безлистное» растение, чешуевидные листья которого срослись со стеблем (рис. 11). Функцию фотосинтеза выполняет вся зеленая поверхность побегов. В соответствии с новой функцией (фотосинтеза) стебель имеет строение, напоминающее световой лист: тонкий эпидермис с устьицами, двухслойная палисадная паренхима, крупноклеточная внутренняя паренхима с большим содержанием воды, в центре – центральный проводящий пучок. Подобный тип строения называют галоморфным.

Характерные анатомо-морфологические изменения растений, растущих на засоленных почвах, во многом обуславливаются качеством засоления. Например, у довольно солеустойчивого хлопчатника при хлоридном засолении (по сравнению с сульфатным) обнаруживается увеличение размеров клеток эпидермиса, уменьшение числа устьиц на единицу площади листа, увеличение мощности палисадной и губчатой паренхимы. Кроме того, при хлоридном засолении стимулируется растяжение клеток, что увеличивает толщину коры. Иначе говоря, в условиях хлоридного засоления проявляются признаки галосуккулентности, а в условиях сульфатного – галоксероморфизма. Однако суккулентность галофитов значительно

отличается от суккулентности, свойственной ксерофитам – эти суккуленты имеют лишь внешние сходства.

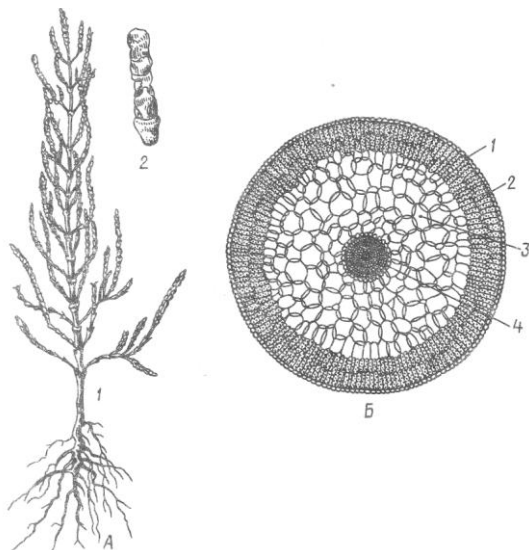


Рис. 11. А – солерос (*Salicornia europaea*) (по А.П. Шенникову):

1 – целое растение, 2 – веточка в увеличенном виде;

Б – анатомическое строение ветви солероса:

1 – тонкий голый эпидермис, 2 – палисадная ткань,

3 – крупноклеточная паренхима, 4 – проводящий пучок

У суккулентов-ксерофитов (кактусы и др.) основная часть воды находится в связанном состоянии за счет высокой вязкости цитоплазмы. У суккулентов-галофитов водоудерживающие силы определяются в основном высоким осмотическим давлением клеточного сока и цитоплазмы; адаптация к засолению ведет у них к увеличению размеров клеток, а не к их уменьшению, как при действии засухи. Однако у негалофитов, помещенных в условия засоления, иногда наблюдают образование суккулентности, а также уменьшение клеток. При очень высоких концентрациях солей у галофитов размеры клеток уже уменьшаются, что задерживает рост растения. К тому же очень сильное засоление почвы помимо подавления ростовых процессов переводит растения (в особо неблагоприятные периоды) в состояние частичного или кратковременного покоя, что тоже ингибирует рост.

Несмотря на большое содержание солей в клеточном соке, они обычно связаны с органическим веществом и поэтому для растений безвредны. Такое связывание солей называют солеемкостью растения. Интересно, что реакция клеточного сока у галофитов обычно нейтральная или слабощелочная.

Галофиты пропускают через себя много засоленной воды, но, как говорил Б. А. Келлер, не превращаются при этом в «солевую сосульку». Устьица галофитов продолжают работать даже при весьма высоких концентрациях солей. Засоленность (не чрезмерная) почвы стимулирует рост галофитов, т.е. они обращают себе на пользу «отрицательный» экологический фактор. Быстрый рост галофита на засоленной почве способствует увеличению солеемкости растения, а отсюда – уменьшению концентрации солей в клеточном соке. Однако дальнейшее повышение концентрации соли в почве (например при высыхании солончака) уже начинает угнетать рост. Но к этому времени увеличивается вязкость клеточного сока, что предохраняет галофит от чрезмерной потери воды через транспирацию.

У других галофитов (*Petrosimonia*, *Suaeda*) имеются свободные несросшиеся листья, покрытые волосками. Эти солянки распространены на сухих солончаках. На сильно просыхающих солончаках растут, например, кокпек (*Atriplex cana*) и лебеда. Их мясистые сочные листья густо опушены. На еще более просыхающих солончаках растет, например, биюргун (*Anabasis salsa*), имеющий сросшиеся со стеблем листья, двухслойный эпидермис с погруженными устьицами (рис.12).

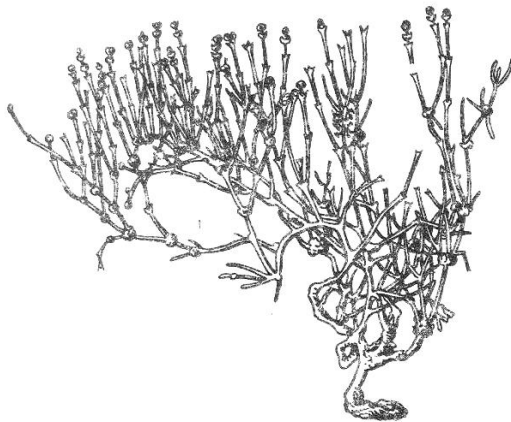


Рис. 12. Биюргун (*Anabasis salsa*)

Существует тесная связь между характером растительности и засоленности почвы – это позволяет по составу естественной растительности с определенной точностью определить степень засоления почвы. Для этой цели используют специально разработанную пятибалльную шкалу (табл.2), где содержание хлора в метровом слое почвы и виды растительности соответствуют определенному баллу, характеризующему степень засоления. Следовательно, виды являются своеобразным показателем степени засоления.

Таблица 2

Содержание солей в почве и солеустойчивость данных растений

Степень засоления почвы	Балл засоления	Количество Cl в почве, %	Вид растений
Очень слабая	1	0,01 – 0,04	Пальчатка, донник белый
Слабая	2	0,04 – 0,10	Лебеда солончаковая, карелиния
Средняя	3	0,01 – 0,20	Кермек, кохия, полынь приморская
Сильная	4	0,20 – 0,30	Сведа, петросимония
Очень сильная	5	0,30 – 0,04 и более	Солянка, солерос, кошачья лапка

5.3. Солеустойчивость культурных растений

На основании того что на почвах различной степени засоления удается возделывание разных видов культурных растений, в биологии сложилось понятие о разном уровне их солеустойчивости. Было установлено, что даже различные сорта одной и той же культуры часто существенно отличаются по степени солеустойчивости и наследственно сохраняют этот признак. В последнее время продолжается селекция сортов, устойчивых к засолению. В процессе выведения новых сортов в качестве исходных родительских форм используются высокоустойчивые сортообразцы.

Все это остро ставит вопрос о четкой формулировке критерия солеустойчивости. В литературе мнения авторов по этому вопросу расходятся. По мнению одних, солеустойчивость определяется способностью растений выживать при высоких концентрациях солей. Другие считают, что растения должны не только выживать, но и дать достаточно высокий урожай при умеренном засолении почвы.

Г.З. Березенко (1953) представляет солеустойчивость как физиологическое свойство растений сохранять относительный пространственный химический состав клеток и тканей (гомеостаз) при содержании в почве различных солей и других реагентов. Благодаря этому свойству растения способны производить продукты определенного состава, хотя качественный и количественный состав солей в разных почвах неодинаков.

А.А. Шахов (1956) дал следующее определение солеустойчивости: это способность растений в процессе приспособления к засоленности почвы переносить почвенное засоление, развивая при этом активные эколого-биологические реакции, направленные на усиление жизнестойкости растения в данных условиях; солеустойчивым растение становится тогда, когда за время произрастания на засоленной почве его обмен изменится и приобретет такую направленность, благодаря которой у растения создается способность активного приспособления и наименьшего снижения урожая.

Б.П. Строгонов (1958) ввел понятие о двух категориях солеустойчивости – биологической и агрономической. Биологическая устойчивость – это способность растений осуществлять полный цикл своего развития с пониженной интенсивностью накопления органического вещества. Агрономическая солеустойчивость – это способность растений в условиях умеренного засоления осуществлять полный цикл своего развития и давать урожай, удовлетворяющий сельскохозяйственным требованиям. Б.П. Строгонов исходил из того, что у различных растений количественные показатели солеустойчивости и продуктивности совмещаются по-разному.

Среди культурных растений нет видов с высокой солевыносливостью, свойственной галофитам. Культурные растения, относящиеся к различным ботаническим семействам, родам существенно отличаются по степени солеустойчивости. Многими авторами отмечается, что в целом растения из семейства злаковых заметно превосходят по солеустойчивости растения из семейства бобовых. Внутри семейств также обнаруживаются значительные различия по солеустойчивости между отдельными родами и видами. Различия в степени солеустойчивости обнаруживаются и среди сортов одной и той же культуры.

Уровень солеустойчивости сортов и видов растений связан с почвенно-климатическими условиями места их происхождения и основного ареала возделывания.

В лаборатории солеустойчивости ВИРа проведена оценка более 1000 сортов из семейств злаковых и бобовых. Установлено, что, несмотря на значительные различия в солеустойчивости сортов внутри каждой культуры, в целом солеустойчивость испытанных культур вполне достоверно снижалась в следующем ряду: житняк > волоснец > костер > пырей > кохия > ячмень > рис > овес > сорго > просо > донник > кукуруза > нут > чина > люпин > бобовые > чечевица > фасоль > вика > горох > вигна > соя.

Более высокая солеустойчивость злаковых по сравнению с бобовыми объясняется тем, что центрами происхождения и формирования многих из них являются аридные районы Северной Африки и Юго-Восточной Азии, отличающиеся значительным распространением засоленных почв. Вероятно, в течение многовекового возделывания этих культур на засоленных почвах они отселектировались по признаку солеустойчивости. Эволюционный процесс злаков привел даже к появлению небольшого числа типичных галофитов в трибах овсяннищевых, ячменевых и просовых.

У бобовых исторический процесс приспособления к внешней среде происходил в районах с достаточным увлажнением (горные области Юго-Западной и Центральной Азии, горы Центральной Африки).

Эта же закономерность выявилась и при анализе других сортов ряда культур. Так, сорта, выведенные и распространенные в районах с влажным климатом и практическим отсутствием засоленных почв (Скандинавия, Западная Европа, Северо-запад Европейской части бывшего СССР, горные районы Закавказья и Восточной Азии), оказались в целом менее солеустойчивыми, чем сорта аридного климата.

Низкой солеустойчивостью характеризуются овощные и бахчевые культуры. Среди плодовых есть культуры, которые способны возделываться на сильно засоленных почвах. Например, на солончаках растут лох, гранат дикий, миндаль, абрикос, слива, груша. На сильно засоленных почвах – шелковица, яблоня, фисташка. На средне засоленных почвах – персики, грецкий орех.

В исследованиях со многими культурами (хлопчатник, свекла, табак, злаки, люцерна, томаты, фасоль, рис и др.) было установлено, что солеустойчивость с возрастом повышается. Наименьшей солеустойчивостью растения обладают в молодом возрасте, в фазе проростков – всходов. Затем она постепенно значительно повышается. В период формирования репродуктивных органов солеустойчивость растений вновь заметно понижается.

Полевые культуры ранневесеннего сева, благодаря повышенной влажности почвы и снижению концентрации солей в пахотном горизонте весной в наиболее чувствительном к засолению молодом возрасте попадают в менее жесткие условия среды на засоленных почвах. Со временем, когда концентрация солей в почвенном растворе повышается, возрастает и уровень солеустойчивости растений.

Солеустойчивость растений зависит не только от концентрации солей в почвенном растворе, но и от других условий среды: температуры воздуха, уровня водообеспеченности растений, интенсивности их освещенности, условий минерального питания. Так, например, повышение температуры до 25 – 35° С по сравнению 15 – 20° С способствовало появлению признаков солеугнетения различных растений.

5.4. Солевой обмен

В проблеме солеустойчивости растений большое значение принадлежит солевому обмену. Под солевым обменом понимают совокупность процессов поглощения, транспорта, перераспределения, выделения, биохимических превращений балластных ионов. Действие солей на растение начинается с их проникновения в набухающие семена. По данным Г. В. Удовенко, вначале количество поступающего в семена хлора в условиях хлоридного засоления незначительно и не превышает того, которое может поступать путем пассивной диффузии. С возрастанием интенсивности обмена веществ в семенах и появлением проростка скорость поступления хлора резко увеличивается.

К настоящему времени исследователи вплотную подошли к изучению механизмов поглощения ионов корнями и включения их в метаболизм на различных уровнях (организменном, клеточном, молекулярном, ионном). Установлено, что процессы поглощения веществ складываются из двух механизмов – пассивного и активного. При пассивном транспорте ионы поступают из внешней среды в область свободного водного пространства клетки (межклетники, поры в клеточной оболочке) и в проводящую систему (ксилема) по градиенту их концентрации. При активном транспорте движение ионов осуществляется против градиента концентрации и связано с метаболизмом клетки. Вопрос о решающем значении пассивного или активного механизмов поглощения ионов в условиях засоления еще требует дальнейшего изучения. По мнению одних авторов, при низкой концентрации ионов в среде (до 10 экв/ л) основную роль в их

поглощении играет активный механизм, а при более высокой концентрации солей (50 экв/ л) поступление ионов в растение идет пассивным путем. Другие исследователи пришли к заключению, что в чрезмерном накоплении засоляющих ионов у растений при достаточно высокой концентрации внешнего раствора существенная роль принадлежит активному, зависящему от метаболизма поглощению.

Поглощенные корнями засоляющие ионы быстро передвигаются в надземные органы растения. Г.В. Удовенко обнаружил ^{36}Cl в значительных количествах в стеблях и листьях растений фасоли уже через 5 – 7 ч после внесения раствора Na^{36}Cl в сосуды под корень.

Широко известно явление перераспределения поступающих в растение засоляющих ионов между корнями и листьями, а также эффлаксы (отток) ионов через корень обратно в среду. Исключение составляют галофиты, которые имеют низкую подвижность аккумулялированного натрия.

В органах растений постоянно идут два процесса: поглощение ионов солей из среды корневой системой – инфлаксы; постоянное выделение ионов через корневую систему – эффлаксы. Благодаря существованию двух противоположных процессов в растении поддерживается стабильный уровень концентрации ионов.

По данным Г.В. Удовенко, при пересаживании выращенных в течение двух недель на растворе с ^{36}Cl растений фасоли на реактивную среду некоторое количество ^{36}Cl выделялось через корневую систему во внешний раствор, а основное количество ^{36}Cl перераспределялось в растении. Причем, основная часть хлора закрепляется в тех органах, куда он первоначально поступил. Эффлаксы натрия корнями в среду у некоторых растений намного больше, чем эффлаксы хлора.

В литературе имеются данные о характере накопления ионов по мере роста растений на засоленном субстрате. Г. В. Удовенко отмечает, что при постоянном повышении уровня засоления накопление ионов натрия и хлора в органах растений имеет характер плавно затухающей со временем кривой, т.е. через некоторое время в органах не наблюдается дальнейшего накопления ионов и содержание их колеблется около постоянного уровня.

Большое значение для выявления природы солеустойчивости имеет изучение локализации поглощенных растениями балластных ионов на разных уровнях (организменном, тканевом, субклеточном). В ряде работ было отмечено, что у многих растений накопление хлора происходит преимущественно в старых и зрелых листьях. Однако имеются сведения и противоположного характера – об интенсивном

накоплении хлора в молодых, растущих листьях. По-видимому, причина таких противоположных выводов заключается в различиях адсорбционной емкости цитоплазмы (АЕЦ) и коэффициента растворимости (КР) иона в клеточном соке. Эти два фактора определяют предельное накопление ионов в клетке. Так, у более старых листьев в сравнении с молодыми резко снижена АЕЦ к хлору и повышается КР хлора. Поэтому при слабом засолении, когда определяющим фактором поступления хлора в растения является АЕЦ, хлор накапливается в молодых листьях. При более высоком уровне внешнего засоления определяющим фактором является КР и хлор аккумулируется преимущественно в старых листьях. Ионы натрия также в большей степени накапливаются в надземных органах, особенно стеблях.

Имеются также сведения, что на тканевом уровне хлор концентрируется главным образом в тканях с пониженными физиологическими функциями, а в тканях, в которых происходят ответственные метаболические процессы, содержание ионов снижено до минимума. Так, у растений фасоли хлор накапливается в межклетниках ксилемы стебля; в несодержащих хлоропласты клетках губчатой паренхимы листьев, окружающих сосуды центральной листовой жилки; в межклетниках и клетках губчатой паренхимы, окружающих сосуды ксилемы, а также в сосудах ксилемы корня.

Хлор может концентрироваться в верхней части и по краям листьев растений, вызывая некрозы.

Считают, что свойство солеустойчивости, которое проявляется у растений на организменном уровне, в известной мере формируется за счет аккумуляции ионов в тканях и частях клетки, не несущих большой функциональной нагрузки.

Чрезмерная концентрация в клетках растений ионов солей оказывает многоплановое воздействие на растительный организм, но основным является осмотическое и токсическое действие.

Осмотическое действие. Высокое осмотическое давление почвенного раствора весьма характерно для засоленных почв, содержащих значительные количества активных водорастворимых солей. Оно является одним из важнейших факторов, ограничивающих возможность существования большинства растений, т.к. растения, обитающие на пресных почвах, сталкиваются со значительно меньшими величинами осмотического давления и не имеют специфических приспособлений для преодоления осмотических сил засоленных почв.

Осмотическое давление на засоленных почвах нередко оказывается выше осмотического давления в клетках растений. Согласно А.Ф. Шимперу, (1898) осмотическое действие солей проявляется через высокое осмотическое давление внешнего раствора, которое затрудняет поглощение воды растением и тем самым создает так называемую «физиологическую сухость почвы». Согласно этой теории, растения, произрастающие на засоленных почвах, рассматривались с точки зрения формы, строения и функции как ксерофиты. На этом основании был сделан вывод, что галофиты и ксерофиты физиологически и анатомически приспособлены к недостатку воды в почве. Последующими исследованиями было установлено, что галофиты и ксерофиты – это далеко не однородные группы в физиолого-анатомическом отношении. В частности, многие галофиты являются интенсивно транспирирующими растениями.

Взгляд А. Ф. Шимпера на то, что выживаемость галофитов на сильно засоленных почвах обусловлена высоким осмотическим давлением их клеточного сока, превышающим осмотическое давление почвенного раствора, до сих пор разделяют многие исследователи. Отсюда возникло представление о том, что солеустойчивость культурных растений, как и галофитов, определяется их способностью повышать сосущие силы клеток до превышения осмотического давления почвенного раствора.

В настоящее время осмотическое действие солей рассматривается с точки зрения изменений водно-осмотических свойств цитоплазмы клеток. Именно это является причиной угнетающего действия солей на растения, а не сам факт высокого осмотического давления засоленного субстрата. Имеется немало фактов, которые не согласуются с осмотической теорией. В связи с этим в начале нашего столетия возникло представление, допускающее токсическое действие солей на растительный организм.

Токсическое действие. Природа токсического действия ионов, особенно в случае первичных молекулярных повреждений, изучена мало. Известно, что ионы в высокой концентрации могут дезинтегрировать клеточные мембраны, подавлять активность ферментов и приводить к нарушениям таких жизненно важных функций, как клеточное деление, ассимиляция углерода, поглощение элементов минерального питания и др. NaCl в концентрации выше 0,4 М ингибирует многие ферменты вследствие нарушения гидрофобно-электростатического баланса сил, поддерживающих структуру белковых молекул. Токсические эффекты могут проявляться и при более низких концентрациях соли (менее 0,1 М).

Токсическое действие солей проявляется в двух направлениях: прямом и косвенном. Прямое преобладает при более высоких концентрациях засоляющих ионов, косвенное – при менее высоких. Прямое влияние солей заключается в сдвиге ионного равновесия, которое изменяет все внутриклеточные процессы, а также неблагоприятно действует на протоплазму, органоиды и биополимеры клетки. Постоянно наблюдаемым следствием воздействия солей на растения является отхождение протоплазмы от клеточных стенок, при этом происходит разобщение плазмодесм и нарушение межклеточных связей. Этот процесс обратимый. При рассолении субстрата, т.е. при создании благоприятных условий, происходит восстановление нормального состояния протоплазмы и межклеточных связей, в результате чего повышается интенсивность ростовых процессов.

Токсический фактор может воздействовать косвенно, но не менее сильно, благодаря нарушению ионного баланса, специфическому влиянию отдельных ионов на коллоидные свойства протоплазмы, изменению pH раствора и т.д.

Д.Н. Прянишников токсическое действие ионов хлора объясняет их большой подвижностью, их способностью быстро проникать в клетки корня растения, не задерживаясь в почвенном растворе. Внутриклеточные структуры и ферменты собственной устойчивостью к действию солей не обладают, поэтому важна роль мембраны как барьера для проницаемости избытка солей.

Ядовитость солей находится в прямой зависимости от способности проникновения в плазму клетки. Можно представить ряд ионов, сформированный по степени проникновения их в клетку. Анионы Γ , Br^- , NO_3^- , Cl^- , ион винной кислоты, SO_4^{2-} , катионы K^+ , Na^+ , Li^+ , Mg^{2+} , Ba^{2+} , Ca^{2+} .

В литературе обсуждается вопрос о том, какое из воздействий солей (осмотическое или токсическое) губительнее для растений. Большинство авторов склонны считать, что анионная разнокачественность проявляется преимущественно при низких и умеренных концентрациях солей во внешней среде.

В настоящее время необходимо иметь представление о роли катионов и анионов. Б.П. Строгонов разработал метод отдельного действия на растения катиона и аниона одной и той же соли на основе избирательной адсорбции на ионообменных смолах. При помощи ионообменных смол в одном случае из раствора NaCl адсорбируются Na^+ , а в другом Cl^- . В результате происходит четкое разделение поглощения натрия и хлора, вследствие чего возможно установить их токсичность – каждого в отдельности. Анализ показал, что при

эквивалентном накоплении ионов Na^+ и Cl^- токсичность натрия для растений оказывается в 2 – 3 раза выше, чем хлора.

Существует мнение, что токсическое действие солей определяется катионами и наиболее сильное действие оказывает на растения Mg^{2+} и Na^+ . Исследования Б.П. Строгонова показали, что не только Na^+ , но и другие щелочные катионы характеризуются специфической токсичностью. Выявлено, что литий вызывает гибель старых листьев, при накоплении цезия в клетках отмирают точки роста стебля.

5.5. Анатомио-структурные изменения

Действие солей на растение вызывает изменение протоплазмы клеток, результатом чего является отхождение протоплазмы от клеточных стенок. При этом происходит разобщение плазмодесм и нарушение межклеточных связей между некоторыми клетками. Отхождение протоплазмы от клеточных стенок является обратимым процессом.

Анатомио-структурные изменения растений обуславливаются качеством засоления. Так, у хлопчатника, выращенного при хлоридном засолении, наблюдается увеличение размеров клеток эпидермиса, уменьшение числа устьиц на единицу площади листа, утолщение листовой пластинки за счет разрастания палисадной и губчатой паренхимы.

В условиях сульфатного засоления в большей мере подавляются процессы растяжения клеток, чем их новообразования, а при хлоридном засолении стимулируется растяжение клеток, новообразование клеток подавляется редко. Таким образом, у растений, произрастающих в условиях хлоридного засоления, часто проявляются признаки и свойства галосуккулентности (укрупнение клеток и усиление их оводненности), тогда как при сульфатном – галоксеричности.

Рост растений. Многократные исследования отмечают существенное угнетение роста при засолении – и тем сильнее, чем выше уровень засоления субстрата. Ингибирующий эффект засоления опосредован уменьшением содержания в растениях цитокинина, стимулирующего рост, а также увеличением содержания абсцизовой кислоты (АБК), которая ингибирует рост растений.

В условиях солевого стресса в растениях увеличивается количество 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты, которая является предшественником рост-ингибирующего гормона этилена.

Изменение в гормональном статусе растений стимулирует механизм устойчивости. Многие исследователи считают, что подавление роста при солевом стрессе вызывается не столько повреждающим действием солей, сколько адаптивным гормональным ответом растения.

5.6. Физиологические изменения у растений при засолении

Водный обмен. Вода играет огромную роль в жизнедеятельности растений. Вода в клетке находится в неодинаковом состоянии. Условно различают свободную (легкоподвижную) и связанную формы воды в клетке. Свободная вода является средой для протекания биохимических реакций метаболизма. Связанная вода определяет агрегативную устойчивость гидрофильных коллоидов в клетке, обуславливает стойкость организма против воздействия неблагоприятных факторов среды.

При засолении субстрата подвижность в нем воды и доступность ее для растений заметно снижается, поэтому растения вынуждены испытывать своеобразную «физиологическую засуху». Это отражается на водном обмене. Однако в отличие от обычной засухи, вызывающей заметное снижение общей оводненности тканей растений, при засолении общее количество воды в органах остается на уровне контроля или незначительно снижается. При этом наблюдается, с одной стороны, резкое снижение поглощения воды корнями из засоленного субстрата, а с другой – столь же резкое снижение интенсивности транспирации ее листьями.

Качество засоления оказывает влияние на характер изменений водообмена растений. Б.П. Строгонов установил, что у растений в условиях сульфатного засоления снижается содержание свободной и связанной воды и повышается интенсивность транспирации.

Растения в условиях сульфатного засоления более энергично поглощают воду из почвы и значительно интенсивнее расходуют ее в процессе транспирации по сравнению с растениями в условиях хлоридного засоления. Это обуславливает снижение температуры тканей листа.

Обеспеченность водой у растений при сульфатном засолении достигается главным образом путем более сильного развития проводящих систем корня и стебля, а при хлоридном засолении за счет повышения сосущей силы листьев. Таким образом, качество засоления определяет и интенсивность водного обмена растений. Это объясняется специфическими реакциями на действие SO_4^{2-} и Cl^- . В условиях сульфатного засоления интенсивный водообмен снижает

температуру листа, что в свою очередь снижает токсичное действие проникающих в клетку солей. В условиях хлоридного засоления проникающие в растения соли вызывают резкое снижение интенсивности транспирации и увеличение объема клеток (признак голосукулентности), которые берут на себя как бы водозапасающую функцию. При этом повышение содержания воды в клетках идет как в вакуоле, так и в самой протоплазме.

В опытах Г.В. Удовенко и др. установлено, что амплитуда изменений водного режима при одинаковой степени засоления среды тем значительнее, чем ниже уровень солеустойчивости культуры.

У более солеустойчивых растений при засолении увеличивается процент связанной воды. В этих условиях в клетках повышается содержание осмотически активных веществ, прежде всего ионов солей, и низкомолекулярных органических соединений, а также возрастает количество гидрофильных коллоидов.

Водный обмен растений тесно связан с осмотическими свойствами клеток. На засоленной почве, в которой повышено осмотическое давление питательного раствора, у растений во всех органах увеличивается осмотический потенциал клеточного сока. Причем, если в условия засоления помещаются вегетирующие растения с пресного фона, то осмотический потенциал в их клетках повышается постепенно, до определенного предела, на котором затем сохраняется. В основном это обусловлено накоплением в клетках повышенных количеств осмотически активных гидрофильных ионов солей и увеличением концентрации в клетке низкомолекулярных органических соединений, связанным с изменениями реакции метаболизма. Это обеспечивает растениям возможность поглощения воды из засоленного субстрата.

У растений при засолении наблюдается возрастание проницаемости протоплазмы клеток. Это характерно и для корней, и для листьев.

Фотосинтез. Одним из элементов, от которого зависит фотосинтетическая деятельность растений, является ассимилирующая поверхность растений. В условиях засоления ее площадь существенно сокращается. Причиной этого является ингибирующее действие солей на ростовые процессы.

У растений в условиях засоления изменяется интенсивность фотосинтеза. Так, сразу после засоления субстрата снижается продуктивность фотосинтеза – и тем значительнее, чем выше концентрация солей в субстрате. Со временем эти различия между пресным и засоленным фонами постепенно сглаживаются, а в

отдельных случаях у более солеустойчивых культур при засолении продуктивность фотосинтеза даже превышает уровень пресного контроля. Это, по-видимому, является следствием приспособительных перестроек физиологических функций организма, вызванных повышенными экстремальными условиями.

Условия засоления отрицательно влияют на концентрацию хлорофилла. Причиной данного явления считают увеличение гидролитической активности хлорофиллазы при засолении.

При солевом отравлении наблюдается более интенсивный распад хлорофилла «а» по сравнению с хлорофиллом «б», что говорит о большей лабильности хлорофилла «а».

При засолении нарушается ультратонкая структурная организация хлоропластов.

Дыхание. Необходимая растениям для осуществления всех синтетических реакций и других функций энергия химических связей продуцируется в организме в процессах фосфорилирования (окислительного и фотосинтетического). Основной удельный вес при этом принадлежит фосфорилированию, сопряженному с окислением органических субстратов, т.е. с дыханием растений.

Влияние засоления среды на интенсивность дыхания растений изучалось многими исследователями. Однако результаты и выводы разных авторов противоречивы. В ряде работ отмечается, что при засолении интенсивность дыхания растений заметно снижается. Практически одинаковый эффект на дыхание оказывают как соли, так и несолевые осмотики. Наряду с понижением интенсивности дыхания наблюдается уменьшение активности отдельных оксидазных ферментов.

Некоторые исследователи делают вывод о двухфазном типе изменения интенсивности дыхания при засолении – первоначальном повышении и последующем снижении до уровня контроля и даже ниже.

Работы ряда авторов указывают, что в зависимости от степени солеустойчивости растений возможен разный уровень интенсивности дыхания. У солеустойчивых растений интенсивность дыхания в условиях засоления сразу и значительно усиливается. У несолеустойчивых растений интенсивность дыхания листьев при предлетальном уровне засоления может остаться ниже контроля в течение всего онтогенеза.

Азотный обмен. Избыточное засоление нарушает азотный обмен, что способствует накоплению промежуточных продуктов

азотного обмена и значительному повышению концентрации свободного аммиака.

При засолении на общем фоне торможения синтеза аминокислот, образование некоторых из них усиливается (аланина, аргинина, дикарбоновых аминокислот и особенно их амидов, а также свободного пролина). Эти соединения способны легко связывать NH_3 .

В условиях засоления у растений появляются другие продукты превращения аминокислот в значительных количествах, несвойственных нормальному метаболизму. К таким промежуточным продуктам азотного обмена относят амины, диамины и полиамины. Эти соединения могут оказывать сильное токсическое действие на растения. Из диаминов и полиаминов наиболее распространены путресцин, кодаверин, спермидин.

В сельском хозяйственном производстве основным методом борьбы с засолением является мелиорация засоленных почв, создание надежного дренажа и промывка почв после сбора урожая. На солонцах (почвы, содержащие много натрия) мелиорацию осуществляют с помощью гипсования, которое приводит к вытеснению натрия из почвенного поглощающего комплекса и замещению его кальцием.

Внесение в почву микроэлементов улучшает ионный обмен растений в условиях засоления. Солеустойчивость растений увеличивается после применения предпосевного закаливания семян. Для семян хлопчатника, пшеницы, сахарной свеклы достаточна обработка в течение часа 3 %-ным раствором NaCl с последующим промыванием водой (1,5 часа). Этот прием повышает устойчивость растений при хлоридном засолении. Для закалки к сульфатному засолению семена в течение суток вымачивают в 0,2 %-ном растворе сульфата магния.

В настоящее время при выведении солеустойчивых сортов культурных растений интенсивно используются методы генной инженерии. Задача заключается в том, чтобы найти комплекс генов, ответственный, в частности, за солеустойчивость, и научиться вводить их в клетки неустойчивых растений.

5.7. Общий характер механизма адаптации растений к засолению и другим экстремальным факторам

Резюмируя рассмотренный материал, можно представить сущность механизмов адаптации растений к экстремальным условиям засоления следующим образом.

Из засоленного субстрата ионы быстро проникают через корневую систему во все органы растения и накапливаются в его клетках в значительных количествах. Предельная концентрация ионов в клетках при этом зависит от ряда биологических свойств цитоплазмы растений и уровня засоления среды. Этот процесс повышения концентрации ионов в цитоплазме и является, в сущности, проявлением воздействия экстремального фактора (засоления среды) на растительный организм. Одновременно с накоплением ионов в растениях происходит ряд физиологических изменений, являющихся прямым следствием воздействия фактора засоления на организм. Это первичные нарушения функций организма – повышение осмотического потенциала в клетке, изменение водного режима и снижение общего содержания свободных радикалов.

Поскольку все ионы, поглощаемые растением из засоленного субстрата, являясь гидрофильными, образуящими вокруг себя значительную сольватную оболочку, при увеличении концентрации солей в клетке одновременно возрастает сила осмотического связывания воды и растет соотношение «связанная : свободная вода». Это ведет к увеличению водоудерживающих сил ткани и снижению подвижности воды в организме.

Кроме того, являясь осмотически активными компонентами, ионы повышают внутриклеточный осмотический потенциал до восстановления нормального осмотического градиента между растением и внешним раствором.

По-видимому, именно эти внутриклеточные изменения водно-осмотических свойств цитоплазмы, гомеостаза в ней, представляющие собой неотъемлемое следствие накопления солей в организме, являются причиной угнетающего действия на растения засоленного субстрата, а не сами факты высокого осмотического давления внешней среды и снижения подвижности воды в субстрате.

Наконец, являясь электрически заряженными частицами, ионы солей частично блокируют различные свободные радикалы в клетке и снижают их общее количество. Эти радикалы могут представлять собой и электроннотранспортные пути, частичное блокирование которых ослабляет степень сопряженности окисления с фосфорилированием, и, возможно, заряженные группы свободных аминокислот, блокирование которых затрудняет процесс взаимодействия последних при образовании пептидных связей белковых молекул.

Вслед за этими первичными нарушениями в организме начинают, вероятно, развиваться обусловленные ими вторичные

изменения артефактного характера. Так, изменения водно-осмотического режима цитоплазмы приводят к повышению ее проницаемости и наряду с этим к снижению растворяющей способности жидкой фазы протоплазмы (понижению коэффициента растворимости веществ в клеточном соке).

Изменение гомеостаза в клетке является своего рода сигналом о неблагоприятных изменениях и передается в контролирующей метаболизм «центр» – ядерную ДНК. Защита от повреждения этой важнейшей системы, осуществляемая в результате блокирования ДНК гистоновыми белками, одновременно снижает ее функциональную активность. Следствием этого является резкое ослабление интенсивности синтетических процессов в разных звеньях обмена веществ. Кроме того, причиной торможения реакций синтеза может отчасти быть и ухудшение энергообеспеченности растений, хотя снижение энергетической эффективности дыхания обуславливает повышение его интенсивности.

Торможение синтетических процессов, в первую очередь синтеза белка и нуклеиновых кислот, и понижение энергообеспеченности организма ведет к резкому торможению ростовых процессов, сокращению темпов нарастания биомассы растений и увеличения размеров его органов.

С другой стороны, то же торможение синтетических реакций создает у засоленных растений диспропорцию между продуктами гидролиза и синтеза. На первых этапах эта диспропорция усиливается, вероятно, вследствие еще и некоторой интенсификации катаболических реакций.

Если уровень засоления субстрата достигает летального для растений порога или даже превышает его, то размеры нарушений постепенно возрастают, прогрессирует диспропорция между продуктами синтеза и распада в клетках и организм в конце концов погибает. Однако, когда степень засоления не достигает летального уровня, растения выживают, но при этом интенсивность синтетических реакций в них стабилизируется на новом, пониженном уровне.

Очевидно, в любой популяции (как совокупности организмов с разными индивидуальными уровнями солеустойчивости) в условиях достаточно высокой засоленности субстрата реализуются оба эти пути, что и приводит к частичному выпадению растений в посевах и некоторому повышению среднего уровня солеустойчивости оставшейся части популяции. Обусловленное же засолением снижение интенсивности синтетических реакций в организме как саморегулирующейся системе

ведет к постепенному снижению интенсивности и гидролитических процессов, что со временем приводит к нормализации соотношения реакций «синтез – гидролиз» и восстановлению обычного уровня содержания различных соединений в тканях растения. Однако соотношения отдельных соединений или даже групп между собой при этом могут быть несколько иными, чем у растений пресного фона. Так, например, при засолении в растениях в общем количестве белка возрастает доля водо- и щелочерастворимых белков, выполняющих некоторые защитные функции в клетке.

Накопление в клетках больших количеств ионов ведет и к некоторым структурным изменениям молекул, молекулярных комплексов и отдельных органелл. В частности, эти изменения затрагивают фотосинтезирующий пигментный аппарат, что снижает его потенциальные возможности. Лишь благодаря мобилизации значительных резервов этого аппарата интенсивность фотосинтеза при засолении идет почти на том же уровне, что и в пресных условиях, однако возможности усиления данного процесса при этом почти исчерпываются.

Таким образом, можно сказать, что механизм реализации растением свойства солеустойчивости заключается в переходе основных реакций метаболизма на новый, менее интенсивный уровень, что обусловлено понижением функциональной активности ядерной ДНК, являющимся следствием защитной стабилизации этого центра генной регуляции обмена веществ гистоновыми белками.

При рассмотрении экспериментальных данных о характере различных метаболических перестроек в растениях при разных типах засоления А.А. Шахов (1956) и Г.В. Удовенко (1977) сделали вывод о неспецифичности, единообразии защитных приспособлений растительного организма к разным по составу типам засоления почвы. П.А. Генкель (1954), Б.П. Строгонов (1970) высказывают положение о специфичности хлоридного, сульфатного и других типов солеустойчивости, что до сих пор находит немало сторонников среди ученых.

П.А. Генкель приходит к выводу об отсутствии единой физиологической устойчивости и считает, что устойчивость растений к одному виду экстремальных условий специфически отличается от устойчивости к другим неблагоприятным факторам.

Однако имеются данные, хотя и немногочисленные, свидетельствующие о том, что при воздействии на растения одновременно двух неблагоприятных факторов устойчивость организма к каждому из них повышается. Так, при пониженной

влажности среды, индуцирующей развитие засухоустойчивости, у растений одновременно повышалась жароустойчивость, морозоустойчивость, солеустойчивость. Аналогичным образом закаливание растений пониженными температурами приводило к повышению как морозо- и холодоустойчивости, так и жаростойкости или засухоустойчивости. Далее было обнаружено, что по мере повышения в субстрате концентрации солей или снижения концентрации O_2 у растений повышалась в обоих случаях как солеустойчивость, так и устойчивость к кислородной недостаточности.

Имея в виду факты такого рода, Генкель высказал мысль о том, что при сохранении специфических различий типов устойчивости у растений в неблагоприятных условиях развивается сопряженная устойчивость, когда повышение одного вида устойчивости позволяет растениям лучше противостоять другим неблагоприятным факторам. Это само по себе уже указывает на вероятную общность механизмов приспособления растений к различным экстремальным условиям и ставит под сомнение утверждение о специфичности разных видов устойчивости.

Более того, в опытах с параллельным воздействием на организмы различных факторов было обнаружено, что совершенно идентичные по характеру изменения физиологических функций у разных растений вызываются принципиально отличными по типу экстремальными воздействиями – избытком и недостатком водоснабжения, засолением и недостатком кислорода, засухой, засолением и рентгенооблучением.

Анализ литературы по устойчивости растений позволяет сделать общий вывод, что воздействие любого экстремального фактора вызывает изменения большого числа самых разнообразных функций организма. Уже одно это говорит о том, что устойчивость растений зависит не от отдельных звеньев обмена веществ, а от метаболизма в целом. Поэтому важно оценить в первую очередь характер изменений (в экстремальных условиях) тех свойств растения, которые играют решающую роль в его жизнедеятельности.

Именно в этом плане в последние годы проводились исследования одновременно по физиологии засухо-, жаро-, соле-, морозо- и зимостойкости. Основными объектами исследований служили различные по уровню устойчивости к этим факторам сорта пшеницы и ячменя из мировой коллекции растительных ресурсов ВИР. Использовались сорта и других сельскохозяйственных культур. Изучали довольно большое количество параметров, характеризующих разнообразные жизненно важные функции растительного организма.

Как показали исследования, под влиянием качественно различных экстремальных факторов (высокие или низкие температуры, засуха, засоление) происходят однотипные по характеру изменения весьма важных для организма параметров: увеличивается соотношение «связанная:свободная вода», повышается осмотический потенциал клетки, возрастают соотношения «небелковый:белковый азот» и «неорганический:органический фосфор», растет содержание водорастворимой и щелочерастворимой фракции белка, резко тормозится интенсивность ростовых процессов и понижается величина суммарного соотношения эндогенных стимуляторов к ингибиторам роста, повышается проницаемость протоплазмы и т.д.

Физиологическая трактовка перечисленных изменений дает основание говорить, с одной стороны, о неспецифичном повреждении цитоплазмы (увеличение ее проницаемости) и нарушении необходимого для метаболизма определенного метастабильного осмотического равновесия в клетке (изменение осмотического потенциала), с другой – о повышении в экстремальных условиях устойчивости клеток к ним (повышение отношения «связанная:свободная вода», содержания водо- и щелочерастворимых фракций белка) при одновременном снижении уровня синтетических реакций в обмене веществ (увеличение отношения неорганических и низкомолекулярных органических соединений азотных, фосфорных и других групп веществ к высокомолекулярным соединениям этих групп, а также ослабление интенсивности ростовых процессов как интегральной характеристики метаболизма). Последнее подтверждается и данными значительного числа опытов по определению интенсивности синтеза различных веществ с использованием радиоактивных меток. Все это свидетельствует о значительной общности приспособительных реакций, обуславливающих устойчивость растений, т.е. неспецифичности их.

Наряду с этим при различных по характеру неблагоприятных воздействиях у растений обнаруживаются и некоторые качественные отличия в их реакции на эти факторы. Так, при засухе наблюдается довольно быстрое снижение степени общей оводненности тканей (без усиления транспирации); при значительном повышении температуры воздуха вначале заметно возрастает интенсивность транспирации, а затем, после существенного обезвоживания тканей, она падает ниже нормального уровня; при засолении субстрата в растениях быстро повышается концентрация солей без существенного изменения общей оводненности тканей и при постепенном снижении интенсивности транспирации. Эти, как и некоторые другие качественно различные

изменения, проявляющиеся у растений под влиянием разных экстремальных факторов, наиболее отчетливо обнаруживаются обычно сразу же после их наступления, особенно при достаточно высокой их напряженности. Такого рода изменения являются первичными «сигналами» клетке и организму в целом об изменении условий среды до экстремальных значений. Вполне естественно, что эти сигналы специфично соответствуют характеру раздражителя (экстремального фактора), однако по своей сущности они являются первичными повреждениями, а не защитно-приспособительными реакциями, обуславливающими устойчивость растений.

Вслед за первичными специфическими нарушениями в организме обнаруживается и ряд повреждений более общего характера (неспецифических), связанных с изменением свойств протоплазмы (ее проницаемости, вязкости и т.п.), а также осмотического равновесия в цитоплазме (гомеостаза) с некоторым первоначальным усилением реакций катаболизма и ослаблением синтетических процессов (в частности, с изменением соотношения отдельных продуктов метаболизма, их концентрации в тканях). Это наиболее отчетливо проявляется либо через короткое время после воздействия экстремального фактора, либо в ходе постоянно возрастающей напряженности его (увеличение степени засухи, возрастание или снижение температуры, постепенное повышение засоленности субстрата). И если после некоторого периода действия экстремального фактора условия среды вновь сменяются на оптимальные, функциональные изменения в растении постепенно исчезают и обычно восстанавливается нормальный уровень жизнедеятельности, характерный для оптимальных условий.

Если же напряженность экстремального фактора сохраняется длительное время на каком-то стабильном уровне, те физиолого-биохимические параметры, которые характеризуют метаболические процессы (соотношение отдельных групп веществ, концентрация их в тканях растений и др.), после первоначальных изменений вновь возвращаются к уровням, свойственным растениям в оптимальных условиях. Однако, как показывает использование в опытах радиоактивной метки, интенсивность новообразования различных продуктов метаболизма в таких условиях остается заметно пониженной. Это свидетельствует о том, что со временем в стабильно-экстремальных условиях восстанавливается нормальное равновесие реакций синтеза и распада в различных звеньях метаболизма, однако интенсивность этих процессов идет на ином, пониженном уровне. В то же время в экстремальных условиях существенно уменьшается

энергообеспеченность растений – за счет снижения как интенсивности фотофосфорилирования, так и энергетической эффективности дыхания – падает функциональная активность ДНК и РНК и, как результат всего этого, резко снижается интенсивность ростовых процессов и накопление биомассы во всех органах растений.

Таким образом, приспособление к экстремальным условиям (независимо от их качественно различной специфики) в общем плане выражается в переходе всех основных реакций метаболизма на новый, менее интенсивный уровень. За счет этого, с одной стороны, восстанавливается нормальное равновесие между интенсивностью различных процессов, что обеспечивает дальнейшее функционирование столь сложной и скоординированной биологической системы, как организм, а с другой – понижается его чувствительность к отклоняющимся от оптимальной нормы условиям среды (известно, что обычно существует обратная зависимость между интенсивностью метаболических процессов и их чувствительностью к экстремальным внешним воздействиям).

Исходя из сказанного, можно предположительно наметить общую схему реализации присущего растениям свойства устойчивости к неблагоприятным условиям (в качестве частного проявления функционирования организма как саморегулирующейся системы). В ответ на любой выходящий за пределы оптимальных условий среды специфический раздражитель (экстремальный фактор) в растениях возникают первичные (также, как правило, специфические) отклонения того или иного параметра, степень которых обычно соответствует величине раздражающего фактора. Первичные нарушения – сигналы – передаются в контролирующий метаболизм «центр» (аппарат генетической регуляции, локализованный в ядерной ДНК) либо прямо, либо через производные от этих повреждений более общие, неспецифические нарушения в цитоплазме. Изменение в клетке каких-то параметров (например, гомеостаза при засолении) для защиты наиболее важной клеточной структуры – ДНК – вызывает ее стабилизацию белками. Однако эта стабилизация одновременно понижает функциональную активность ДНК, что приводит к снижению интенсивности всех реакций метаболизма и в конечном счете к более медленному приросту общей биомассы у растений. Поскольку при разных экстремальных воздействиях наблюдаются сходные изменения в водном режиме и повышение общей концентрации ионов в клеточном соке, а также увеличивается расход энергии на репарацию повреждений в клетке, постольку затрагивается энергетический обмен растений и снижается уровень их

энергообеспечения, что также неминуемо приводит к ослаблению синтетических процессов.

Имеются сведения о том, что после первоначального усиления катаболических процессов при воздействии на растение экстремального фактора обнаруживается вторая (тоже неспецифическая) фаза – фаза повышения интенсивности синтетических процессов. Ее можно обнаружить при сравнительно невысокой напряженности экстремального фактора, а также в период обратимого восстановления нормального уровня жизнедеятельности растений после прекращения действия неблагоприятных условий.

При стабильном же достаточно высоком уровне напряжения экстремального фактора вслед за ослаблением синтетических реакций снижается, как говорилось, интенсивность и гидролитических процессов, что приводит к восстановлению нормального соотношения противоположно направленных процессов в организме.

В то же время, несмотря на общность защитных реакций к качественно различным экстремальным воздействиям, уровень устойчивости одних и тех же растений к этим факторам может заметно различаться, так как и оптимум разных условий среды, и величина первичного (специфического) сигнала о повреждении в ответ на различные неблагоприятные раздражения у организма могут существенно различаться. Поэтому сорт или вид растения, высокоустойчивый к какому-то одному конкретному фактору (например, к высоким температурам), может оказаться неустойчивым к другим (засолению, засухе, морозу), особенно к таким, которые по специфике своего первичного воздействия на растение существенно разнятся.

Чем же определяется тот или иной уровень устойчивости растений? Говоря об устойчивости к неблагоприятным внешним условиям, следует отметить следующее. Исследования, проведенные по оценке морозо-, засухо-, жаро- и солеустойчивости растений на большом наборе сортов (более 10 000) разных культур, показали, что, хотя абсолютные величины степени устойчивости одних и тех же сортов изменяются в зависимости от сопутствующих условий выращивания растений (и порой весьма значительно), присущие сортам относительные различия уровня их устойчивости (высокий, средний, низкий и т.п.) при этом всегда сохраняются. Об этом же свидетельствуют и данные других авторов.

Следовательно, тот или иной уровень устойчивости, присущий растениям, является генетически наследуемым признаком, который проявляется в экстремальных для организма условиях существования.

С другой стороны, различия в уровне устойчивости растений отчетливо проявляются лишь при определенной напряженности экстремального фактора. Если этот фактор выражен слабо, то вызываемые им изменения в метаболизме даже неустойчивых растений весьма незначительны, невелики изменения их продуктивности и достоверной разницы в уровнях устойчивости растений не обнаруживается. Сглаживаются они и при чрезмерно высокой напряженности экстремального фактора, близкой или даже превышающей летальный порог для слабо- и среднеустойчивых сортов (в этом случае вопрос стоит уже не об уровне устойчивости, а о пороге выносливости растений).

Исследования показывают, что разные по устойчивости сорта качественно однотипно реагируют на неблагоприятные воздействия, но отличаются как по степени различных нарушений, вызываемых одинаковой величиной экстремального фактора (разная величина сигнала в ответ на раздражитель одной и той же интенсивности), так и по скорости и глубине перестройки метаболизма в ответ на раздражитель или по скорости восстановления нормального уровня жизнедеятельности после прекращения действия экстремального фактора.

При этом вызываемые экстремальными воздействиями нарушения физиолого-биохимических параметров тем слабее, чем выше устойчивость растений; у этих сортов изменение уровня обмена веществ при длительном воздействии неблагоприятного фактора, как правило, происходит быстрее, но меньше отклоняется от нормы (уровень метаболизма при оптимальных условиях).

К такому выводу исследователи пришли на основании большого числа опытов при изучении засухоустойчивости, жаростойкости, морозо- и зимостойкости, устойчивости к вымоканию и солеустойчивости.

Все это позволяет заключить, что более высокая степень устойчивости сорта к внешнему фактору обуславливается, с одной стороны, способностью растений сохранять нормальный уровень метаболизма (норму реакции) при более широком интервале значений напряженности этого фактора, т.е. обеспечивается повышенной биологической буферностью организма и, с другой – большей скоростью выработки у них защитных изменений метаболизма тогда, когда напряженность экстремального фактора выходит за пределы допустимой нормы. Вероятно, это связано с увеличением набора изоферментов, обнаруженного у более устойчивых сортов, что дает возможность организму через включение шунтовых путей лучше

регулировать и поддерживать на оптимальном уровне метаболизм в разных условиях. Возможно также, что больший набор изоферментов (и наличие в связи с этим дополнительных шунтов) обеспечивает более устойчивым сортам возможность скорее реализовать защитно-приспособительные перестройки в обмене веществ при экстремальных условиях.

Анализ результатов оценки уровня устойчивости большого количества сортов к разным неблагоприятным условиям показывает, что более устойчивыми чаще являются формы с пониженной продуктивностью (что объясняется обычно и пониженным уровнем метаболизма). Однако эти признаки не обязательно находятся в тесной сопряженной зависимости – оценка показывает, что встречаются сорта растений, сочетающие в себе высокую потенциальную продуктивность с высоким или повышенным уровнем устойчивости к неблагоприятным условиям среды.

6. Устойчивость к недостатку кислорода

Условия кислородной недостаточности возникают при временном или постоянном переувлажнении, при заболачивании почвы, при вымокании растений, образовании ледяной корки на озимых посевах, в результате создания асфальтовых покрытий в городах, в процессе орошаемого землепользования, при хранении сельскохозяйственной продукции т.п. Наиболее часто оказываются в этих условиях озимые хлеба (пшеница, рожь, ячмень), а также соя, рис, хлопчатник, некоторые древесные растения – ель, береза, сосна, ива, ольха.

Несмотря на низкое содержание кислорода в заболоченных или затопляемых почвах, многие виды растений приспособились к произрастанию на них. Как видно из схемы (рис. 13), приспособления к существованию при недостатке кислорода направлены, с одной стороны, на сохранение близкого к нормальному уровню содержания кислорода в тканях, а с другой – на адаптацию к функционированию при пониженной концентрации кислорода в среде.

У растений, корни которых постоянно испытывают недостаток содержания кислорода, в процессе длительной эволюции появились разнообразные изменения в морфолого-анатомическом строении тканей: разрастания основания стебля, образование дополнительной поверхностной корневой системы, вентиляционных систем межклетников (аэренхимы), необходимых для транспорта кислорода из надземных частей растения в корни (рис. 14). Эти приспособления способствуют тому, что растение получает возможность избежать действия неблагоприятного фактора. В обеспечении кислородом корневой системы, наиболее часто страдающей от недостатка атмосферного кислорода, существенна роль листьев, а у древесных – и чечевичек ветвей и стволов. У ряда растений доля кислорода, поступающего в корни за счет транспорта его из надземной части, составляет 8 – 25 % от потребляемого в условиях нормальной аэрации.

Использование внешнего источника кислорода и доставка его в корни, находящиеся в условиях гипоксии или аноксии (недостатка или отсутствия кислорода), не может полностью обеспечить потребности растения, поскольку значительная часть O_2 используется на дыхание в процессе транспортировки. Поэтому появляется необходимость возникновения у растений приспособлений к пониженной концентрации кислорода. Эти приспособления по своей сути являются физиолого-биохимическими (метаболическими). Из схемы (рис. 13)

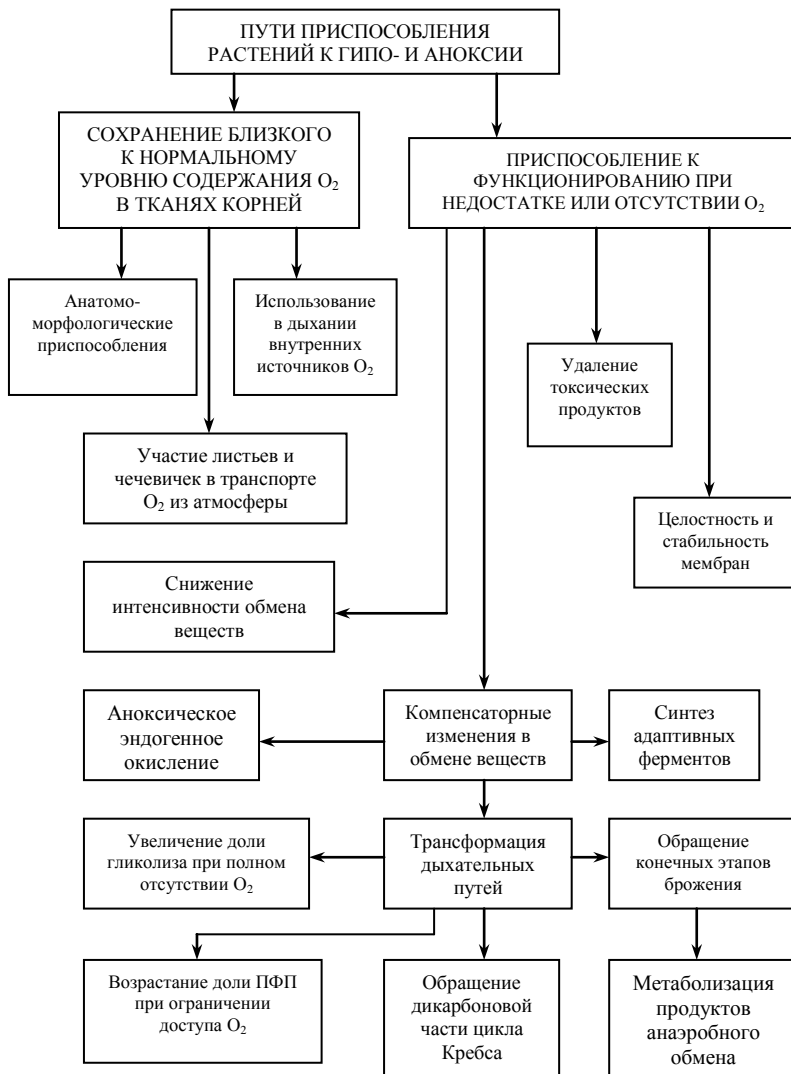


Рис. 13. Приспособление растений к гипо- и аноксии (Чиркова Т.В., 1984)

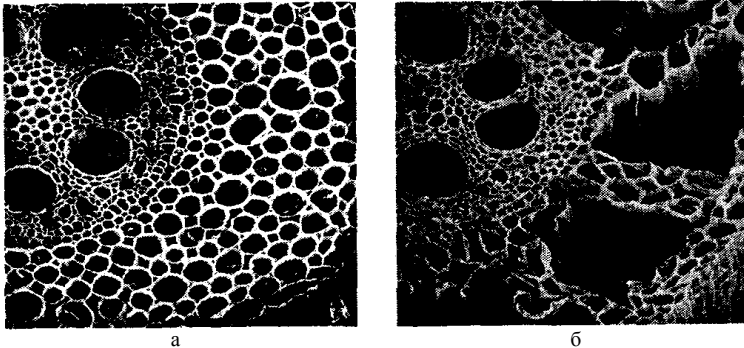


Рис. 14. Влияние гипоксии на формирование аэренхимы у корней кукурузы: а – корень, находившийся в нормальных условиях; б – корень, находившийся в условиях гипоксии (по Баску, Дрейю, из Полевого, 1983)

видно, что они прежде всего связаны с процессом дыхания. При недостатке кислорода один тип приспособлений состоит в снижении общей интенсивности дыхания и использования дыхательных субстратов у растений, хотя запасы субстратов у растений, характеризующихся такой реакцией (например, у болотных), могут быть больше, чем у мезофитов.

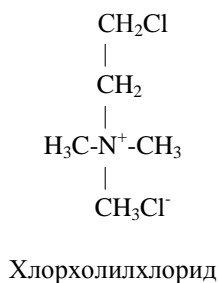
Другой тип приспособлений связан с перестройками в путях дыхания, необходимыми прежде всего для поддержания синтеза АТФ, достаточного для сохранения жизнедеятельности растений. При гипоксии приспособительную роль может играть увеличение активности пентозофосфатного пути дыхания при условии, что есть возможность окисления образующегося в ходе его NADPH. При условии анаэробноза преобладающим становится гликолитический путь катаболизма глюкозы. Несмотря на малую энергетическую эффективность гликолиза, роль его временного переживания условий анаэробноза очень велика, особенно если функционируют и системы детоксикации продуктов анаэробного распада (этилового спирта, молочной кислоты). Детоксикация состоит как в удалении этих веществ, так и во включении их в обмен. Отсутствие накопления продуктов брожения в токсических концентрациях, характерное для устойчивых к кислородному дефициту растений, способствует возобновлению и повышению активности гликолиза. Для функционирования гликолиза очень важно также окисление восстановленного NADH, образующегося в ходе этого процесса. У

устойчивых растений, возможно, происходит обращение дикарбоновой части цикла Кребса – в малатдегидрогеназной реакции и в реакции, сопряженной с образованием янтарной кислоты.

При отсутствии в анаэробных условиях кислорода как конечного акцептора электронов приспособительными оказываются процессы так называемого аноксического эндогенного окисления, в ходе которого электроны переносятся на нитраты и двойные связи ненасыщенных соединений (жирные кислоты, каротиноиды). Перенос электронов на подобные акцепторы играет роль «запасного выхода» и способствует продлению жизни растений в описываемых условиях.

В результате указанных трансформаций обмена у устойчивых к недостатку кислорода растений обеспечивается длительная стабильность внутриклеточной кислотности и окислительно-восстановительного равновесия, тормозится распад углеводов, белков и липидов и даже сохраняется способность к синтезу некоторых белков-ферментов, играющих адаптивную роль. Таким образом, устойчивость к гипо- и аноксии характеризуется целым комплексом анатомо-морфологических и физиолого-биохимических приспособлений, обеспечивающих в данных условиях функционирование обмена веществ.

В настоящее время вопрос о повышении устойчивости растений к недостатку кислорода только начинает разрабатываться. Одним из агротехнических мероприятий, повышающих устойчивость растений к избыточному водоснабжению, является обработка растений и замачивание семян в растворах хлорхолинхлорида. Положительное влияние хлорхолинхлорида отражается на развитии генеративных



органов и завязывании зерновок в колосьях пшеницы при ее затоплении. Уменьшение подавления роста и повышение урожая при затоплении ячменя наблюдалось также при предпосевном намачивании семян в 0,001 – 0,0001 %-ном растворе никотиновой кислоты. Близкие результаты были получены и при предпосевной обработке семян ячменя 0,1 %-ным раствором сульфата марганца. В условиях гипо- и аноксии продлевают жизнедеятельность растений, способных к нитратному дыханию, подкормки нитратами.

7. Газоустойчивость

Газоустойчивость – это способность растений сохранять жизнедеятельность при действии вредных газов. На степень газоустойчивости растений влияют физико-географические и метеорологические условия. Растения не обладают сформировавшейся в ходе эволюции системой адаптаций к вредным газам, и поэтому способность противостоять повреждающему действию газов основывается на механизмах устойчивости их к другим неблагоприятным факторам. Это связано с тем, что современная нам флора формировалась в условиях, при которых содержание вредных газов (вследствие вулканической деятельности, пожаров, химических процессов) в атмосферном воздухе было очень мало. Этот состав воздуха сформировался около 1 млрд. лет назад как следствие жизнедеятельности автотрофов. По-видимому, освобождение первичной атмосферы Земли от аммиака, сероводорода, метана, оксида углерода и др. активно осуществляли растения-автотрофы протерозойской и палеозойской эр, которые должны были обладать механизмами газоустойчивости. Но по мере увеличения кислорода в атмосферном воздухе и уменьшения содержания в нем вредных газов эти механизмы были утрачены.

Загрязнение атмосферы, связанное с расширением производственной деятельности человека, возрастает в таких катастрофических масштабах, что системы авторегуляции биосферы уже не справляются с его очисткой. В результате различных видов деятельности человека (промышленность, автотранспорт и др.) в воздух выделяется более 200 различных компонентов. К ним относятся газообразные соединения: сернистый газ (SO_2), оксиды азота (NO , NO_2), угарный газ (CO), соединения фтора и др., углеводороды, пары кислот (серной, сернистой, азотной, соляной), фенола и др., твердые частицы сажи, золы, пыли, содержащие токсические оксиды свинца, селена, цинка и т.д. В промышленно развитых странах на 52,6 % воздух загрязнен в результате деятельности транспорта, на 18,1 % – отопительных систем, на 17,9 % – в результате промышленных процессов и на 1,9 и 9,5% – от сжигания мусора и других процессов соответственно.

Загрязняющие атмосферный воздух компоненты (эксгалаты) по величине частиц, скорости оседания под действием силы тяжести и электромагнитному спектру подразделяют на пыль, пары, туманы и дым.

Газы и пары, легко проникая в ткани растений через устьица, могут непосредственно влиять на обмен веществ клеток, вступая в химические взаимодействия уже на уровне клеточных стенок и мембран. Пыль, оседая на поверхности растения, закупоривает устьица, что ухудшает газообмен листьев, затрудняет поглощение света, нарушает водный режим.

По убыванию степени токсичности для растений газы можно расположить в следующие ряды: 1) $F_2 > Cl_2 > SO_2 > NO > CO > CO_2$ или 2) $Cl_2 > SO_2 > NH_3 > HCN > H_2S$.

Кислые газы и пары более токсичны для растений, чем для животных, для которых второй ряд газов выглядит следующим образом: $HCN > H_2S > Cl_2 > SO_2 > NH_3$.

Наиболее сильно газы воздействуют на процессы, протекающие в листе. Косвенный эффект загрязнения атмосферы проявляется также через почву, где газы влияют на микрофлору, почвенный поглощающий комплекс и корни растений. Кислые газы и кислые дожди нарушают водный режим тканей, приводят к постоянному подкислению цитоплазмы клеток, изменению работы транспортных систем мембран (плазмалеммы, хлоропластов), накоплению Ca, Zn, Pb, Cu. В этих условиях интенсивность фотосинтеза снижается из-за нарушения мембран хлоропластов. Кроме того, на свету быстро разрушаются хлорофилл *a* и каротин, меньше – хлорофилл *b* и ксантофилл. Особенно неблагоприятно на пигментную систему хлоропластов действуют SO_2 и Cl_2 ; аммиак же уменьшает содержание каротина и ксантофилла, мало влияя на хлорофиллы.

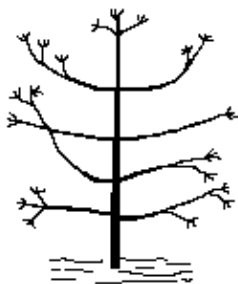


Рис. 15. Трехлетнее воздействие промышленного воздуха с SO_2 на сосну.

Дыхание в условиях загрязнения, как правило, вначале растет, а затем снижается по мере развития повреждений. Но эти изменения нарушают рост растений, ускоряют процесс старения в них. Очень сильно страдают от кислых газов хвойные породы (суховершинность, ослабление роста ствола в толщину, уменьшение длины и увеличение числа хвоинок на побеге, быстрая потеря хвои) (рис. 15). При длительном действии кислых газов наблюдаются значительные

изменения в фитоценозах: утрата лесных пород, развитие сорной травянистой растительности. У лиственных пород кислые газы вызывают уменьшение размеров и количества листьев, индуцируют появление у них черт ксероморфности.

По характеру реакции на воздействие газов у растений различают газочувствительность (т.е. скорость и степень проявления патологических процессов под влиянием газов) и газоустойчивость. Для газоустойчивости существенна способность растений 1) регулировать поступление токсичных газов, 2) поддерживать буферность цитоплазмы и ее ионный баланс, 3) осуществлять детоксикацию образующихся ядов. В итоге в условиях задымления это способствует поддержанию фотосинтеза и синтетических процессов на достаточно высоком уровне.

Регуляция поглощения газов определяется прежде всего чувствительностью устьиц к газам; под их влиянием (особенно SO_2) газоустойчивые виды быстро закрывают устьица. Устойчивость к токсическим газам может быть связана и с уровнем в клетках катионов (K^+ , Na^+ , Ca^+), способных нейтрализовать ангидриды кислот. Обычно растения, устойчивые к засухе, засолению и другим стрессам, имеют и более высокую газоустойчивость, возможно, из-за способности регулировать водный режим и ионный состав. На это указывают усиление сернистым газом признаков ксероморфности листьев, а хлором – признаков суккулентности. Проверка газоустойчивости (по SO_2) большого числа видов растений (Николаевский В.С., 1979) позволила разделить их на три группы: устойчивые, среднеустойчивые и неустойчивые. Наиболее устойчивые к SO_2 древесные породы (вяз, жимолость, клен, лох) оказались устойчивыми также к хлору, фтору, диоксиду азота.

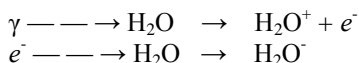
Газоустойчивость растений повышается при оптимизации минерального питания и закалке семенного материала. Замачивание семян в слабых растворах соляной и серной кислот повышает устойчивость растений к кислым газам.

Хотя загрязнение атмосферного воздуха наносит большой ущерб растительности, именно растения наряду с регуляцией водного, ветрового и других режимов среды представляют собой мощный фактор очистки атмосферы.

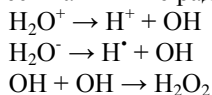
8. Радиоустойчивость

Биологический эффект ионизирующего излучения является результатом влияния радиации на многих уровнях – от молекулярного до организменного и популяционного. Первичные механизмы действия всех типов излучения на живой организм сходны. Их общая особенность состоит в том, что значительный биологический эффект вызывается слабой энергией и небольшим числом первичных радиационно-химических реакций. Например, при гамма-облучении дозой около 10 Гр (1000 р)¹, летальной для млекопитающих, поглощается энергия, равная 8,4 кДж/г, достаточная лишь для повышения температуры на 0,001° С.

Различают прямое и косвенное действие радиации на живые организмы. Прямое действие состоит в радиационно-химических превращениях молекул в месте поглощения энергии излучения. Прямое попадание в молекулу переводит ее в возбужденное или ионизированное состояние. Поражающее действие связано с ионизацией молекулы. Непрямое, или косвенное, действие радиации состоит в повреждении молекул, мембран, органоидов, клеток, вызываемых продуктами радиолиза воды, количество которых в клетке при облучении очень велико. Заряженная частица излучения, взаимодействуя с молекулой воды, вызывает ее ионизацию:



Ионы за время жизни ($10^{-15} - 10^{-10}$ с) способны образовать химически активные радикалы и пероксиды:



В присутствии растворенного в воде кислорода возникают также мощный окислитель HO_2 ($\text{H}^\cdot + \text{O}_2 \rightarrow \text{HO}_2$) и новые пероксиды ($\text{HO}_2 + \text{H} \rightarrow \text{H}_2\text{O}_2$). Эти сильные окислители за время жизни $10^{-6} - 10^{-5}$ с могут повредить (изменить) многие биологически важные молекулы

¹Гр (Грей) – доза поглощенной энергии в СИ; 1 Грей = 1 Дж/кг; р (рентген) – экспозиционная доза рентгеновского или гамма-излучения. Энергетический эквивалент рентгена в 1 кг воздуха составляет при 0° С и 1013 гПа $8,8 \cdot 10^{-3}$ Дж/кг.

– нуклеиновые кислоты, белки-ферменты, липиды мембран и др. Кроме того, при взаимодействии радикалов воды с органическими веществами в присутствии кислорода образуются органические пероксиды, что также способствует лучевому повреждению молекул и структур клетки.

При понижении концентрации кислорода в среде (ткань) уменьшается эффект лучевого поражения, а при увеличении его концентрации действие радиации усиливается. Этот «кислородный эффект» проявляется на всех уровнях организации биологических объектов – от молекулярного до тканевого.

Прямое действие радиации на молекулы объясняет теория «мишенной или попаданий» и вероятностная гипотеза. Согласно первой попадание ионизирующей частицы в чувствительную часть (мишень) молекулы или структуры клетки вызывает ее повреждение, генетические изменения и гибель. Обнаружено, что с увеличением дозы количество повреждений в облучаемом объеме увеличивается в геометрической прогрессии, причем повреждение может быть результатом как одного попадания, так и нескольких. По вероятностной гипотезе взаимодействие излучения с мишенью происходит по принципу случайности, а реакция на излучение зависит от состояния биологической системы в момент действия излучения.

Дальнейшие этапы развития лучевого поражения связаны с непрямым действием ионизирующих излучений. Повреждения, возникшие первоначально, могут усиливаться (развиваться): 1) вследствие возникновения под действием излучений радиотоксинов (липидных пероксидов, хинонов и др.), приводящих к автоокислению липидов мембран, окислению SH-групп мембранных белков, нарушению функционирования систем транспорта в мембранных образованиях клеток (Тарусов Б.Н., 1954; Кузин А.М., 1970); 2) при накоплении ошибок в процессах репликации ДНК, синтеза РНК и белков; 3) из-за повреждения ферментов, обеспечивающих синтез биологически важных соединений, и т.д.

Для клетки наиболее опасно нарушение облучением уникальной структуры ДНК. При прямом действии излучения на молекулу ДНК происходят разрывы связей сахар-фосфат, дезаминирование азотистых оснований, образование димеров пиримидиновых оснований (чаще других – тимина) и т.д. Эти повреждения могут накапливаться.

Другие изменения касаются радиационных влияний на ядерную мембрану и хроматин. На структуре хроматина сказываются депротенинизация участков ДНК и активация ДНКаз, как следствие

нарушения проницаемости ядерной мембраны. Облучение может также инактивировать ферменты, участвующие в репарации поврежденных молекулы ДНК. Эти и другие повреждения на уровне как ДНК, так и хроматина в конечном счете выражаются в изменениях белкового синтеза, прохождения фаз клеточного цикла, в образовании хромосомных aberrаций, увеличении частоты мутаций в клетках, нарушении систем регуляции и гибели клетки.

Самая четкая реакция на лучевое воздействие – гибель организмов. Различают дозы облучения, вызывающие 100 %-ный летальный исход (LD_{100}), и дозы менее летальные (например, при LD_{500} летальность = 50 %). Д.М. Гродзинский и И.Н. Гудков (1973) предложили считать, что предел летальных доз характеризует радиоустойчивость организма, а предел доз, вызывающих нелетальные реакции, – его радиочувствительность.

Из тканей растительного организма наиболее уязвимы для радиации меристемы. Их называют критическими тканями растения, поскольку лучевое поражение меристем определяет лучевую болезнь и гибель всего организма. Однако чувствительность делящихся клеток меристем к облучению на разных этапах митотического цикла неодинакова. У многих объектов максимальная радиочувствительность клеток отмечается в конце фазы G_1 , когда заканчивается подготовка к синтезу ДНК, а также в премитотической фазе G_2 . При облучении в клетках, находящихся в фазе G_2 , обнаруживается максимальное количество хроматидных aberrаций.

Типичной реакцией на облучение является изменение в ростовых процессах, причем в зависимости от дозы наблюдаются как стимулирующие, так и ингибирующие эффекты. Например, невысокие дозы радиации (0,35 – 0,5 Гр, или 0,035 – 0,05 кр) стимулируют рост проростков гороха и кукурузы в течение 4 – 6 дней после облучения, а затем усиление роста прекращается. Ускорение роста в этом случае сопровождается сокращением продолжительности митотического цикла клеток апикальных меристем, возрастанием интенсивности дыхания и фотосинтеза. Для семян тех же растений дозы, стимулирующие прорастание, выше на порядок (3 – 10 Гр, или 0,3 – 1 кр). Стимулирующий эффект невысоких доз (5 Гр, или 500 р) используют в производственных условиях для предпосевого облучения семян кукурузы, что увеличивает ее урожайность на 10 – 12 %.

Наименее радиоустойчивы вегетирующие растения: летальные дозы облучения для проростков высокочувствительных к радиации кормовых бобов (6 – 8 Гр, или 0,6 – 0,8 кр) и гороха (10 – 15 Гр, или

1,0 – 1,5 кр) сравнимы с летальными дозами облучения для многих млекопитающих (около 10 Гр, или 1 кр). Облучение приводит к разнообразным морфологическим аномалиям у растений (изменение размеров, скручивание и морщинистость листьев, гипертрофия органов, появление опухолевидных образований на всех органах). Наиболее чувствительны к радиации активные меристемы.

Прорастание семян у разных растений (наблюдения до восьмидневного возраста) подавляется значительно более высокими дозами – от 1 до 35 кГр (100 – 3500 кр). Радиочувствительность семян зависит также от глубины покоя, проницаемости семенных оболочек для кислорода, содержания в них воды и т.д.

Значительно изменяется радиоустойчивость в онтогенезе растений. Так, формирующиеся семена злаков наиболее радиочувствительны в фазе молочной спелости. При полном созревании радиоустойчивость семян возрастает до максимума. Как отмечалось, начало прорастания приводит к значительному снижению радиоустойчивости, которая несколько возрастает к периоду заложения оси соцветия, но вновь снижается во время споро- и гаметогенеза. Таким образом, растение наиболее чувствительно к облучению при прорастании семян и в период споро- и гаметогенеза. Одноклеточные растения наиболее устойчивы к облучению сразу после окончания деления в конце фазы синтеза ДНК.

Развитие растений как в филогенезе, так и в онтогенезе происходило в условиях естественной радиоактивности. На ранних этапах развития жизни на Земле радиоактивный фон был намного выше современного и постепенно уменьшался из-за распада многих радиоактивных элементов земной коры. Возможно, поэтому организмам более древнего происхождения свойственна повышенная радиоустойчивость: высокие дозы радиации способны переносить цианобактерии, грибы и лишайники.

Радиочувствительность различных видов, семейств, порядков, классов, отделов высших растений коррелирует с их положением в филогенетической системе (Преображенская Е.И., 1971). Радиопластичность вида связана с его ареалом: чем шире ареал, тем больше внутривидовая изменчивость по устойчивости к облучению.

Сортовые различия радиочувствительности растений одного и того же вида коррелируют с экологическими условиями их выведения и выращивания до облучения: во влажном и прохладном климате они менее устойчивы, чем в жарком и сухом. Для подвидов устойчивость к облучению определяется географическими центрами их

происхождения: растения абиссинского и азиатского очагов устойчивее, чем средиземноморского и европейского.

Все голосеменные растения радиочувствительны, а у покрытосеменных отмечено широкое разнообразие по этому признаку. Так, в классе однодольных все виды среднеустойчивы и радиочувствительны, а у двудольных порядки с примитивными признаками (древесный и кустарниковый типы, недоразвитый тип зародыша) более чувствительны к облучению, а порядки с более совершенными вторичными признаками (травянистый тип, развитый зародыш) – более устойчивы.

Устойчивость растений к действию радиации может определяться рядом факторов как на молекулярном, так и на более высоких уровнях организации. Можно выделить несколько механизмов радиоустойчивости:

1. Степень радиационного повреждения молекул ДНК в клетке уменьшает системы восстановления ДНК, независимые (темновая репарация) или зависящие от света. Системы темновой репарации ДНК, постоянно присутствующие в клетке, отыскивают поврежденный участок, разрушают его и восстанавливают целостность молекулы ДНК. Под влиянием света ферментативным или неферментативным путем устраняются димеры пиримидиновых оснований, возникающие в ДНК при действии ультрафиолетового света или ионизирующего излучения. Такого рода восстановление целостности ДНК способствует также уменьшению повреждений (изменений) и в хромосомах.

2. Защиту на уровне клетки осуществляют вещества-радиопротекторы. Их функция состоит в гашении свободных радикалов, возникающих при облучении, в создании локального недостатка кислорода или в блокировании реакций с участием продуктов – производных радиационно-химических процессов.

Функцию радиопротекторов выполняют сульфгидрильные соединения (глутатион, цистеин, цистеамин и др.) и такие восстановители, как аскорбиновая кислота; ионы металлов и элементы питания (бор, висмут, железо, калий, кальций, кобальт, магний, натрий, сера, фосфор, цинк); ряд ферментов и кофакторов (каталаза, пероксидаза, полифенолоксидаза, цитохром *c*, NAD); ингибиторы метаболизма (фенолы, хиноны); активаторы (ИУК, кинетин, гибберелловая кислота) и ингибиторы роста (абсцизовая кислота, кумарин) и др.

3. Восстановление на уровне организма обеспечивается у растений: а) неоднократностью популяции делящихся клеток

меристем, которые содержат клетки с разной интенсивностью деления; б) асинхронностью делений в меристемах, так что в каждый данный момент в них содержатся клетки на разных фазах митотического цикла с неодинаковой радиоустойчивостью; в) существованием в апикальных меристемах фонда клеток типа покоящегося центра, которые приступают к энергичному делению при остановке деления клеток основной меристемы и восстанавливают как инициальные клетки, так и меристему; г) наличием покоящихся меристем типа спящих почек, которые при гибели апикальных меристем начинают активно функционировать и восстанавливают повреждение.

Все эти механизмы защиты и восстановления не являются специфичными только для растений, и поэтому их изучение важно для решения проблемы радиоустойчивости как растений, так и других живых организмов.

9. Устойчивость растений к инфекционным болезням

Помимо устойчивости к рассмотренным выше факторам внешней среды растения должны обладать защитой от огромного числа биотических факторов, и прежде всего от микроорганизмов – потенциальных патогенов, которыми окружено растение в течение онтогенеза. У дикорастущих форм в результате длительной, сопряженной с другими организмами эволюции вырабатывались разнообразные защитные механизмы, которые не всегда представлены у культурных растений. Поэтому выяснение естественных механизмов устойчивости, помимо общенаучного значения, важно и для определения способов борьбы с болезнями сельскохозяйственных растений.

Устойчивость к болезни есть способность растения предотвращать, ограничивать или задерживать ее развитие. Устойчивость может быть неспецифической, или видовой (по Н. И. Вавилову), и специфической, или сортовой.

Видовая устойчивость защищает растения от огромного количества сапрофитных микроорганизмов. Этот тип устойчивости предлагается также называть фитоиммунитетом (от лат. *immunitas* – освобождение от чего-либо), поскольку видовая устойчивость касается болезней неинфекционных для данного вида растений. Благодаря видовой устойчивости каждый вид растений поражается лишь немногими возбудителями.

Специфическая (или сортовая) устойчивость имеет отношение к паразитам, способным преодолевать видовую устойчивость растения и поражать его в той или иной степени. Эта устойчивость очень важна для культурных растений, так как именно специфические патогены являются причиной более 90 % потерь от болезней сельскохозяйственных культур.

Инфекционные болезни растений вызываются паразитическими грибами и бактериями, вирусами, растительными и почвенными нематодами (фитогельминтами), паразитическими цветковыми растениями (повилика, заразиха, омела). Фитогельминты и растения-паразиты могут быть переносчиками вирусов. Наибольшие потери урожаев вызывают грибковые заболевания, несколько меньшие – вирусные и бактериальные. Это связано со значительно большим числом видов грибов-патогенов (более 10 000) по сравнению с бактериями, поражающими растения (150 – 200 видов).

Болезнь растений – это сложный динамический процесс взаимодействия двух живых систем: растения, с одной стороны, и

возбудителя болезни – с другой. Это патологический процесс, вызванный ненормальным течением физиологических процессов и сопровождающийся внешними симптомами, которые зависят от причины, вызвавшей заболевание, характера воздействия, оказываемого на растение, и его ответной реакции. Наиболее часто встречаются следующие симптомы болезней:

1. Некротические пятна на листьях, плодах или других органах растения. Например, коричневая пятнистость земляники, бактериальная угловатая пятнистость на листьях огурца, бурая пятнистость на листьях груши. Образование пятна может быть результатом непосредственного разрушающего воздействия на пораженный участок ткани и следствием защитной реакции организма на внедрение паразита. Образование некротического барьера локализует дальнейшее распространение облигатного патогена.

2. Налеты на листьях и плодах. Их образуют различные мучнистые росы (американская мучнистая роса на крыжовнике, мучнистая роса огурца, ложная мучнистая роса на капусте, луке). Налет состоит из спорангиев гриба, а у настоящих рос из мицелия паразита.

3. Опухоли и наросты. Образование их вызывает корневой рак (рак плодовых деревьев, рак картофеля). Сущность этого явления заключается в гипертрофии – увеличении количества клеток под влиянием паразита.

4. Гниль плодов, овощей, картофеля. Гнили могут быть мягкими и твердыми, мокрыми и сухими. Мокрая гниль картофеля, например, разрушает клеточные оболочки и протопласт клеток. Известны сухие гнили моркови, древесины.

5. Увядание. Этот тип поражения является чаще всего следствием закупорки сосудистой системы возбудителем болезни или следствием отмирания – некроза стенок сосудов под влиянием токсинов, выделяемых возбудителями болезни. Например, бактериальное увядание овощных и других культур.

6. Образование пустул – подушечек спор. Появляются сначала под эпидермисом, затем выходят на поверхность через его разрывы – характерный признак ржавчины.

Характеристика возбудителей болезней. Различают следующие группы патогенов:

1. Факультативные (необязательные) паразиты, которые, являясь сапрофитами, живут на мертвых остатках растений, но могут поражать и живые, но ослабленные растения. Эти патогены легко культивируются на питательных средах и поражают растения многих

видов и таксономических групп. Типичный пример паразитов этой группы – возбудитель серой гнили *Bortrys cinerea*.

2. Факультативные сапрофиты, которые ведут в основном паразитический образ жизни на небольшом числе видов и реже – сапрофитный. К ним относится, например, *Phytophthora infestans* – возбудитель фитофтороза картофеля.

3. Облигатные (обязательные) паразиты, которые не могут существовать без растения-хозяина одного или близких родов. К облигатным паразитам относятся все вирусы, многие грибы-паразиты растений (например, *Puccinia graminis tritici* – возбудитель бурой ржавчины пшениц), но не бактерии. В процессе сопряженной эволюции с растениями-хозяевами паразиты этого типа выработали способность проникать в ткани растения-хозяина, минуя его защитные механизмы.

По характеру питания эти же типы паразитов делят на некротрофов и биотрофов. Некротрофы (все факультативные паразиты и некоторые факультативные сапрофиты) поселяются на предварительно убитой ими ткани. Клетки растения-хозяина погибают под действием токсинов, выделяемых патогеном, а затем содержимое клеток расщепляется внеклеточными гидролитическими ферментами, также выделяемыми паразитом.

Биотрофы (облигатные паразиты) определенное время сосуществуют с живыми клетками растения-хозяина. Они проникают туда, минуя системы защиты растения и не выделяя токсинов, вредных для него. Часто гриб-биотроф обитает в межклетниках, а питательные вещества получает с помощью гаусторий-присосок, врастающих в клетку. Такое сосуществование продолжается до спороношения гриба, после чего растение начинает повреждаться.

Патогены воздействуют на растение-хозяина посредством выделяемых гидролитических ферментов и токсинов. Ферменты растворяют компоненты клеточных стенок и срединные пластинки, облегчая тем самым внедрение паразита в ткани растения-хозяина и одновременно обеспечивая его питанием. Токсины, выделяемые некротрофами и убивающие ткани растения, называют фитотоксинами. Они не обладают специфичностью и способны повреждать многие растения. Вивотоксины выделяются патогеном в среду, если он является сапрофитом, и в ткани растения – при паразитической форме его существования. Эти токсины сами по себе могут индуцировать ряд симптомов болезни. Но наиболее полно симптомы болезни (без патогена) вызываются токсинами паразита, заражающего данный вид, т.е. специфичными к данному растению-хозяину (патотоксинами).

Функцию патотоксинов выполняют различные соединения – олигопептиды, терпеноиды, гликозиды. Они действуют на восприимчивые растения в очень низких концентрациях. Например, фильтрат культуральной жидкости *Helminthosporium victori* подавляет рост корней восприимчивого сорта овса в концентрации 1:1 200 000, а устойчивый сорт повреждается лишь при концентрациях, в 400 000 раз больших.

Паразитические организмы характеризуются свойствами патогенности, вирулентности и агрессивности. Под патогенностью понимают способность вызывать заболевания. Качественную сторону патогенности отражает вирулентность, обозначающая способность патогена поражать или не поражать растение (по принципу «да-нет»). Она присуща только патогенным видам, которые различаются по способности поражать разных растений-хозяев и могут иметь несколько форм, паразитирующих на различных растениях одного рода. Например, *Puccinia graminis* паразитирует на пшенице, овсе, рисе и других злаках. Вирулентность патогена изменяется только в результате модификаций генома и почти не зависит от условий внешней среды.

Агрессивность патогенов выражает степень поражения ими восприимчивых растений и определяется скоростью роста паразита, факторами внешней среды и др. Вирулентность и агрессивность отражают качественную и количественную характеристику патогенности паразита по отношению к растению-хозяину.

Генетическая детерминированность взаимоотношений хозяина и паразита. Необходимо отметить, что устойчивость растений находится под генетическим контролем (генетически детерминирована). Это означает, что в процессе сопряженной эволюции у растения-хозяина и его паразита возникают комплементарные (соответствующие друг другу) пары генов: ген устойчивости R_1 у растения и ген вирулентности A_1 у паразита. Их взаимодействие и определяет тип инфекции, причем устойчивость и авирулентность – явление более частое, чем вирулентность и восприимчивость. Эта теория была названа «ген-на-ген» (Н. Flor, 1956). Она подтвердила идею Н. И. Вавилова о сопряженной эволюции растения и его паразита на их совместной родине. Например, родиной картофеля и возбудителя его болезни – фитофтороза являются Мексика и Гватемала, и эти растения имеют здесь самый обширный набор генов устойчивости, а паразит – генов вирулентности. Обнаружение генов устойчивости у диких форм существенно для селекционного введения их в культурные сорта.

Однако со временем сорт растения, несущий ген устойчивости, может повреждаться возникшей новой вирулентной расой паразита, что очень характерно для новых сортов. Быстрое появление новых рас патогена связано с высокой скоростью его размножения, а также с процессами гибридизации и др. Раса патогена может содержать несколько генов вирулентности. Однако увеличение числа генов вирулентности не означает большую жизнеспособность расы: в результате действия стабилизирующего отбора выживают расы патогена, содержащие лишь те гены вирулентности, которые необходимы для преодоления генов устойчивости растения (т.е. число генов вирулентности у паразита будет соответствовать числу генов устойчивости у растения-хозяина).

Расы менее специализированных паразитов, не имеющие генов вирулентности, отличаются количественно по степени агрессивности, в то время как расы, различающиеся по генам вирулентности, свойственны высокоспециализированным облигатным паразитам или факультативным сапрофитам.

Каждый сорт растения поражается только совместимой с ним расой специализированного патогена, обладающей комплементарным к гену устойчивости растения геном вирулентности. Когда сорт к одним расам патогена проявляет устойчивость, а к другим нет, эту устойчивость называют вертикальной.

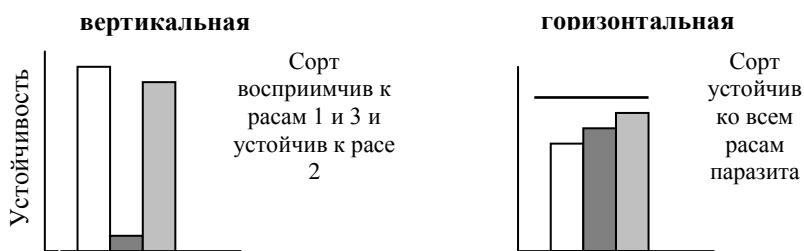


Рис. 16. Типы устойчивости к патогенам

Горизонтальная, или полевая, устойчивость сорта контролируется многими генами. Она обеспечивает низкий, средний или высокий уровень устойчивости ко всем расам патогена (рис. 16). Встречается также сочетание обоих типов устойчивости.

Механизмы защиты. Устойчивость растений к болезням основана на разнообразных механизмах защиты. В целом эти механизмы подразделяют на: 1) конституционные, т.е.

присутствующие в тканях растения-хозяина до инфекции, и 2) индуцированные, или возникшие в ответ на контакт с паразитом или его внклеточными выделениями.

Конституционные механизмы предполагают: а) особенности структуры тканей, обеспечивающие механический барьер для проникновения инфекции; б) способность к выделению веществ с антибиотической активностью (например, фитонцидов); в) создание в тканях недостатка веществ, жизненно важных для роста и развития паразита.

Индуцированные механизмы устойчивости характеризуются следующими реакциями растения-хозяина на инфекцию: а) во всех случаях усиливаются дыхание и энергетический обмен растения, б) накапливаются вещества, обеспечивающие общую неспецифическую устойчивость (фитонциды, фенолы и продукты их окисления – хиноны, танины и др.), в) создаются дополнительные защитные механические барьеры, г) возникает реакция сверхчувствительности, д) синтезируются фитоалексины. Общая стратегия защиты растения состоит в том, чтобы не допустить воздействия паразита на клетки или локализовать инфекцию и привести патогена к гибели.

При этом реакция растения на поражение некротрофами и биотрофами будет разной. Защитой против токсинов и экзоферментов некротрофа служит дезактивация их в клетках растения. Устойчивость к биотрофам создается с помощью механизмов распознавания паразита, включения реакции сверхчувствительности для образования зоны некроза, лишаящей патогена жизненно необходимых компонентов питания, и последующего уничтожения его в этой зоне с участием синтезированных в ответ на инфекцию фитоалексинов.

Устойчивость к некротрофам обеспечивают следующие механизмы: 1) детоксикация токсинов паразита (например, викторина – токсина возбудителя гельминтоспориоза овса устойчивыми растениями овса, райграса и сорго); 2) потеря устойчивыми растениями чувствительности к специализированным патотоксинам; 3) связывание токсина у восприимчивых растений с рецептором в плазмалемме хозяина, в результате чего наступает гибель клетки (у устойчивого сорта нет рецепторов, способных связывать токсин, и повреждение не наступает); 4) инактивация экзоферментов неспецифическими ингибиторами типа фенолов; 5) задержка синтеза экзоферментов паразита устранением (маскировкой) их субстратов (например, синтез пектиназы и пектинметилэстеразы, осуществляемый некротрофами лишь в присутствии субстрата – пектиновых веществ, при поражении не происходит из-за усиления

суберинизации и лигнификации клеточных стенок растения-хозяина в месте поражения, что маскирует пектиновые соединения); 6) повреждение клеточных стенок паразита ферментами растения-хозяина – хитиназой, глюканазой и т.д.; 7) возможно, что в ответ на гидролитические ферменты паразита растения синтезируют белки-антиферменты к ним.

Механические компоненты защиты. Взаимодействие растения-хозяина и паразита происходит на поверхности растения, которая, таким образом, служит первой линией его обороны. Споры патогена (или сам патоген) вначале должны удержаться на поверхности органа. Этому у многих растений препятствует отложение воска на кутикуле эпидермальных клеток, что делает поверхность гладкой, плохо смачиваемой водой, необходимой для прорастания спор. Патогены (грибы, бактерии, вирусы) преодолевают этот барьер через устьица, чечевички, раны, а грибы – через кутикулу, активно воздействуя на нее. Покровные ткани служат не только механической преградой, но и токсическим барьером, так как содержат разнообразные антибиотические вещества. Эти защитные свойства присущи поверхности растения до инфекции. Но инфекция индуцирует активную реакцию клеток и вызывает следующие изменения этих барьеров:

1. Широко распространенной защитной реакцией на заражение является усиление лигнификации клеточных стенок. Лигнификация резко затрудняет проникновение паразита, так как лишь немногие грибы способны расщеплять лигнин. При поражении лигнифицируются даже стенки клеток, где не было лигнина. Этот процесс повышает механическую прочность оболочек, ограничивает распространение токсинов паразита и приток питательных веществ к клеткам паразита, защищает компоненты стенки от атаки ферментами патогена. Известно также, что лигнин растения-хозяина может откладываться в клеточной стенке гиф грибов, останавливая их рост, причем индуцирует такого рода лигнификацию хитин стенки гриба.

2. Механическим барьером между некротизированными клетками очага инфекции и живыми клетками становится образующаяся при этом перидерма. Перидерма препятствует распространению паразита, затрудняет приток веществ к некрозу из живых клеток, защищает здоровые клетки растения-хозяина от токсических продуктов некротизированных клеток (рис. 17).

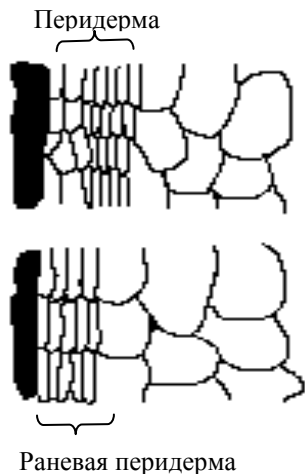


Рис. 17. Раневая перидерма клубня картофеля.

3. Если возбудитель (например, мучнистой росы ячменя) образует на поверхности листа апрессорий (орган-присоску для преодоления клеточной стенки), то непосредственно под ним клеточная стенка утолщается. Образуется бугорок-папилла, содержащий лигнин и кремний. Его современное формирование не позволяет паразиту проникнуть в клетку.

4. Еще одной механической преградой на пути распространения паразита в проводящей системе растения служат тиллы, которые образуются, например, при поражении хлопчатника грибами родов *Verticillium* и *Fusarium*. В устойчивых сортах патоген, попадая через корни в проводящую систему, задерживается выпячиваниями в сосудах, представляющими собой содержимое соседних паренхимных клеток, покрытое пектиновым чехлом. Задержанный грибок повреждается антибиотическими веществами.

Фитонциды и фенолы. Важную роль в неспецифической устойчивости растений играют антибиотические вещества – фитонциды, открытые Б. П. Токиным в 20-х гг. XX в. К ним относятся низкомолекулярные вещества разнообразного строения (алифатические соединения, хиноны, гликозиды с фенолами, спиртами и т.д.), способные задерживать развитие микроорганизмов или убивать их. Выделяясь при ранении (лука, чеснока), летучие фитонциды защищают растение от патогенов уже над поверхностью органов. Нелетучие фитонциды локализованы в покровных тканях и участвуют

в создании защитных свойств поверхности. Внутри клеток они могут накапливаться в вакуоли. При повреждениях количество фитонцидов резко возрастает, что предотвращает возможное инфицирование раненых тканей.

К антибиотическим веществам растений относят также фенолы. При повреждениях, инфекциях в клетках активируется полифенолоксидаза, которая окисляет фенолы до высокотоксичных хинонов. В некротических местах после реакции сверхчувствительности окисляющиеся фенолы и хиноны участвуют в образовании меланинов, от которых зависит темный цвет отмерших клеток. Фенольные соединения инактивируют экзоферменты патогенов и необходимы для синтеза лигнина. Паразитарные микроорганизмы легко приспосабливаются к антибиотическим веществам своего растения-хозяина, но роль их в механизмах видового неспецифического фитоиммунитета достаточно велика.

Сверхчувствительность. В ответ на внедрение биотрофных паразитов (например, ржавчины в злаки) в месте контакта с патогеном клетки устойчивого сорта быстро отмирают. Эта реакция растения получила название сверхчувствительности. У восприимчивых же сортов клетки тканей остаются живыми и паразит распространяется по тканям.

У растений реакция сверхчувствительности возникает при первичном контакте с паразитом. Реакцией этой обладают именно устойчивые растения, причем эта устойчивость основана на повышенной чувствительности к инфекции. Отмирание нескольких клеток приводит к образованию некроза, что останавливает перемещение паразита. Затем некротическая ткань окружается барьером из перидермы. Скорость этой реакции очень велика: так, при контакте несовместимой расы возбудителя фитофтороза с листом картофеля клетки отмирают уже через 30 мин. Основная функция реакции сверхчувствительности заключается в подавлении спороношения паразита, которое происходит лишь при его контакте с живыми клетками.

Фитоалексины. Изучение факторов, вызывающих гибель патогена в некротизированных участках тканей после реакции сверхчувствительности, привело к открытию К. Мюллером и Г. Бергером (1940) веществ, получивших название фитоалексинов. Фитоалексины – это низкомолекулярные антибиотические вещества высших растений, возникающие в растении в ответ на контакт с фитопатогенами; при быстром достижении антимикробных

концентраций они могут выполнять защитную роль в фитоиммунитете (рис. 18).

В здоровых тканях фитоалексины отсутствуют. Они обладают антибактериальным, фунгитоксичным антинематодным действием. Фитоалексины – конечные продукты измененного заражением метаболизма растения. Вследствие разнообразия растений, патогенов и их взаимодействий велико и химическое разнообразие фитоалексинов. У бобовых это изофлавоноиды, у пасленовых – сесквитерпеноидные вещества, у сложноцветных – полиацетилены и т.д. Кроме того, в одном растении в ответ на инъекцию образуется несколько фитоалексинов.

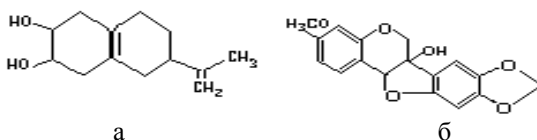


Рис. 12. Фитоалексины пасленовых (а); бобовых (б)

Фитоалексины синтезируются в живых клетках, граничащих с погибающими, вследствие реакции сверхчувствительности. Из этих клеток и поступает сигнал о необходимости синтеза фитоалексинов, которые затем перемещаются в некротизированные клетки, где находится паразит. Фитоалексины подавляют рост фитопатогенов, дезактивируют их экзоферменты. Транспортируются они по апопласту. Синтез их можно вызвать и химическими веществами: так, фитоалексины картофеля – ришитин и любамин – образуются в клубнях при действии фтористого натрия или сернокислой меди, но во всех случаях это фитоалексины, присущие данному растению.

Известно, что растение восприимчиво к патогену тогда, когда патоген не индуцирует синтез фитоалексинов. Если же у растения подавить способность образовывать фитоалексины, то оно становится восприимчивым не только к своему патогену, но и к другим, ранее никогда не поражавшим это растение. Отсюда следует, что фитоалексины участвуют в поддержании и видового иммунитета (для неспециализированных патогенов) и сортовой устойчивости к специализированным патогенам.

Многие высокоспециализированные патогены преодолевают фитоалексиновый барьер, разлагая фитоалексины и (или) прекращая их синтез.

Еще одна возможность поддержания устойчивости растений – регуляция растением-хозяином образования соединений, жизненно важных для паразита. Так, фитогтора не способна продуцировать β -ситостерин, необходимый грибу для образования спор. Его источником служат клетки растения-хозяина. У устойчивых к фитогторе сортов в месте инфицирования клетки растения резко прекращают синтез β -ситостерина, и паразит не может размножаться. Вместе с тем предшественники ситостерина используются растением для синтеза фитоалексинов сесквитерпеноидной природы. Наконец, недостаток β -ситостерина, повреждая мембраны, делает клетки патогена чувствительнее к воздействию фитоалексинов.

Кроме того, выявлено изменение устойчивости и восприимчивости растений-хозяев к возбудителям болезней под влиянием внешних условий и различных биотических факторов (времени года, погодных условий, удобрений, возраста растений и их органов и др.). Показано, что у растений наблюдается сенсбилизация устойчивости, т.е. появление устойчивости ко второму возбудителю после предшествующей инфекции (в частности, при вирусных заболеваниях) или ослабление устойчивости к определенному патогену при заболевании, вызванном возбудителем другого вида.

Проблема узнавания и устойчивость. Первый и важнейший этап при взаимодействии растения-хозяина и патогена – взаимное «узнавание». У устойчивых растений он начинается с обездвиживания – иммобилизации патогена. Осуществляется это с участием гликопротеинов, получивших название «лектины» (от лат. *lectus* – избранный, от глагола *lego* – выбирать, собирать). Они способны связывать определенные углеводы (моно-, олигосахара, углеводные остатки гликолипидов и полисахаридов). Молекула лектина имеет не менее двух участков для связывания углеводов, что позволяет ей склеивать (агглютинировать) молекулы и даже целые клетки, на поверхности которых есть специфические для данного лектина группировки, например эритроциты млекопитающих. В клетках лектины выполняют многообразные функции; одна из них – участие в реакциях узнавания и взаимодействия клеток. Лектины склеивают клетки и споры паразитов, лишая их возможности прорасти и перемещаться.

Существенно также, что лектины связывают споры и клетки тех патогенов, к которым растение устойчиво. Вирулентные штаммы бактерий избегают агглютинации лектинами растения-хозяина благодаря слизистому чехлу, окружающему бактерию.

Рост гифы гриба останавливается в результате взаимодействия лектина растения-хозяина с N-ацетилглюкозамином хитина растущего кончика гифы. Такую функцию выполняет, например, лектин прорастающих семян пшеницы. Высокая концентрация лектинов в семенах, несомненно, связана с функцией защиты богатых запасными веществами семян и зародыша от гибели.

Исследования последних лет показали, что в системах узнавания при взаимодействии растения-хозяина и паразита функционируют и другие участники. На поверхности иммобилизованного паразита находятся вещества, узнаваемые системами растения-хозяина, – элиситеры (провокаторы). Элиситеры являются высокомолекулярными глюконами стенок паразита. Растение распознает их с помощью своих мембранных рецепторов. Образование комплекса «элиситер-рецептор» индуцирует работу систем защиты растения, в частности реакцию сверхчувствительности. Однако взаимодействию элиситеров с рецепторами мешают антиэлиситеры – низкомолекулярные глюконы (супрессоры), выделяемые кончиком растущей гифы и подавляющие защитные реакции растений. Если супрессор паразита, конкурируя с элиситером за место связывания, занимает его из-за большего сродства с рецептором, то это не позволяет растению включить защитную реакцию, и патоген таким образом преодолевает барьер видового иммунитета растения.

Имеющиеся сведения позволяют представить последовательность включения защитных механизмов растений в ответ на инфекцию (Метлицкий Л.В., Озерецковская О.Л., 1985) (рис. 19):

1. Паразит воздействует на клетки растения-хозяина с помощью элиситеров.

2. Мембранные рецепторы растения (компоненты системы узнавания) взаимодействуют с элиситерами паразита.

3. Образование комплекса «элиситер – рецептор» индуцирует развитие у растения реакции сверхчувствительности – быструю гибель части клеток и образование некроза.

4. Отмирание клеток растения-хозяина приводит к возникновению в них регуляторных молекул – производных полимеров матрикса клеточных стенок. У сои, например, функцию индуктора выполняют небольшие (из 12 молекул-мономеров) фрагменты пектиновых полимеров стенки. Такие регуляторные молекулы П. Альберсхейм назвал олигосахаридами.



Рис. 19 Включение защитных механизмов

5. Олигосахарины погибающих клеток диффундируют к соседним с некрозом здоровым клеткам и вызывают в них синтез фитоалексинов, обеспечивающих видовой иммунитет и сортовую устойчивость растений.

6. Наконец некротические участки тканей отделяются от здоровых перидермой, образование которой, возможно, также связано с действием специфического индуктора неизвестной пока природы.

Заключение

В своей жизни растение использует большое число экологических факторов неживой (абиотические) и живой (биотические) природы. Многие из них необходимы в определенном «биологическом» диапазоне, но, как только выходят за его пределы, становятся повреждающими.

Растения неодинаково относятся к повреждающим факторам, в силу чего разделяются на устойчивые и неустойчивые. Устойчивость к одному и тому же фактору имеет не только видовые различия, но и сортовые (у культурных растений). У одного и того же растения устойчивость неодинакова в течение его жизни и меняется по фазам развития.

Каждый повреждающий фактор вызывает в организме растения ряд физиологических изменений, которые могут быть одинаковыми или близкими при действии разных факторов. Однако повреждающие механизмы при действии разных факторов различны. Колебания физиологических изменений неодинаковы у растений различной устойчивости и зависят от напряженности повреждающего фактора.

В ответ на действие неблагоприятных факторов растения приспосабливаются к ним – адаптируются, в результате чего их устойчивость повышается, а повреждаемость уменьшается. Процессы адаптации имеют генетическую основу. Наиболее успешно они проходят у растений дикой флоры, которые в длительном процессе эволюции приспособились к определенному сочетанию экологических факторов. Культурные же растения большей частью являются интродуцентами, выходцами из других местообитаний. Генетическая приспособляемость у них развита меньше, поэтому часто им необходимо оказывать помощь в перенесении неблагоприятных факторов.

Растения обладают способностью противостоять действию неблагоприятных факторов среды (стрессоров). Защита от них обеспечивается на клеточном и органном уровнях: а) анатомическими приспособлениями (наличие кутикулы, механических тканей и др.); б) специальными органами защиты (колючки, опушение); в) физиологическими реакциями (предотвращение потери воды путем закрывания устьиц, САМ-метаболизм и т.д.); г) выработкой защитных веществ (защитные белки, углеводы, пролин, фитонциды, фитоалексины и т.д.). На организменном уровне добавляются: а) механизмы, способствующие формированию такого количества плодоземелентов, которое вызревает при неблагоприятных условиях;

б) регенерация утраченных органов; в) перестройка гормональной системы, ведущая к торможению роста или переходу растения в состояние покоя. На популяционном уровне включается отбор, приводящий к возникновению более приспособленных организмов.

При сильном кратковременном действии стрессоров в большей степени проявляются неспецифические механизмы устойчивости (стресс), при длительном действии – специфические механизмы.

Общим приемом защиты от всех невзгод является выращивание растений, устойчивых к повреждающим факторам. Иногда следует прибегать к использованию специальных агротехнических приемов, защищающих растения или повышающих их устойчивость. Действенным является селекционный путь, то есть выведение новых сортов, более устойчивых к повреждающим факторам.

Список литературы

Алехин Н. Д. и др. Физиология растений: учеб. для вузов. – М.: Издательский центр «Академия», 2005.

Альтергот В. Ф. Действие повышенной температуры на растение в эксперименте и природе. – М., 1981. – (XXXX Тимирязевское чтение).

Вахмистров Д. П. Пространственная организация ионного транспорта в корне. – М.: Наука, 1991.

Генкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости. – М.: Наука, 1982.

Двораковский М. С. Экология растений. – М.: Высш. шк., 1983.

Клышев Л. К. и др. Биохимические механизмы интоксикации растений при засолении среды. – Алма-Ата: Наука, 1980.

Ковда В. А. Основы учения о почвах. Общая теория почвообразования. – М., 1973.

Косулина Л. Г., Луценко Э. К., Аксенова В. А. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. – Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та, 1993.

Кузнецов Вл. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений: учеб. для вузов. – М.: Высш. шк., 2005.

Николаевский В. С. Биологические основы газоустойчивости растений. – Новосибирск, 1979.

Полевой В. В. Физиология растений: учеб. для вузов. – М.: Высш. шк., 1989.

Скулачев В. П. Кислород в живой клетке: добро и зло// Соросовский образовательный журнал, 1996. № 3. С. 4-10.

Современное естествознание. Общая биология. – М.: Магистр-Пресс, 2000. – Т.2.

Строгонов Б. П. и др. Структура и функции клеток при засолении. – М.: Наука, 1970.

Тарчевский И. А. Метаболизм растений при стрессе. – Казань: Фэн, 2001.

Тарчевский И. А. Сигнальные системы клеток растений. – М.: Наука, 2002.

Туманов И. И. Физиология закаливания и морозоустойчивости растений. – М.: наука, 1979.

Удовенко Г. В. Солеустойчивость культурных растений. – Л: Колос, 1977.

Физиологические основы устойчивости растений: курс лекций. – Саранск: Изд-во Саран. ун-та, 1989.

Холодостойкость растений/ ред. Т. А. Самыгин. – М.: Колос, 1983.

Чиркова Т. В. Физиологические основы устойчивости растений. – СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2002.

Якушкин Н. И., Бахтенко Е. Ю. Физиология растений. – М: Владос, 2005.

Содержание

	Стр.
Введение.....	5
Физиология стресса.....	5
Понятие устойчивости к неблагоприятным условиям среды.....	10
Гомеостаз.....	10
Типы, виды и формы устойчивости.....	11
Методы исследования и оценки устойчивости.....	13
1. Морозоустойчивость растений.....	15
1.1. Действие низких отрицательных температур на растения.....	15
1.2. Механизмы устойчивости растений к низким температурам.....	20
1.3. Закаливание озимых и древесных растений.....	22
2. Зимостойкость растений.....	25
2.1. Вызревание озимых.....	26
2.2. Вымокание.....	26
2.3. Выпирание.....	27
2.4. Повреждение озимых ледяной коркой.....	28
2.5. Действие зимней засухи.....	28
3. Холодоустойчивость теплолюбивых растений.....	30
3.1. Внешние проявления действия пониженных температур на растения.....	30
3.2. Влияние пониженных температур на физиологические процессы в растении.....	31
3.3. Пути защиты растений от действия пониженных температур.....	34
4. Засухо- и жароустойчивость.....	36
4.1. Понятие о засухе и засухоустойчивости растений.....	36
4.2. Влияние недостатка воды на растения.....	37
4.3. Влияние перегрева на физиологические процессы.....	39
4.4. Приспособление растений к засухе.....	47
4.5. Приемы смягчения действия засухи.....	52
4.6. Орошение как основной путь борьбы с засухой.....	53
5. Солеустойчивость.....	55
5.1. Засоленные почвы.....	55
5.2. Растения засоленных местообитаний.....	61
5.3. Солеустойчивость культурных растений.....	69
5.4. Солевой обмен.....	72
5.5. Анатомо-структурные изменения.....	77
5.6. Физиологические изменения у растений при засолении.....	78
5.7. Общий характер механизма адаптации растений к засолению и другим экстремальным факторам.....	81

6. Устойчивость к недостатку кислорода.....	92
7. Газоустойчивость.....	96
8. Радиоустойчивость.....	99
9. Устойчивость растений к инфекционным болезням.....	105
Заключение.....	118
Список литературы.....	120

Учебное издание

Чудинова Лариса Алексеевна, Орлова Наталья Владимировна

ФИЗИОЛОГИЯ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

Редактор Г.В. Тулякова
Корректор И.А. Михина
Компьютерная верстка О.А. Лымарь

Подписано в печать 22.05.2006 г. Формат 60x84/16.
Бум. ВХИ. Печать офсетная. Усл. печ. л. 7,21.
Уч.-изд. л. 8. Тираж 100 экз. Заказ

Редакционно-издательский отдел Пермского университета
614990. Пермь, ул. Букирева, 15
Типография Пермского университета
614990. Пермь, ул. Букирева, 15