

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования
«КУБАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Ю. П. Федулов, В. В. Котляров, К. А. Доценко

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ
К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

Учебное пособие

Краснодар
КубГАУ
2015

УДК 631.524.85 (075.8)

ББК 41.46

У81

Рецензенты:

Н. И. Щеглов – д-р биол. наук, профессор
(Кубанский государственный университет);

А. С. Замотайлов – д-р биол. наук, профессор
(Кубанский государственный аграрный университет)

У81 Устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды :
учеб. пособие / Ю. П. Федулов, В. В. Котляров, К. А. Доценко. –
Краснодар : КубГАУ, 2015. – 64 с.

ISBN 978-5-94672-882-9

В учебном пособии рассмотрены основные вопросы физиологии устойчивости растений: холодостойкость, зимостойкость, морозоустойчивость, засухоустойчивость, жароустойчивость, солеустойчивость, газоустойчивость.

Предназначено для бакалавров факультетов: агрономии, агрохимии и почвоведения, защиты растений, технологии и переработки, экологии.

УДК 631.524.85 (075.8)

ББК 41.46

ISBN 978-5-94672-882-9

© ФГБОУ ВПО «Кубанский
государственный аграрный
университет», 2015

ВВЕДЕНИЕ

Значительная площадь сельскохозяйственных угодий России находится в зоне рискованного земледелия. Сельскохозяйственные культуры, возделываемые в этой зоне, нередко подвергаются действию таких повреждающих факторов как экстремально высокие и низкие температуры, дефицит или избыток влаги, повышенное содержание солей, закисленность почв.

Приспособленность онтогенеза растений к условиям среды является результатом их эволюционного развития (изменчивости, наследственности, отбора). На протяжении филогенеза каждого вида растений в процессе эволюции выработались определенные потребности индивидуума к условиям существования и приспособленность к занимаемой им экологической нише. Адаптация (приспособление) растения к конкретным условиям среды обеспечивается за счет физиологических механизмов (физиологическая адаптация), а у популяции организмов (вида) – благодаря механизмам генетической изменчивости, наследственности и отбора (генетическая адаптация). Факторы внешней среды могут изменяться закономерно и случайно. Закономерно изменяющиеся условия среды (смена сезонов года) вырабатывают у растений генетическую приспособленность к этим условиям. В этих условиях урожайность сельскохозяйственных культур во многом определяется их устойчивостью к неблагоприятным факторам среды конкретного региона.

Данное учебное пособие содержит основные положения темы: «Устойчивость растений к неблагоприятным факторам внешней среды», рассчитано на самостоятельную работу бакалавров и дополняет курс лекций по физиологии растений.

В большинстве случаев растения и посевы сельскохозяйственных культур, испытывая действие тех или иных неблагоприятных факторов, проявляют устойчивость к ним как результат приспособления к условиям существования. Устойчивость к регулярно проявляющимся неблагоприятным факторам внешней среды является обязательным признаком для районированных сельскохозяйственных культур. В естественных для вида природных условиях произрастания или возделывания растения в процессе своего роста и развития часто испытывают воздействие неблагоприятных факторов внешней среды, к которым относят температурные колебания, засуху, избыточное увлажнение, засоленность почвы и т. д. Каждое растение обладает способностью к адаптации в меняющихся условиях внешней среды в пределах, обусловленных его генотипом. Чем выше способность растения изменять метаболизм в соответствии с окружающей средой, тем шире норма реакции данного растения и лучше его способность к адаптации. Это свойство отличает

устойчивые сорта сельскохозяйственных культур. Как правило, несильные и кратковременные изменения факторов внешней среды не приводят к существенным нарушениям физиологических функций растений, что обусловлено их способностью сохранять относительно стабильное состояние при изменяющихся условиях внешней среды, т.е. поддерживать гомеостаз. Однако резкие и длительные воздействия приводят к нарушению многих функций растения, а часто и к его гибели. При действии неблагоприятных условий снижение интенсивности физиологических процессов и функций может достигать критических уровней, не обеспечивающих реализацию генетической программы онтогенеза, нарушаются энергетический обмен, системы регуляции, белковый обмен и другие жизненно важные функции растительного организма.

При воздействии на растение неблагоприятных факторов (стрессоров) в нем возникает напряженное состояние, отклонение от нормы – стресс. Стресс – общая неспецифическая адаптационная реакция организма на действие любых неблагоприятных факторов.

Теория стресса была сформулирована Гансом Селье (Hans Hugo Bruno Selye), канадским эндокринологом австро-венгерского происхождения. А сам термин стресс (от англ. stress – напряжение) был заимствован физиологами растений из медицины. Внешние факторы, вызывающие стресс, принято называть стрессорами, а стресс рассматривать как состояние организма, формирующееся в ответ на их воздействие. Лишь при определенных условиях реакция растения на стрессовые условия бывает патологической, обычно она имеет адаптивное значение. Выделяется три фазы реакции растения на стресс: первичная стрессовая реакция (тревога), адаптация и истощение. В первой фазе происходят серьезные отклонения в физиолого-биохимических процессах, растение проявляет как симптомы повреждения, так и защитные реакции, которые направлены на устранение повреждений. В случае, если стрессовое воздействие слишком велико, растение может погибнуть в этой фазе развития стресса. Если растение уцелело, наступает вторая фаза, в которой растение либо адаптируется к новым условиям, либо повреждения в нем усиливаются. Закономерностью является то, что при медленном развитии неблагоприятных условий растения к ним легче приспособляются. Когда фаза адаптации заканчивается, растения при новых сложившихся условиях нормально вегетируют (но при пониженном общем уровне процессов). В третьей фазе, фазе повреждения, в растении подавляются основные жизнеобеспечивающие реакции, и если уровень стресса превышает пороговое значение, растение погибает. При прекращении действия стресс-факторов и нормализации внешних условий включаются процессы восстановления.

Выделяют три основные группы факторов, вызывающих стресс у растений (В. В. Полевой, 1989): физические: недостаточная или избыточная влажность, освещенность, температура, радиоактивное излучение, механические воздействия; химические: соли, газы, ксенобиотики (гербициды, инсектициды, фунгициды, промышленные отходы и др.); биологические: поражение возбудителями болезней или вредителями, конкуренция с другими растениями, влияние животных, цветение, созревание плодов.

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

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

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

Защита от неблагоприятных факторов среды у растений обеспечивается структурными приспособлениями, особенностями анатомического строения (кутикула, корка, механические ткани и т. д.), специальными органами защиты (жгучие волоски, колючки), двигательными и физиологическими реакциями, выработкой защитных веществ (смола, фитонцидов, токсинов, защитных белков). К структурным приспособлениям относятся мелколистность и даже отсутствие листьев, воскообразная кутикула на поверхности листьев, их густое опушение и погруженность устьиц, наличие сочных листьев и стеблей, сохраняющих резервы воды и др. Растения располагают также различными физиологическими механизмами, позволяющими приспосабливаться к неблагоприятным условиям среды. Например, САМ-тип фотосинтеза сукку-

лентных растений, сводящий к минимуму потери воды и крайне важный для выживания растений в пустыне.

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

Первым сигналом для перехода к состоянию покоя является сокращение светового периода. При этом в клетках растений начинаются биохимические изменения, приводящие в конечном счете к накоплению запасных питательных веществ, снижению оводненности клеток и тканей, образованию защитных структур, накоплению ингибиторов роста. Примером такой подготовки могут служить сбрасывание листьев в осенний период у многолетних растений, развитие запасяющих органов у двулетних и образование семян у однолетних.

Транспирирующие органы, листья растений, отличаются значительной пластичностью, в зависимости от условий произрастания в их строении наблюдаются довольно большие отличия. Даже листья одного растения при разном водоснабжении и освещении имеют различия в строении. Установлены определенные закономерности в строении листьев в зависимости от расположения их на растении: у листьев верхнего яруса наблюдаются изменения в сторону усиления ксероморфизма, т.е. происходит образование структур, повышающих засухоустойчивость этих листьев. Листья, расположенные в верхней части стебля, всегда отличаются от нижних, а именно, чем выше расположен лист на стебле, тем меньше размеры его клеток, большее количество устьиц и меньше их размеры, большее количество волосков на единицу поверхности, гуще сеть проводящих пучков. С определенной анатомической структурой связаны и физиологические особенности, а именно: верхние листья отличаются более интенсивной транспирацией. Концентрация сока в верхних листьях также более высокая, в связи с чем может происходить оттягивание воды верхними листьями от нижних, засыхание и отмирание нижних листьев. Отличительные особенности в структуре листьев верхнего яруса объясняются тем, что они развиваются в условиях несколько затрудненного водоснабжения. Реакции растения на изменившиеся условия среды обязательно связаны с изменением его физиологических и биохимических процессов. Эти процессы взаимозависимы.

Важнейшей реакцией клеток на действие стрессоров является синтез особых белков. Стрессовые белки синтезируются в растениях в ответ на различные воздействия: повышенные и пониженные температуры, обезвоживание, высокие концентрации солей, действие тяжелых металлов, вредителей, а также при ранениях и ультрафиолетовой радиации. В настоящее время обнаружено, что при каждом из этих стрессов синтезируются как общие, так и специальные для каждого из них белки. Выяснилось, что уже через 15 мин после начала воздействия стресс-фактора (например, теплового) в клетках обнаруживаются стрессовые белки, называемые белками теплового шока.

Стрессовые белки разнообразны, они образуют группы высокомолекулярных и низкомолекулярных белков. Защитная роль стрессовых белков в растении подтверждается фактами гибели клетки при введении ингибиторов (блокираторов) синтеза белка в период действия стрессора.

Важнейшей реакцией на неблагоприятные воздействия является также изменение свойств мембран, что связано с перестройками в их структуре. Согласно современным представлениям, полагается, что именно с повреждения мембран начинается процесс гибели клеток. В связи с этим мембраны считаются первичными мишенями стрессового воздействия. При действии целого ряда неблагоприятных факторов (засухе, избытке солей, низкой или высокой температурах) в клетках повышается содержание аминокислоты пролина, осмотически активного низкомолекулярного вещества, образующее гидрофильные коллоиды, удерживающего воду и защищающее растительные белки от разрушения.

В стрессовой ситуации растения вырабатывают также специфические сахара, полиамины, бетаины, токсины.

На состояние стресса реагирует гормональная система растений: возрастает количество абсцизовой кислоты, этилена, жасмоновой кислоты, изменяется соотношение фитогормонов. Увеличивается выработка гормонов, приводящих к торможению роста растения и переход его в состояние покоя. Отмечено, что клетки стрессоустойчивых растений в процессе адаптации быстрее перестраивают направление и скорость метаболических реакций так, чтобы быстрее вырабатывать необходимые вещества. Здоровые растения, в отличие от больных, также легче переносят стресс и адаптируются к изменившимся условиям.

Устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды имеет разную природу. Она может быть основана на том, что организм, тем или иным путем избегает их воздействия. Например, одни растения запасают воду (кактусы) и тем самым избегают обезвоживания при засухе, другие растения, с коротким вегетационным периодом (эфемеры), приспособливают жизнедея-

тельность ко времени выпадения осадков. Однолетние растения в умеренных зонах, завершая свой онтогенез в сравнительно благоприятных условиях, зимуют в виде устойчивых семян (состояние покоя). Многие многолетние растения зимуют в виде подземных запасующих органов (луковиц и корневищ), защищенных от вымерзания слоем почвы и снега.

Любые существенные и внезапные изменения внешней среды можно рассматривать как раздражитель. Внезапное действие какого-либо раздражителя (температура, свет, концентрация солей, гербициды) может вызвать стресс у растений. Например, суточный перепад температур 10 °С не вызывает существенных изменений в ходе физиологических процессов. Если же этот перепад температуры произойдет в течение 15 мин, то ответная реакция будет зафиксирована.

При повреждающих воздействиях отмечаются характерные реакции:

- уменьшение, а затем увеличение вязкости цитоплазмы;
- изменение проницаемости клеточных мембранах и разности потенциалов на них, и как следствие – изменение ионных потоков между средой и клеткой;
- повышение сродства цитозоля к красителям;
- активация гидролитических процессов;
- ускоренная трата АТФ;
- усиление синтеза этилена и АБК.

При длительном повреждающем воздействии физических или химических факторов наблюдаются неспецифические реакции, приводящие обычно к следующим изменениям: усилению анаэробного дыхания, увеличению дыхательного коэффициента, увеличению количества свободных аминокислот, усилению выхода веществ из клеток.

При изучении устойчивости растений наблюдения за перечисленными выше функциями могут помочь в отборе более устойчивых сортов и популяций культурных растений.

В агроценозах устойчивость растений зависит не только от природно-климатических факторов, важнейшими из которых является водный и температурный режим, но и от агротехнических факторов, уровень которых определяется человеком – доза удобрений, системы обработки почвы и защиты растений от сорняков, вредителей и болезней, нормы высева, сроки посева.

Поэтому агроному не только необходимо знать физиологические механизмы устойчивости растений, но и влияние на них как природно-климатических, так и агротехнических факторов для эффективного управления агроценозами.

1 ХОЛОДОСТОЙКОСТЬ

Холодостойкость – это способность растений переносить низкие положительные температуры (0-10 °С). Холодостойкость свойственна растениям умеренной зоны. Многие растения южных широт легко повреждаются холодом. При температуре 3 °С повреждаются огурец, хлопчатник, фасоль, баклажан, кукуруза. Для большинства же сельскохозяйственных растений низкие положительные температуры не губительны.

Для характеристики холодоустойчивости растений используется понятие «температурный минимум» – температура, при которой прекращается активный рост. Для большой группы сельскохозяйственных растений значение «температурного минимума» составляет 4 °С. Однако для значительного числа растений он имеет более высокие значения и, соответственно, эти организмы менее устойчивы к воздействию холода.

По устойчивости к низким положительным температурам сельскохозяйственные культуры можно условно разделить на четыре группы:

- холодоустойчивые культуры: яровая пшеница, ячмень, овес, горох, чина, сахарная свекла;
- среднеустойчивые: люпин однолетний, бобы, лен, подсолнечник, гречиха;
- слабоустойчивые: просо, кукуруза, соя, сорго, фасоль;
- не устойчивые: бахчевые, рис, хлопчатник, арахис.

Устойчивость к холоду зависит от стадии онтогенеза. Наиболее устойчивы растения в состоянии покоя (семена, луковицы). Наименее устойчивы – в молодом возрасте, в период появления всходов, в фазу цветения. Кроме того, органы одного и того же растения также различаются по устойчивости к холоду. Самым чувствительным органом является цветок.

Повреждение растений холодом сопровождается потерей тургора листьями растений и изменением их окраски из-за разрушения хлорофилла. Основная причина гибели теплолюбивых растений от действия низких положительных температур связана с дезорганизацией обмена нуклеиновых кислот и белков, нарушением проницаемости цитоплазмы (повышением ее вязкости) и накоплением токсических веществ в клетке. Нарушается транспорт веществ в растительных клетках и тканях, в крайнем случае происходит коагуляция протопласта. При пониженных температурах в корнях снижается содержание гиббереллинов и цитокининов, но увеличивается содержание абсцизовой кислоты (АБК). В результате отмечается резкое торможение роста.

Эти изменения существенно уменьшают устойчивость растений к вредителям и болезням, что часто приводит к снижению качества и количества

урожая. У холодоустойчивых растений такие отклонения от нормальных физиологических функций выражены значительно слабее и не сопровождаются гибелью растений, а потери урожая минимальны.

Устойчивость к низким температурам – генетически детерминированный признак. Изменение уровня физиологических процессов и функций при действии низких положительных температур может служить диагностическим показателем при сравнительной оценке холодостойкости растений (видов, сортов). Холодостойкость растений определяется способностью растений сохранять нормальную структуру цитоплазмы, изменять обмен веществ в период охлаждения и последующего повышения температуры на высоком уровне.

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

Эффективным методом повышения устойчивости растений к низким положительным температурам является закаливание. Наклюнувшиеся семена или рассаду теплолюбивых культур (огурец, томат, дыня и др.) в течение нескольких суток (до месяца) выдерживают при чередующихся (через 12 часов) переменных температурах: 0–5 °С и при 15–20 °С. Холодостойкость ряда растений повышается при замачивании семян в 0,25%-х растворах микроэлементов. Усилению холодоустойчивости растений способствует внесение калийных удобрений, повышенная влажность воздуха и хорошее освещение.

Повысить холодостойкость растений можно прививкой теплолюбивых растений (арбуз, дыня) на более холодоустойчивые подвои (тыква).

Положительное влияние этих приемов связано со стабилизацией энергетического обмена и упрочнением структуры клеточных органоидов у обработанных растений.

2 ЗАМОРОЗКИ

Большой ущерб сельскому хозяйству наносят заморозки. Заморозки – это кратковременное снижение температуры до небольших отрицательных значений. Они наблюдаются весной, летом и осенью во время разных стадий развития растений. Наиболее опасны весенние и летние заморозки в период интенсивного роста растений, а также формирования генеративных органов. Устойчивость растений зависит от образования при заморозках льда в клетках и межклеточниках. Если лед не образуется, то вероятность восстановления растением нормального течения функций возрастает. Поэтому первостепенное значение имеет возможность быстрого транспорта свободной воды из клеток в межклеточники, что определяется высокой проницаемостью мембран в условиях заморозков.

Устойчивость к заморозкам обусловлена видом растения, его физиологическим состоянием, условиями минерального питания, а также интенсивностью и продолжительностью заморозков. У устойчивых к заморозкам культур при снижении температур в составе липидов клеточных мембран увеличивается содержание ненасыщенных жирных кислот, что позволяет мембранам находиться в жидкокристаллическом состоянии.

Наиболее устойчивыми к заморозкам являются растения раннего сева (яровые хлеба, зернобобовые культуры), хорошо приспособленные к действию данного неблагоприятного фактора, в ранние фазы своего развития способные выдерживать кратковременные весенние заморозки до минус 7-10 °С. Большинство масличных культур, корнеплоды, переносят понижение температуры до минус 5-8°С; картофель, сорго – до минус 2-3 °С. Наименее устойчивыми являются бахчевые культуры: даже температуры минус 0,5-1,5 °С вызывают у них значительные повреждения.

Существенную роль в устойчивости к заморозкам играет фаза развития растения. Особенно опасны заморозки в фазу цветения - начала плодоношения. Например, яровые в фазу всходов переносят заморозки до минус 7-8 °С, в фазу выхода в трубку минус 3 °С, а в фазу цветения минус 1-2 °С.

В целях максимального снижения повреждения растений заморозками применяют различные способы их защиты. Это оптимальные сроки посева сельскохозяйственных культур, использование рассады в качестве посадочного материала для овощных и цветочных культур. Это дает возможность высаживать растения в периоды, когда уже редки возвратные холода и наступают устойчивые, благоприятные температуры для роста растений в открытом грунте. Защищают от заморозков дымовые завесы и укрытие растений пленкой, дождевание перед заморозками и весенний полив.

3 МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ

Морозоустойчивость – способность растений переносить температуру ниже 0 °С. Растения переносят зимние условия по-разному. У однолетних растений зимуют семена, не чувствительные к морозам, у многолетних – защищенные слоем земли и снега клубни, луковицы и корневища. У озимых растений и древесных пород ткани под действием отрицательных температур могут промерзнуть насквозь, однако растения не погибают. Способность этих растений перезимовывать обуславливается достаточно высокой морозоустойчивостью. Способность растений переносить низкие отрицательные температуры формируется в процессе онтогенеза растения под влиянием определенных условий среды в соответствии с генотипом растения, связано с резким снижением темпов роста, переходом растения в состояние покоя.

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

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

Способность растений данного вида переносить отрицательные температуры определяется его генетикой, однако морозоустойчивость растений одного и того же вида зависит от условий, предшествующих наступлению морозов и влияющих на характер льдообразования. Образование льда в тканях растений является основной причиной их гибели от низких температур. Если же вода в растении не замерзает, а находится в переохлажденном состоянии, то растения способны выдержать очень низкие температуры, вплоть до минус 180 °С. Лед может образовываться как в межклеточном пространстве, так и в протопласте клетки.

Постепенное снижение температуры со скоростью 0,5-1 °С/ч приводит к образованию кристаллов льда прежде всего в межклетниках и первоначально не вызывают гибели клеток. Однако последствия этого процесса могут быть губительными для клетки, поскольку в ходе межклеточного льдообразования происходит отток воды из клетки, что, в свою очередь вызывает повышение внутриклеточной концентрации ионов. Последствием этого может быть потеря клеточными мембранами своей проницаемости.

Другой причиной гибели клеток растений при льдообразовании, кроме чрезмерного обезвоживания клеток, является механическое давление, сжатие клеток растущими кристаллами льда. Поэтому последствия воздействия низких отрицательных температур в большой степени зависят от оводненности ткани растения. Насыщенные водой ткани легко повреждаются, сухие же семена могут выносить низкие температуры (до минус 196 °С).

Образование льда в протопласте клетки, как правило, происходит при быстром понижении температуры. Происходит коагуляция белков протоплазмы, кристаллами образовавшегося в цитозоле льда повреждаются клеточные структуры, клетки погибают.

Поврежденные морозом растения имеют вид как бы обваренных, они утрачивают тургор, листья их буреют и засыхают. При оттаивании клубней картофеля или корнеплодов сахарной свеклы вода легко вытекает из корней. Это объясняется образованием льда в межклетниках. Если льда образуется немного, то после оттаивания растение остается живым. Так, в листьях капусты, выдержанных при температуре минус 5-6 °С образуется некоторое количество льда, воздух из межклетников вытесняется и листья становятся прозрачными. После оттаивания листья возвращаются в нормальное состояние. Разные растения, их клетки имеют свой критический предел обезвоживания и сжатия, превышение которого приводит к их гибели. Например, клубни картофеля, георгина погибают сразу. Лук переносит умеренное промораживание, растения северных широт, озимые злаки (рожь, пшеница) выдерживают понижение температуры до минус 15-20 °С. Ещё более выносливы зимующие почки лиственных и иглы хвойных деревьев.

Устойчивость к морозам достигается целым комплексом физико-химических изменений в клетках. В зимующих листьях и других частях растения накапливается много сахаров. Сахара защищают белковые вещества от свертывания при вымораживании, увеличивая количество связанной и уменьшая количество свободной воды. Связанная с коллоидами вода при действии низких температур не превращается в лед.

Целый ряд веществ способен защищать ткани растений от повреждения низкими отрицательными температур. Такие вещества называются криопротекторами. Криопротекторами являются молекулы гемицеллюлоз (ксиланы, арабиноксиланы), выделяемые цитоплазмой в клеточную стенку. С одной стороны, они поддерживают находящуюся в сосудах воду в переохлажденном состоянии. С другой стороны, при начале льдообразования они обволакивают растущие кристаллы льда, что предотвращает образование крупных кристаллов, повреждающих клетку. Так клетки защищаются как от внутриклеточного льда, так и от чрезмерного обезвоживания. Значительное

количество защитных белков и модификации молекул липидов увеличивают структурированность клеток. У большинства растений возрастает синтез водорастворимых белков. Белковые вещества, частично гидролизуясь, увеличивают содержание свободных аминокислот. В тканях морозоустойчивых растений в конце лета и осенью накапливаются в достаточном количестве запасные вещества (прежде всего сахара). Сумма накопленных в цитоплазме низкомолекулярных веществ, наряду с некоторым обезвоживанием клеток, способствует снижению точки замерзания внутриклеточной воды.

Весной, при возобновлении роста, сахара используются, обеспечивая потребности растений в строительном материале и энергии. Необходимо также учитывать устойчивость растений к болезням. С одной стороны вероятность развития болезней увеличивается при повреждении тканей морозом. С другой стороны растения, в межклетниках которых сохраняются бактерии, споры грибов легче повреждаются морозами, поскольку микроорганизмы облегчают льдообразование, являясь центрами кристаллизации.

Гибель растений в результате воздействия низких отрицательных температур зависит от генетической природы организма, и от тех условий, в которых он находился в период, предшествующий морозам. Двулетние и многолетние растения (озимые культуры) способны выдержать зиму только в состоянии покоя. Если в течение лета у древесных растений процессы роста не успели закончиться, то это может вызвать массовую гибель растений зимой. Так, зимняя гибель вызывается летней засухой. Засуха приостанавливает рост летом, не позволяет древесным культурам завершить ростовые процессы к осени. В результате растения оказываются неспособными пройти процессы закаливания и гибнут даже при небольших морозах.

Один и тот же растительный организм может погибнуть при температуре минус 5 °С и перенести понижение температуры до минус 40-50 °С и даже ниже. Так, зимой в состоянии покоя древесное растение выдержит температуру до минус 40 °С, а весной, в период сокодвижения, может погибнуть при минус 5 °С.

И. И. Туманов разработал двухфазную теорию закаливания растений, объясняющую повышение их устойчивости к действию низких отрицательных температур. Сущность ее заключается в том, что у растений под влиянием низких положительных температур проходит первая фаза закаливания, в течение которой накапливаются сахара и другие соединения, в составе клеточных мембран увеличивается количество фосфолипидов и ненасыщенных жирных кислот.

К концу первой фазы растения переходят в покоящееся состояние. Вторая фаза закаливания протекает при температурах ниже 0 °С, но не по-

вредящих клетки (в пределах минус 3°C). В этой фазе происходит частичная потеря воды клетками, в результате чего уменьшается опасность внутриклеточного льдообразования.

Чем дольше сохраняются условия второй фазы закалки, тем более высокую морозоустойчивость приобретает растение. При переходе в состояние покоя изменяется баланс фитогормонов: уменьшается содержание ауксина и гиббереллинов и увеличивается содержание абсцизовой кислоты, которая, ослабляя и ингибируя ростовые процессы, обуславливает наступление периода покоя. Поэтому обработка растений озимой пшеницы, люцерны и других культур в этот период ингибиторами роста (например, хлорхолинхлоридом - ССС или триодбензойной кислотой) повышает устойчивость растений к низким температурам. Зная суточную динамику изменения температуры воздуха, можно рассчитать, какую низкую температуру выдержат озимые культуры. В зависимости от складывающихся погодных условий озимая пшеница на Кубани способна выдержать снижение температуры почвы на уровне узла кущения до минус 16-19 °С, озимый ячмень до минус 11-14 °С.

Закаливание травянистых и древесных растений ухудшает избыточное азотное питание, удлиняющее период роста до поздней осени, в результате растения гибнут даже при небольших морозах.

Способы повышения морозоустойчивости

Основа решения этой задачи – селекция морозоустойчивых сортов растений, хорошо адаптирующихся к климатическим условиям данного региона. Следует еще раз отметить, что процесс закаливания представляет собой временную адаптацию цитоплазмы, определяющую степень устойчивости к последующим повреждениям низкими температурами. Морозоустойчивость же формируется в соответствии с генотипом в процессе онтогенеза под влиянием определенных условий внешней среды и связана с наступлением периода покоя, его глубиной и длительностью.

Агротехника конкретного вида растений (срок и способ посева и др.) должна максимально способствовать формированию в процессе закалки реализации возможной генетически детерминированной морозоустойчивости сорта. В северных и центральных районах России с неустойчивой весной и частым возвращением весенних заморозков более устойчивы и урожайны сорта озимых хлебов и плодовых многолетних культур с более глубоким зимним покоем, с поздним сроком возобновления весенней вегетации (ВВВ). Наоборот, в районах с устойчивым нарастанием положительных температур весной преимущество имеют рано вегетирующие виды и сорта растений.

Следует отметить, что прослеживается отрицательная корреляция между уровнем морозоустойчивости и продуктивностью растений – например у

озимой пшеницы, чем выше морозоустойчивость сорта, тем ниже его урожайность.

Морозоустойчивость сортов озимой пшеницы определяется не только количеством сахаров, накопленных с осени, но и их экономным расходованием в течение зимы. У растений зимостойких сортов озимой пшеницы в зимний период с понижением температуры содержание моносахаридов (глюкоза, фруктоза) увеличивается за счет расщепления сахарозы на глюкозу и фруктозу, что снижает точку замерзания клеточного сока. Узел кущения злаков, корневая шейка бобовых – своеобразная кладовая энергетических ресурсов растения в зимний период и орган побегообразования весной.

Морозоустойчивость растений озимой пшеницы положительно коррелирует с содержанием сахаров в узлах кущения. В хороших посевах озимой пшеницы в листьях в декабре содержание растворимых углеводов достигает 18-24 % (на сухое вещество), а в узлах кущения — 39-42 %. В опытах более морозоустойчивый сорт озимой пшеницы Мироновская 808 расходовал за зиму всего 10 % углеводов, а менее устойчивый сорт Безостая 1-23 % углеводов. Растения, закладывающие узлы кущения глубоко (3-4 см), как правило, более морозоустойчивы, чем те, у которых узел кущения находится близко к поверхности (1-2 см). Глубина залегания узла кущения и мощность его развития зависят от качества семян, способа посева, обработки почвы.

На морозоустойчивость существенное влияние оказывают условия почвенного питания, особенно в осенний период. Устойчивость растений к морозу возрастает на постоянно известкуемых почвах при внесении под посев озимых калийно-фосфорных удобрений, тогда как избыточные азотные удобрения, способствуя процессам роста, делают растения озимых более чувствительными к морозам. На морозоустойчивость, как и на холодостойкость растений, положительное влияние оказывают микроэлементы (кобальт, цинк, молибден, медь, ванадий и др.). Например, цинк повышает содержание связанной воды, усиливает накопление сахаров, молибден способствует увеличению содержания общего и белкового азота.

Методы изучения морозоустойчивости растений

И. И. Тумановым с сотрудниками предложены лабораторные методы ускоренного определения морозоустойчивости различных культурных растений. Испытуемые растения после закаливания подвергаются воздействию критических низких температур в холодильных камерах, что дает возможность выявить невымерзающие растения. Такая ускоренная оценка морозоустойчивости имеет большое преимущество перед обычным полевым способом оценки, так как последний требует много времени (иногда нескольких лет). Так, в условиях Центральной зоны Краснодарского края морозы, позволяю-

щие выделить морозоустойчивые сорта озимой пшеницы в полевых условиях бывают один раз в 10-12 лет, а в Северной зоне – один раз в 5-7 лет.

Поэтому для определения морозоустойчивости в ходе селекции используют вегетационный метод. Растения осенью, в оптимальные сроки, высевают в специальных ящиках, которые выставляют на открытой вегетационной площадке, где они проходят все фазы закаливания в естественных условиях. При наступлении низких положительных температур (2-4 °С) ящики с растениями помещают в специальные морозильные камеры. Температуру в камере медленно понижают, как правило, со скоростью 1 °С в час, до выбранной критической температуры (около минус 16-18 °С для озимой пшеницы, минус 12-14 °С для озимого ячменя) и выдерживают при этой температуре 24 часа. Затем с такой же скоростью повышают температуру в камере до 5 °С, выдерживают при этой температуре сутки, чтобы растения полностью оттаяли и переносят в теплицу, где выжившие растения начинают отрастать. На 21 день отрастания подсчитывают число выживших растений, процент выживших растений является показателем их морозоустойчивости.

Другие надежные и удобные в исполнении лабораторные методы определения морозоустойчивости основаны на измерении вязкости цитоплазмы в клетках тканей исследуемых органов, определении электропроводности тканей, температуры затухания замедленной флуоресценции листьев и др. Определение морозоустойчивости культурных растений мирового ассортимента показало, что страны СНГ обладают самыми устойчивыми их формами. Отдельные сорта озимой пшеницы при оптимально складывающихся условиях закаливания способны выдержать температуры до минус 30 °С.

Наиболее устойчивые сорта озимой пшеницы выведены опытными учреждениями Юго-востока и Северо-востока России, где природная обстановка благоприятствует выведению морозоустойчивых форм.

4 ЗИМОСТОЙКОСТЬ

Действие низких температур на растение не является единственной опасностью, угрожающей растениям. Кроме прямого действия мороза, растения в течение зимы подвергаются действию ряда неблагоприятных факторов. В ходе перезимовки сильные морозы нередко сменяются кратковременными и длительными оттепелями. В зимнее время часто бывают снежные бури, а в бесснежные зимы – и суховеи. Эти постоянно изменяющиеся факторы истощают растения, и они выходят после перезимовки сильно ослабленными. Гибель посевов озимых зерновых на территории России в неблагоприятные годы может составлять 30-60%. Древесные породы в морозные зимы повреждаются сильнее, чем озимые растения. К основным неблагоприятным факторам, вызывающим повреждение растений относятся выпревание, вымокание, выпирание, зимняя засуха.

Выпревание. Гибель растений от выпревания наблюдается преимущественно в теплые зимы с большим снежным покровом, который лежит 2-3 месяца. Находясь под снегом при температуре около 0 °С в сильно увлажненной среде, почти полной темноте, т. е. в условиях, при которых процесс дыхания идет достаточно интенсивно, а фотосинтез исключен, растения постепенно расходуют сахара и другие запасы питательных веществ, накопленные в период прохождения первой фазы закаливания, и погибают от истощения (содержание сахаров в тканях уменьшается с 20 до 2-4 %) и весенних заморозков. Такие растения весной легко повреждаются снежной плесенью, что также приводит к их гибели.

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

Вымокание. Проявляется преимущественно весной в пониженных местах в период таяния снега, реже во время длительных оттепелей, когда на поверхности почвы накапливается талая вода, которая не впитывается в замершую почву и может затопить растения. В этом случае причиной гибели растений служит резкий недостаток кислорода. Отсутствие кислорода усиливает анаэробное дыхание растений, в результате чего могут образоваться токсичные вещества и растения погибают от истощения и прямого отравления организма. В условиях избытка влаги в почве образуются

вредные для растений закисные соединения, спирт, ацетальдегид. В условиях анаэробного у озимых нарушаются ультраструктура и связь пигментов с белково-липидным комплексом мембран хлоропластов, снижаются содержание хлорофилла и активность нитратредуктазы. В растениях увеличивается содержание свободного пролина, накопление которого рассматривается как один из способов адаптации растений к гипоксии.

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

Гибель под ледяной коркой. Ледяная корка образуется на полях в районах, где частые оттепели сменяются сильными морозами. При этом происходит образование ледяных корок. При образовании сплошной ледяной контактной корки растения полностью вмерзают в лед, что ведет к их гибели. Причина гибели состоит в том, что растения утрачивают морозоустойчивость из-за прекращения аэрации, потому что лед практически непроницаем для газов, а также вследствие усиления влияния низких температур. Более того, растения подвергаются очень сильному механическому давлению. Растения, как и в случае вымокания, переходят на анаэробное дыхание, при котором образуются спирт и другие токсичные вещества.

Если ледяная корка не толстая и вмерзают только узлы кущения, а листья находятся на воздухе, то такие растения выживают, поскольку воздух проникает по межклеточникам из листьев в корневую систему. Ледяная корка не образуется, если после оттепели выпадает снег, не позволяющий морозу глубоко проникнуть в почву, тем самым предотвращая его повреждающее воздействие на растения.

Выпирание растений наблюдается, если осенью морозы наступают без снежного покрова или на поверхности почвы вода отсутствует (при осенней засухе). В этих случаях промерзание почвы начинается с более низких слоев (где есть влага). Образующаяся на глубине прослойка льда постепенно увеличивается и выталкивает верхние слои почвы вместе с растениями, что приводит к обрыву корней последних. Весной, после оттаивания, растения остаются лежать на поверхности и подсыхают на солнце. Во избежание этого необходимо своевременно прикатывать растения, чтобы весной имеющаяся в почве влага стимулировала образование новых корней.

Зимняя засуха является следствием постоянных и сильных ветров. Весной же иссушение надземных частей перезимовавших растений за счет солнечного прогрева усугубляется недостатком притока воды из почвы, так как

она в это время еще недостаточно прогрета и малодоступна для растений. Для уменьшения неблагоприятного действия растения формируют более мощный слой пробки на зимующих органах, а хвойные растения утолщают кутикулу.

Итак, зимостойкость – это способность растений противостоять целому комплексу неблагоприятных факторов внешней среды в зимнее время. С целью определения зимостойкости растений используют различные методы, прежде всего метод диагностики состояния зимующих растений в монолитах. К лабораторным методам относится определение устойчивости растений по реакции на окрашивание цитоплазмы клеток конуса нарастания: с увеличением степени повреждения в клетках конуса нарастания возрастает сродство к красителям. Нежизнеспособные растения интенсивно прокрашиваются.

В целях повышения устойчивости к морозам необходимо предварительно планировать проведение определенных агроприемов. Это осеннее известкование почв. Своевременное известкование почв с одновременным внесением фосфорно-калийных удобрений понижает кислотность среды и вместе с тем повышает зимостойкость растений за счет улучшения ионного баланса в органах растений.

Помимо известкования, следует проводить снегозадержание, а после сильных морозов – прикатывание. Для декоративных растений рекомендуется обязательное их укрытие. Разрабатываемые агротехнические приемы корректируются в зависимости от культуры, мест ее произрастания.

Для определения зимостойкости растений используют различные методы и прежде всего метод диагностики состояния зимующих растений в монолитах. К лабораторным методам относятся определение зимостойкости растений по реакции окрашивания цитоплазмы клеток конуса нарастания: с увеличением степени повреждения растения возрастает сродство цитоплазмы к красителям.

5 ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ

Недостаток влаги – один из часто встречающихся неблагоприятных факторов внешней среды, воздействующих на растения. Наибольший вред она наносит в весеннее и летнее время, когда идет формирование генеративных органов растений. В отдельные годы урожайность сельскохозяйственных культур, пострадавших от засухи, снижается до минимальных значений (у зерновых – до 3-4 ц/га и менее).

Способность растений переносить длительные засушливые периоды называется засухоустойчивостью; при этом необходимо учитывать местобитание растений, продолжительность засухи.

Различают засуху атмосферную и почвенную. В «чистом» виде атмосферная засуха наблюдается весной, когда почва еще достаточно хорошо увлажнена после таяния сне влажность воздуха довольно низкая и составляет примерно 10-20 %.

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

Продолжительная атмосферная засуха приводит к почвенной засухе, которая более опасна для растений. Почвенная засуха чаще всего наблюдается в середине или в конце лета, когда зимние запасы влаги уже исчерпаны, а летних осадков недостаточно или их не было совсем. Нарушается водный режим растений, что отражается на всех физиологических функциях. Наиболее характерным является усиление гидролитических процессов: в клетках тканей наблюдается распад сложных соединений, особенно сахаров, а в более жестких условиях – и белков. Это приводит к накоплению токсических концентраций NH_3 , к последующему разрушению цитоплазматических структур и мембранных барьеров. Особенно резко снижается фотосинтез.

Если засуха продолжается длительное время, то подавляется и дыхание растений. В тканях растений усиленно синтезируется АБК, снижается количество ауксинов и цитокининов. Засухоустойчивость обусловлена прежде всего

генетически определенной приспособленностью растений, которая тесно связана с местом их произрастания, а также с адаптацией к недостатку влаги.

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

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

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

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

Водный дефицит и завядание в разной мере влияют на физиологическую деятельность растения в зависимости от длительности обезвоживания и вида растения. Последствия водного дефицита при засухах многообразны. В клетках снижается содержание свободной воды, возрастает концентрация и снижается рН вакуолярного сока, что влияет на гидратированность белков цитоплазмы и активность ферментов. Изменяются степень дисперсности и адсорбирующая

способность цитоплазмы, ее вязкость. Резко возрастают проницаемость мембран и выход ионов из клеток, в том числе из листьев и корней (экзоосмос); эти клетки теряют способность к поглощению питательных веществ.

При длительном завядании снижается активность ферментов, катализирующих процессы синтеза, и повышается активность ферментов, катализирующих гидролитические процессы, в частности распад (протеолиз) белков на аминокислоты и далее до аммиака, полисахаридов (крахмала на сахара и др.), а также других биополимеров. Многие образующиеся продукты, накапливаясь, отравляют организм растения. Нарушается аппарат белкового синтеза. При возрастании водного дефицита, длительной засухе нарушается нуклеиновый обмен, приостанавливается синтез и усиливается распад ДНК. В листьях снижается синтез и усиливается распад всех видов РНК, полисомы распадаются на рибосомы и субъединицы. Прекращение митоза, усиление распада белков при прогрессирующем обезвоживании приводят к гибели растения.

Безусловно, происходящие изменения до определенного этапа в условиях обезвоживания играют и защитную роль, приводят к увеличению концентрации клеточного сока, снижению осмотического потенциала, а следовательно, повышают водоудерживающую способность растения. При недостатке влаги суммарный фотосинтез снижается, что является следствием в основном недостатка CO_2 в листьях; нарушения синтеза и распада хлорофиллов и других пигментов фотосинтеза; разобщения транспорта электронов и фотофосфорилирования; нарушения нормального хода фотохимических реакций и реакций ферментативного восстановления CO_2 ; нарушения структуры хлоропластов; задержки оттока ассимилятов из листьев. По данным В. А. Бриллиант (1925), уменьшение оводненности листа у сахарной свеклы на 3-4 % приводит к снижению фотосинтеза на 76 %.

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

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

Если рост побегов и листьев в начале засухи замедляется, то корневой системой даже ускоряется и снижается лишь при длительном недостатке воды в почве. При этом молодые верхние листья оттягивают воду от более старых нижних, а также от плодов и корневой системы. Отмирают корни высоких порядков и корневые волоски, усиливаются процессы опробковения и суберинизации. Все это приводит к сокращению поглощения корнями воды из почвы. После длительного завядания растения оправляются медленно и функции их полностью не восстанавливаются. Затянувшееся завядание при засухе приводит к резкому снижению урожая сельскохозяйственных культур или даже к их гибели. При внезапном и сильном напряжении всех метеорологических факторов растение может быстро погибнуть в результате высыхания (захват) или высоких температур (запал). Засухоустойчивость различных органов растений неодинакова. Так, молодые растущие листья за счет притока ассимилятов дольше сохраняют способность к синтезу, относительно более устойчивы, чем листья, закончившие рост, или старые, которые при засухе подвывают в первую очередь. В условиях затянувшейся засухи отток воды и веществ в молодые листья может происходить и из генеративных органов.

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

Наиболее засухоустойчивыми являются растения засушливых мест обитания – ксерофиты. Они подразделяются на несколько групп, каждая из которых имеет свои приспособительные особенности.

Суккуленты. К ним относятся кактусы, алоэ и др. Имеют толстые мясистые ткани с большим запасом воды. Листья редуцированы в колючки, ствол покрыт толстым слоем кутикулы, а число устьиц очень мало. Для суккулентов характерен САМ-тип фотосинтеза, устьица открыты только в ночное время, что снижает транспирацию. Отличаются очень экономным расходом воды. Эти растения характеризуются очень медленным ростом.

Тонколистные ксерофиты. Имеют тонкие нежные листья с большим количеством устьиц и сетью жилок. Корневая система хорошо развита, у

верблюжьей колючки достигает глубины 15 – 20 м. Концентрация клеточного сока высокая, поэтому они способны поглощать не только легко, но и труднодоступную воду. В сухой период они сбрасывают часть листьев и веток. К этой группе растений относятся степная люцерна, дикий арбуз, полынь и др.

Жестколистные ксерофиты (степные злаки, ковыль, типчак, перекатиполье) отличаются значительной концентрацией клеточного сока и высоким осмотическим потенциалом. Имеют жесткие кожистые листья с большим количеством устьиц и слаборазвитую корневую систему. В период засухи листья скручиваются и устьица оказываются внутри трубочки. В таком состоянии эти растения способны переносить длительное завядание.

Мезофиты – растения умеренного климата средних широт – менее устойчивы к засухе по сравнению с ксерофитами. К ним относятся основные сельскохозяйственные и культурные растения. Отличаются довольно высокой транспирацией. Можно выделить следующие приспособительные особенности у мезофитных растений, находящихся в условиях засухи: уменьшение площади листовых пластин и упрощение их формы; увеличение сети жилок, количества устьиц и уменьшение их размеров; развитие кутикулы; усиленное развитие столбчатой паренхимы и уплотнение мезофилла; развитие механических тканей; хорошее развитие корневой системы. Кроме того, мезофиты вырабатывают различные физиологические и биохимические приспособительные особенности: повышенное содержание связанной воды, накопление углеводов, органических кислот, минеральных ионов; интенсивное и устойчивое дыхание и образование АТФ.

Гигрофиты – растения увлажненных мест обитания, неустойчивые к засухе. Для них характерны низкий осмотический потенциал, слабая вододерживающая способность. Листовые пластинки крупные, эпидермис и кутикула слабо развиты, столбчатая паренхима отсутствует или слабо развита. Наблюдается способность к гуттации. Из культурных растений к гигрофитам относится рис.

Засухоустойчивость различных органов растений, независимо от принадлежности последних к экологическим группам, неодинакова. Например, молодые растущие листья за счет притока ассимилятов относительно более устойчивы, чем листья, закончившие рост. В условиях затянувшейся засухи отток веществ в молодые листья может происходить и из генеративных органов. В период генеративного развития растений засуха особенно вредна, так как на ранних этапах развития растений она может привести к стерильности цветков, а на более поздних - к снижению качества и количества урожая плодов и семян.

Следует отметить, что яровые и озимые злаки наиболее чувствительны к недостатку влаги в фазу выхода в трубку и колошения; зернобобовые – в период цветения; картофель – в фазы цветения и формирования клубней; подсолнечник – в период образования корзинки и цветения; бахчевые – в период цветения и созревания. Агрономы должны знать об этом и уметь организовать полив таким образом, чтобы повреждаемость растений от засухи была минимальной, а поливная вода расходовалась наиболее эффективно.

Для борьбы с засухой необходимы поливы, причем наибольший эффект они дают в сочетании с внесением минеральных удобрений. Калийные и фосфорные удобрения повышают засухоустойчивость, азотные, особенно в больших дозах её снижают.

Для определения потребности растений в поливе используют также физиологические показатели: содержание воды в листьях; степень открытости устьиц; интенсивность транспирации; водный потенциал тканей; концентрацию клеточного сока; градиент биопотенциалов (ЭП); интенсивность роста и др. Оптимальные и критические уровни этих показателей установлены применительно к видам и сортам растений и содержатся в справочной литературе. Для определения сроков полива руководствуются наблюдениями за влажностью почвы, не допуская снижения предполивной влажности ниже оптимального уровня (60–70 % НВ).

Лучший способ полива – дождевание, так как не только увлажняется почва, но и улучшается микроклимат. Наиболее предпочтительны частые поливы небольшими дозами: хороший эффект достигается при влагозарядковом поливе.

В настоящее время для овощных и плодовых культур всё шире используют капельное орошение, при котором вода вместе с растворёнными в ней минеральными удобрениями подаётся небольшими дозами в корневую зону растений. Нельзя забывать, что слишком высокие дозы воды приводят к затоплению растений, что весьма нежелательно. При затоплении у растений сильно изменяется аэробное дыхание, накапливается этилен.

Для оценки степени засухоустойчивости растений используют оценку их ксероморфности (число устьиц на 1 кв. мм поверхности листа), содержание пролина в условиях искусственной засухи, оценку урожая растений, выращенных на вегетационных площадках, где их изолируют от естественных осадков, создавая дефицит влаги в почве.

6 ЖАРОУСТОЙЧИВОСТЬ

Жароустойчивость – способность растений переносить действие высоких температур. Это генетически обусловленный признак.

По жароустойчивости растения делят на три группы.

Жаростойкие – термофильные бактерии и сине-зеленые водоросли горячих минеральных источников. Эта группа организмов способна выдерживать повышение температуры до 75-90 °С.

Жаровыносливые – растения сухих мест обитания: суккуленты (выдерживают повышение температуры до 60-65 °С) и ксерофиты (до 54 °С).

Нежаростойкие – мезофиты и водные растения. Мезофиты солнечных мест обитания могут переносить 40-47 °С, затененных – приблизительно 40-42 °С, водные растения выдерживают повышение температуры до 42 °С.

Опыты показали, что растения сухих, светлых и прогреваемых мест обитания более стойки к жаре, чем тенелюбивые. Растения по-разному приспособляются к жизни в условиях жаркого и сухого климата. Однолетние эфемеры период знойного безводного лета переносят в фазе семян, которые дают новое поколение при наступлении благоприятных условий. Многолетники переживают неблагоприятный период в виде луковиц, клубней, корневищ (тюльпаны, мак, лук и др.). Многие виды живут полноценной жизнью, обеспечив себе водоснабжение с помощью морфологических, физиологических и других приспособлений. Они различными путями адаптируются к высокой температуре. Жароустойчивость во многом зависит от продолжительности действия высоких температур и их абсолютных значений. Кратковременное влияние очень высоких температур (43-45 °С) может быть таким же губительным, как и продолжительное воздействие более низких, но превышающих оптимальные значения температур. Это приводит к частичной или глобальной денатурации белков, что вызывает разрушение белково-липидных комплексов мембран. В результате многие функции клеток дезорганизуются, снижаются скорости различных физиологических процессов.

У устойчивых растений в липидах преобладают насыщенные жирные кислоты, причем их появление – следствие адаптации к этому повреждающему фактору. Нарушение физиологических функций и их последовательность при действии жары те же, что и при действии мороза или засухи. Напомним лишь, что механизм повышения жароустойчивости взаимосвязан с генетическим аппаратом клетки и направлен на стабилизацию мембранных липидов в сторону снижения их полиненасыщенности.

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

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

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

Повышение температуры особенно опасно при сильной инсоляции. Для уменьшения интенсивности воздействия солнечного света растения располагают листья вертикально, параллельно его лучам (эректоидно). При этом хлоропласты активно перемещаются в клетках мезофилла листа, как бы уходя от избыточной инсоляции. Кроме транспирации и вертикальной ориентации листьев, растения выработали и другие приспособления, защищающие их от тепловых повреждений: светлую окраску поверхности листьев и других органов, экранирующую инсоляцию; волоски, защищающие от перегрева глубже лежащие ткани; тонкие слои пробковой ткани, предохраняющие флоэму и камбий; большую толщину кутикулярного слоя; высокое содержание углеводов и малое – воды в цитоплазме и др. Интересно отметить, что многие из перечисленных приспособлений позволяют растениям переносить и мороз и засуху. В полевых условиях особенно губительно совместное действие высоких температур и обезвоживания. При длительном и глубоком завядании угнетаются не только фотосинтез, но и дыхание, что вызывает нарушение всех основных физиологических функций растения.

Одним из показателей жароустойчивости генотипа является граница начала повреждающего действия повышенных температур на незакаленные растения. При повышении термоустойчивости растений действуют факторы закаливания к высоким температурам, подобно закалке к низким температурам. И в этом случае работают две зоны температур: закалывающие и повреждающие. Наиболее жароустойчивыми являются кукуруза (50 °С); хлопчатник, пшеница озимая и яровая (47 °С); несколько менее устойчивы томат и огурец (43 и 41 °С соответственно). Холодолобивая незакаленная капуста кочанная начинает повреждаться при 30 °С, картофель – при 38 °С. Тепловое закаливание растений может привести к увеличению теплоустойчивости у разных видов на 1-9 °С.

Жароустойчивость в значительной степени определяется стадией развития растений; молодые, активно растущие ткани менее устойчивы, чем старые и «покоящиеся». Поэтому наибольший вред высокие температуры наносят растениям на ранних этапах развития.

Например, у пшеницы в фазе кущения в конусе нарастания идет дифференциация колосков. Высокая температура почвы и воздуха приводит к повреждению конуса нарастания, ускоряет процесс и сокращает время прохождения IV-V этапов, в результате уменьшается число колосков в колосе, а также число цветков в колоске, что приводит к снижению урожая. При совместном действии жары и сухости почвы, что характерно для районов Юго-Востока, в этот период в зачаточном колосе оказываются поврежденными все закладывающиеся цветки, в результате после колошения колос очень быстро засыхает и белеет – явление пустоколосицы или белоколосицы. Для многих растений жара особенно опасна в период цветения, так как вызывает стерильность цветков и опадение завязей. Так, действие высокой температуры и низкой влажности в период, когда в пыльниках пшеницы образуется пыльца, а затем идет процесс оплодотворения, приводит к череззернице (не полностью озерненному колосу) и пустоколосью. Высокая температура в период молочной зрелости яровой пшеницы вызывает щуплость зерна – «запал».

При созревании плодов высокие температуры скорее даже полезны, если растение в целом нормально их переносит. Устойчивость к жаре различна у разных органов растений: менее устойчивы подземные органы, более – побеги и почки. Из тканей наиболее устойчивыми являются камбиальные. Причем они устойчивы не только к жаре, но и к низким температурам.

П. А. Генкель для повышения жароустойчивости рекомендует семена некоторых растений (сахарная свекла, морковь, томаты, дыни) перед посевом обрабатывать 0,2% раствором CaCl_2 . Однако эффективность подобной обработки была только в момент прорастания, в последующие периоды роста и развития она не подтверждалась. Для повышения жароустойчивости растений рекомендуют некорневую обработку посевов 0,05 % раствором солей цинка. Хороший эффект дают освежительные поливы дождеванием во второй половине дня (20-30 м³ воды на 1 га).

Для диагностики жароустойчивости можно использовать те же методы, что и при определении засухоустойчивости. Из мер, направленных на борьбу с повышенной температурой, можно отметить такие, как посадка полезащитных полос и полив, позволяющие на 30-35 % снижать потери урожая. Хороший эффект дают освежительные поливы во второй половине дня (20-30 м³ воды на 1 га). Для древесных растений (кустарников и плодовых деревьев) рекомендуется побелка – солнечный свет отражается от стволов, что защищает их от перегрева.

7 СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ

При недостаточном увлажнении вода, выпадающая в виде осадков, не вымывает из почвы всех образующихся при выветривании минеральных солей, и со временем почва обогащается ими. Приток солей с грунтовыми водами, а также вынесение избыточных доз минеральных удобрений, особенно в районах с высокой интенсивностью солнечной инсоляции, приводят к засолению почвы.

Засоленность почвы в основном вызывается избыточным накоплением легкорастворимых солей, и прежде всего натриевых. Изучение действия избытка солей на рост и развитие растений в России впервые было проведено еще в 1875–1885 гг. А. Ф. Баталиным. Ему же принадлежит приоритет доказательства приспособления растений к засоленному субстрату в процессе онтогенеза. В дальнейшем фундаментальные исследования в области солеустойчивости были проведены Б. А. Келлером, Н. М. Тулайковым, А. А. Рихтером и др.

Солеустойчивые растения называют галофитами. Среди них выделяют три основные группы.

Эугалофиты (солянки) – это соленакапливающие растения с мясистыми стеблями и листьями. Клетки отличаются очень высоким осмотическим потенциалом, они легко поглощают различные соли из почвы, накапливая их в вакуолях, выводя из обмена веществ. Таким образом, осмотический потенциал этих растений всегда больше, чем почвенного раствора.

Криногалофиты – «солевыделяющие» растения. К ним относятся кермек, тамариск и др. Протоплазма имеет очень высокую проницаемость для солей, она как бы фильтрует их, пропуская через себя. Содержание солей в самих клетках при этом остается постоянным. Имеют специальные секретизирующие клетки – пузырьчатые волоски на листьях, в которых и накапливаются соли. Когда волоски полностью заполняются солью, они лопаются и соль остается на поверхности листа, поэтому он всегда покрыт слоем соли. На месте погибших волосков вырастают новые.

Гликогалофиты – это «соленепроницаемые» растения. К ним относятся полынь и лебеда. Цитоплазма их клеток плохо проницаема для солей. Высокое осмотическое давление клеточного сока обусловлено не высокой концентрацией солей, а наличием большого количества органических соединений и особенно углеводов, которые предотвращают избыточное поглощение и накопление солей этими растениями.

Солеустойчивость растений прежде всего связана со свойствами протоплазмы, с ее чувствительностью к токсическому действию тех или иных солей.

Основная группа культурных растений относится к гликофитам – растениям пресных мест обитания, слабоустойчивым или совсем неустойчивым к засолению. Высокие концентрации ионов натрия и хлора изменяют их осмотические свойства, приводят к разрушению цитоплазматических мембран, уменьшают активность ферментов, связанных с мембранами. Это, в свою очередь, снижает фото- и окислительное фосфорилирование вследствие чего нарушается энергетический процесс. Засоленность ведет к изменению белкового обмена, вызывает интенсивное накопление свободных аминокислот и способствует образованию токсических продуктов, таких, как кадаверин и путресцин (аналоги трупного яда) и аммиака, образующегося при дезаминировании аминокислот. Отмечается снижение содержания ИУК, цитокининов и гиббереллинов и увеличение образования этилена и абсцизовой кислоты.

К условиям сильного засоления адаптироваться могут только растения с интенсивным метаболизмом органических кислот, сахарозы, которая часто выполняет в клетках растений функцию протектора многих процессов, и таких аминокислот, как аспарагиновая и глутаминовая, способных связывать аммиак с образованием амидов (аспарагина и глутамина). Обычно растения наименее стойки к солям летом, особенно в начале вегетационного периода. Наименее устойчивыми являются молодые растения, так как они наиболее подвержены обезвоживающему действию почвенного раствора. Даже у галофитов иногда страдают проростки, так как лучше всего семена прорастают в незасоленной почве, а верхние слои почвы засолены сильнее.

По мере развития растений их устойчивость к засолению меняется. Одни становятся более устойчивыми (ячмень), другие – менее (кукуруза). Вредное воздействие оказывает засоленность во время налива зерна, которое при этом получается щуплым, что приводит к потере урожая.

К солеустойчивым растениям относят ячмень, горчицу, хлопчатник, капусту, сахарную свеклу; к среднеустойчивым – подсолнечник, лук, морковь, овес, просо, картофель; к слабоустойчивым – пшеницу, сорго, лен, гречиху, фасоль, персик.

Ответная реакция растений на засоленность выражается в проявлении некроза краев листьев, а в дальнейшем - в подсыхании и сбрасывании листьев (сначала нижних, а затем и средних ярусов) и завязей. Меньше всего от засоленности страдают молодые листья у взрослых растений, так как они располагаются далеко от источника засоления.

Солеустойчивость определяется прямыми и косвенными методами. Этот вид устойчивости можно оценить по энергии прорастания семян, проценту всхожести и т. п. Из лабораторных методов широко применяют такие,

как определение скорости открывания устьиц в солевом растворе, степень выцветания хлорофилла и др.

При борьбе с засоленностью следует использовать агротехнические приемы (гипсование почв, химическая мелиорация). Главная задача агрономов-селекционеров – выведение местных солеустойчивых сортов сельскохозяйственных растений.

П. А. Генкель предлагает проводить предпосевную обработку семян некоторых культур растворами солей NaCl , MgSO_4 и Na_2CO_3 соответственно для повышения устойчивости к действию хлоридного, сульфатного и содового засоления. Считается, что при этом происходит закаливание семян к засолению среды, в результате которого наблюдается снижение проницаемости мембран цитоплазмы и значительно возрастает порог токсического действия солей. Плазмолиз, который происходит при погружении семян в раствор соли, тормозит в дальнейшем поступление солей в клетки.

Для понимания адаптационных возможностей перспективным представляется выявление особенностей поглощения, распределения и накопления солей близкородственными, но различающимися по устойчивости к засолению растениями. Так, физиологическими исследованиями на разных видах клевера было установлено, что более устойчивый клевер александрийский отличается тем, что, во-первых, меньше транспортирует в листья ионы натрия и хлора, во-вторых, активно перекачивает ионы калия из более старых листьев в молодые, тем самым поддерживает оптимальное отношение $\text{K} : \text{Na}$ в тканях, и в-третьих, активно перекачивает ионы натрия из сосудов ксилемы во флоэму, в результате чего обеспечивается выведение натрия из растений обратно в среду. Эти механизмы транспорта ионов следует учитывать при выведении солеустойчивых сортов.

8 УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ПОЛЕГАНИЮ

Полегание наносит значительный ущерб урожайности зерновых сельскохозяйственных культур. В отдельные годы суммарные потери зерна достигают до 25-30 %.

Полегание растений наблюдается при нарушении соотношения между массой надземной части растения и прочностью нижней части стебля, вызванном недостаточным утолщением соломины и слабым развитием в ней механических элементов. При полегании у растений нарушается геотропическая реакция, происходит этиоляция стебля.

Полегание посевов зерновых культур довольно частое явление. Оно может проходить в различные фазы роста и развития растений. Полегание на ранних фазах развития – вплоть до цветения, не вызывает большего вреда, т.к. растения еще могут приподняться и дальнейшее развитие их будет проходить нормально. Полегание в период цветения является наиболее опасным и приносит большой вред. Полегание делится на два типа: стеблевое и прикорневое. Стеблевое полегание чаще встречается у сортов с прочным тонким стеблем. Причинами корневого полегания чаще всего являются: чрезмерное разрастание надземных органов растения и относительно слабое развитие корневой системы. Принято считать, что неполегающие сорта пшеницы имеют более короткий, толстый стебель и широкие листья. У полегающей пшеницы стебли высокие и тонкие, листья длинные и узкие. Исследования и наблюдения ряда авторов показали, что полегание пшеницы находится в большой зависимости от анатомического строения, физико-технических особенностей и химического состава элементов соломины, которые определяются сортовыми особенностями и условиями внешней среды. Факторы, вызывающие полегание растений пшеницы, В. Дорофеев и В. Пономарев разделили на три группы: а) анатомо-морфологическое строение стебля; б) физические: ветер, дождь, град, низкие температуры; в) агротехнические: высокое содержание или недостаток минерального питания, избыток увлажнения. Кохли и Макхерджи добавили еще два фактора: заражение растений грибами, повреждение вредителями и высота растений. Одним из основных методов борьбы с полеганием является выведение неполегающих сортов. Тенденция выводить низкорослые сорта существовала давно и она зародилась в значительной мере под влиянием интенсивного земледелия с широким применением удобрений. Карликовый тип растения пшеницы произошел от различных источников. По К. Гилл, гены карликовости произошли от двух видов пшеницы: *T. sphaerococcum* и *T. compactum*, которые возделывались в ряде стран (Индия, Северная Италия) в конце периода неолита и начала бронзового периода.

Первым низкостебельным сортом в России был Безостая 1, полученный методом гибридизации отдаленных экологогеографических сортов и последующим индивидуальным отбором. Своей низкорослостью Безостая 1 обязана той же форме, которая дала начало итальянским низкостебельным пшеницам, а именно японскому сорту Акакомуги.

Таким образом, в результате направленной селекции были созданы низкорослые сорта пшеницы, получившие широкое распространение в производстве. Среди них необходимо отметить советский сорт Безостая 1, итальянский – Сан-Пасторе 14, французские – Этуаль де Шаузи и Шамплен.

Полегание могут индуцировать различные факторы внешней среды. К ним относятся:

Избыточное увлажнение почвы и воздуха. В таких условиях растения сильно кустятся, развивается мощная листовая поверхность. Это приводит к взаимному затенению и снижению фотосинтеза. Уменьшение количества углеводов тормозит образование механических элементов в растениях, прочность соломины снижается.

Загущенные посевы. При загущенных посевах происходит вытягивание стебля и недоразвитие механических тканей (как и при увлажнении).

Избыточное внесение азотных удобрений, а также недостаток калийных и фосфорных удобрений. Высокие нормы азотных удобрений значительно ускоряют рост вегетативных частей растений, увеличиваются размер колоса и его масса. Стебель не выдерживает этой нагрузки и падает.

Сильный ветер с дождем, значительно увлажняя и утяжеляя колос, также усиливает полегание растений,

Чрезмерный полив приводит к тому, что корни растений не увеличивают свою массу, теряют прочность и не являются опорой нижней части соломины. Часто узлы кущения оказываются на поверхности почвы.

Сорт растений. Короткостебельные сорта растений более устойчивы к полеганию, чем длинностебельные.

Борьба с полеганием - одна из важнейших задач работников сельского хозяйства. В каждом конкретном случае необходимо использовать соответствующие агротехнические приемы, к ним относятся правильная обработка почвы, глубины заделки семян, четкое соблюдение норм высева и густоты стояния растений. Важными факторами являются организация поливов, соотношение азото-фосфоро-калийных удобрений при внесении в почву, подбор сортов, устойчивых к полеганию, а при необходимости применение ретардантов – веществ, сдерживающих рост растений в высоту.

9 ГАЗОУСТОЙЧИВОСТЬ

Интенсивное развитие промышленности и сельскохозяйственного хозяйства привели к загрязнению окружающей среды. Ежегодно, несмотря на усиление мер контроля, увеличивается выброс газообразных загрязнителей атмосферы, накапливаются в почве и воде различные химические соединения. Гибнут и бесследно исчезают многие редкие виды растений и животных, изменяется и разрушается естественная экологическая среда, резко снижаются урожаи сельскохозяйственных культур.

Детальный анализ состава топлива, используемого на современных электростанциях, транспорте, в промышленности и для отопления жилых помещений, показал, что при сжигании нефти, каменного угля и различного мусора в атмосферу выделяются в больших количествах различные углеводороды, оксиды серы, углекислого газа и других веществ, а также твердые компоненты отходов – пыль и сажа. Около промышленных предприятий, как правило, влажность воздуха и освещенность бывают ниже нормы, а температура – выше, чем в не задымленных местах.

Наиболее опасными выбросами предприятий являются двуокись серы, фтористый и хлористый водород. Основная масса этих газов поступает в лист через устьица. Попадая в межклетники, они контактируют с губчатой паренхимой мезофилла, а затем диффундируют через плазмалемму в протопласт клетки, где вызывают различные химические, биохимические, структурные и функциональные изменения. Скорость поступления газа обусловлена проводимостью устьиц. Виды растений с низкой устьичной проводимостью обладают большей устойчивостью.

В клетках поврежденных растений отмечается снижение рН клеточного сока, заметно активизируются такие ферменты, как пероксидаза, нарушается углеводно-азотный обмен, подавляется движение цитоплазмы и растяжение клеток, распадается хлорофилл, нарушается проницаемость.

При изучении действия вредных газов на растения следует различать такие понятия, как газоустойчивость и газочувствительность. Газочувствительность – это скорость и степень проявления у растений патологических изменений при действии газов. И это явление можно использовать для диагностики. А способность растений поддерживать свою жизнедеятельность в условиях загрязнения атмосферы без снижения роста и развития называют газоустойчивостью.

При действии сернистых соединений нарушаются фотосинтез и дыхание растений. Диоксид серы, проникая в клетки, связывает активное железо, без которого невозможен фотосинтез. Так как солнечная энергия продолжает поступать в листья, то хлорофилл, обладающий флуоресцирующей способностью, начинает активно окислять содержимое клетки. Окисленные веществ-

ва разрушаются, что приводит к отмиранию клеток. Поэтому чем меньше окисляемость протоплазмы, тем выше газоустойчивость растений. В связи с этим хвойные породы, имеющие большую окисляемость, менее устойчивы к действию газов. Лиственные породы, у которых общая окисляемость меньше, обладают более высокой газоустойчивостью.

Сернистый газ SO_2 , выделяющийся при сжигании ископаемого топлива, весьма токсичен для растений. Он легко растворяется в воде. Чувствительность листьев к действию SO_2 зависит от особенностей самого процесса фотосинтеза. Так, C_3 -виды менее устойчивы к SO_2 , чем C_4 -виды, что объясняется большей чувствительностью к этому загрязнителю фермента РДФ-карбоксилазы в сравнении с ФЭП-карбоксилазой.

Очень токсичны для растений соединения фтора, действие которого усугубляется кумулятивными свойствами – способностью накапливаться в организме и причинять вред длительное время даже в небольших концентрациях. Действие фтора в высоких концентрациях выражается в прекращении фотосинтеза, нарушении роста и развития растения.

Пары хлора и хлористого водорода, являясь тяжелыми газами, быстро оседают на землю и поэтому повреждают растительность только вблизи источника их выделения.

Нитрозные газы представляют собой смесь оксидов азота, которая выбрасывается в атмосферу заводами по производству азотной, серной кислот и азотных удобрений, а также с выхлопными газами автотранспорта.

Реакция одних и тех же растений на разные токсические газы неодинакова. Например, кукуруза очень чувствительна к воздействию HF и очень устойчива к воздействию SO_2 , фасоль, шпинат чувствительны к действию азотсодержащих газов и относительно устойчивы к воздействию HF.

Выхлопные газы автотранспорта. В их состав входят оксиды углерода, полициклические ароматические углеводороды, сажа и др.

Стресс растений на действия различных токсичных газов в атмосфере носит следующий характер: в фазе адаптации наблюдается усиление активности функциональных адаптивных реакций, в частности быстро исчезающее водное набухание тканей. Затем, в фазе истощения, наступают признаки хронического поражения – угнетение метаболических процессов, в результате чего растения погибают. Признаками поражения фитотоксикантами является образование некрозов на листьях, преждевременное усыхание и опадение листвы, ослабление и усыхание растений. Растения, подвергшиеся воздействию окислителей, которыми являются основные фитотоксиканты, теряют способность сопротивляться различным болезням. Смесь вредных соединений ока-

зывает на растения более сильное действие, чем каждое из соединений в отдельности.

На присутствие в атмосфере фитотоксикантов различные виды растений реагируют по-разному. Растения с высокой газопоглотительной способностью, сочными листьями, высокой физиологической активностью повреждаются больше. Морфолого-анатомическая газоустойчивость обуславливается особенностями строения листьев, которые препятствуют поступлению газов в растение. Биологическая газоустойчивость связана со способностью растений быстро восстанавливать пораженные газами органы. У более газоустойчивых растений, как правило, покровные ткани имеют кутикулу, воск, опушение, пробку, пониженный газообмен. Известно также, что разные виды растений обладают избирательной чувствительностью к различным газам. У древесных растений при экспериментальном газировании обнаружена периодичность поглощения газа, растения поглощают газ до определенного максимума, затем поглощение снижается или даже прекращается. Наибольшая адсорбирующая способность зарегистрирована у среднегазоустойчивых видов. Повышенная поглотительная способность этой группы растений к поллютантам обусловлена более интенсивным их газообменом по сравнению с устойчивыми видами и большей физиолого-биохимической устойчивостью по сравнению с неустойчивыми видами. Устойчивые виды обладают пониженным газообменом и более высокой скоростью метаболизма, поэтому не аккумулируют атмосферные загрязнители. Неустойчивые виды из-за повышенной скорости всех обменных реакций в условиях постоянного загрязнения воздуха быстро накапливают поллютанты в листьях до порогового уровня, это сопровождается поражением ассимиляционных органов, происходит понижение всех физиологических процессов и ослабление деревьев и, в дальнейшем, снижение поглотительной способности. Отмечено, что количество поглощенных газов листьями древесных растений не зависит от уровня запыленности листьев.

Максимальная поглотительная способность наблюдается у всех групп древесных растений в условиях среднего загрязнения воздуха. В максимальной зоне атмосферного загрязнения древесные растения не накапливают атмосферные загрязнители в листьях из-за снижения основных физиологических процессов, общего ослабления растений и снижения их жизнеспособности, что отражается на уменьшении санитарно-гигиенических функций деревьев в центре города.

Острыми признаками повреждения растений газами являются некрозы и хлороз листьев, дальнейшее их отмирание и преждевременный листопад.

Для снижения токсичного действия газообразных загрязнителей в промышленных районах рекомендуется использовать следующие древесные породы:

1) тополь канадский, бузину, липу мелколистную, клен ясенелистный, жимолость – для зоны сильного поражения (в радиусе до 500 м от источника вредных газов);

2) березу пушистую, вяз, клен остролистный, клен татарский, иву, рябину, черемуху, акацию желтую, лещину, бересклет и породы указанные в перечислении 1 – для зоны умеренного поражения (в радиусе от 500 до 2000 м от источника вредных газов);

3) дуб, лиственницу и сосну – для зоны слабого поражения (в радиусе свыше 2000 м от источника вредных газов).

10 ЗАГРЯЗНЕНИЕ ПОЧВЫ И ВОДЫ

Деятельность человека приводит к значительному загрязнению окружающей среды. Этому способствует целый ряд причин, и в первую очередь неразумное использование химических соединений для борьбы с вредителями, болезнями сельскохозяйственных культур и с сорной растительностью.

К большинству химических веществ, являющихся продуктом деятельности человека, у растений не выработалось генетически обусловленной устойчивости. Действие этих веществ, как правило, усугубляет негативное влияние естественных природных факторов.

Пестициды, поглощенные растениями передвигаются в нем по ксилеме, флоэме и межклетникам. Различные пестициды метаболизируются в растениях по-разному. Одно и то же вещество вовлекается в различные реакции, в результате чего образуется много разных продуктов метаболизма. Причем на первом этапе образуются более токсичные соединения, чем исходные.

Применение пестицидов должно быть строго регламентировано. Для санитарного контроля за остатками в пищевых продуктах утверждается ПДК – предельно допустимая концентрация содержания остатков пестицидов. В настоящее время стала острой проблема отравления почвы и воды ксенобиотиками. Многие из этих веществ плохо растворимы в воде, но сравнительно легко усваиваются живыми организмами, в результате чего происходит их биоаккумуляция.

Загрязнение водоемов обусловлено завышением доз удобрений и особенно растворимых азотных соединений, которые поступают в грунтовые воды. Помимо этого, высокие дозы азотных удобрений приводят к накоплению нитратов в самих растениях. Это в значительной степени отражается на качестве продукции, вызывая различные отравления и повышая риск заболевания раком у людей и животных, которые используют такие растения в пищу.

Почва и вода загрязняются тяжелыми металлами, которые выделяются в среду с выхлопными газами, продуктами горения, в результате сжигания топлива, деятельности горнодобывающей промышленности, сбрасывания сточных вод. Тяжелые металлы поступают в растение преимущественно через корневую систему из почвы, в меньшей степени – через листья. Скорость поглощения растением металлов зависит от рН почвенного раствора, содержания органических веществ в почве и концентрации других ионов.

Основная часть высших растений повреждается избыточным содержанием тяжелых металлов. Однако многие растения способны накапливать в основном в надземных органах большие количества тяжелых металлов, мно-

гократно превышающие их концентрации в почве. Эти растения так и называются растениями-аккумуляторами, которые в процессе эволюции, произрастая на почвах геохимических аномалий, сформировали конститутивные механизмы устойчивости к тяжелым металлам, что позволяет им аккумулировать токсичные элементы в метаболически инертных органах и органеллах или включать их в хелаты и тем самым переводить в физиологически безопасные формы. Подобные виды растений начинают активно использовать для разработки технологий биологической очистки, загрязненных территорий.

В основе токсического действия тяжелых металлов лежит их способность связываться с серосодержащими веществами и образовывать с ними прочные соединения. Одним из наиболее распространенных отрицательных эффектов тяжелых металлов является их взаимодействие с SH-группами белков, что приводит к инактивации ферментов и изменению других биологических свойств макромолекул и сопровождается нарушением клеточного метаболизма и физиологических процессов. В настоящее время известно более 100 ферментов, инактивирующихся тяжелыми металлами. Являясь конкурентами микроэлементам, тяжелые металлы инактивируют многие процессы, особенно окислительно-восстановительные.

Наиболее общие проявления действия тяжелых металлов на растения – это ингибирование фотосинтеза, нарушение транспорта ассимилятов и минерального питания, изменение водного и гормонального статусов организма и торможение роста. Тяжелые металлы ингибируют фотосинтез, нарушая ультраструктуру хлоропластов, тормозя синтез фотосинтетических ферментов и снижая количество хлорофилла, пластохинона и каротиноидов, вызывая дефицит CO_2 из-за закрывания устьиц. Типичным результатом действия кадмия и ряда других тяжелых металлов является уменьшение содержания хлорофилла, причем концентрация хлорофилла *b* снижается сильнее, чем хлорофилла *a*. Это действие кадмия является следствием как торможения синтеза хлорофилла, так и его деградации. В присутствии таких тяжелых металлов, как *Cu*, *Pb* снижается активность ключевых ферментов фотосинтеза РубФ-карбоксилазы и ФЕП-карбоксилазы. Кроме того, ингибируется активность карбоангидразы при действии повышенных концентраций кадмия. Тяжелые металлы влияют и на световую фазу фотосинтеза, нарушая транспорт электронов, преимущественно связанный с фотосистемой II, что обусловлено изменением структуры тилакоидных мембран, нарушением синтеза пластохинона и снижением активности ферредоксин-НАДФ⁺-оксидоредуктазы.

Выявлены биологические особенности древесных растений по накоплению кадмия, свинца, алюминия и железа. Динамика и величина накопления металлов листьями древесных растений зависят от метеорологических пока-

зателей сезона вегетации. При повышенной влажности древесные растения увеличивают уровень накопления металлов во всех зонах загрязнения в 1,5–13 раз. Использование сточных вод, загрязнение почвы и воды различными бытовыми и промышленными отходами также приводят к накоплению тяжелых металлов, ухудшающих плодородие почвы в результате разрушения ее почвенного поглощающего комплекса. Тяжелые металлы сильно подавляют рост растений, а накопление их в больших количествах в сельскохозяйственных продуктах делает последние непригодными для питания человека.

Под действием тяжелых металлов нарушается водный статус растения. Замечено, что многие растения в промышленных районах характеризуются меньшей оводненностью тканей и пониженной интенсивностью транспирации, что нарушает тепловой режим листа. Изменение водного статуса растения является следствием многих причин: понижения эффективности осморегуляции, уменьшения эластичности клеточных стенок, нарушения водопоглотительной способности корня. Водопоглотительная способность корня падает вследствие ингибирования формирования новых боковых корней и корневых волосков, замедления линейного роста корня, снижения контакта корневой системы с почвой, торможения транспорта ассимилятов из побегов в корневую систему. Кроме этого, ускоряется отмирание кончика корня, возрастает лигнификация и суберинизация клеток, увеличивается содержание АБК, вызывающей закрытие устьиц.

Тяжелые металлы в большинстве случаев ингибируют поглощение клетками корня как катионов, так и анионов. Торможение поглощения макро- и микроэлементов может быть обусловлено конкуренцией с тяжелыми металлами за переносчики. Другой причиной нарушения ионного гомеостаза в клетках является отток ионов (например, калия) из корней вследствие изменения под действием тяжелых металлов активности мембранных ферментов и повреждения мембран. У разных растений реакция может быть крайне неодинаковой. Так, аккумуляция меди снижалась в присутствии кадмия в корнях райграса, кукурузы, капусты и клевера, но увеличивалась в корнях риса и не изменялась в корнях тыквы и огурца.

Наиболее чувствителен к действию тяжелых металлов рост. Причем рост корня более чувствителен, чем рост побега. Кадмий и свинец сильнее ингибируют рост главного корня проростка, чем образование боковых корней, в результате корневая система приобретает компактную форму. Наиболее устойчиво к тяжелым металлам прорастание семян, что обусловлено низкой проницаемостью для них семенной кожуры. Ингибирование роста тяжелыми металлами является следствием снижения скорости как деления, так и

растяжения клеток. В основе этого явления могут быть уменьшение оводненности тканей, удлинение митотического цикла, нарушение эластичности клеточных стенок и формирования микротрубочек.

Таким образом, практически все физиологические процессы в растении подвержены негативному действию тяжелых металлов. Тем не менее растения способны расти и на загрязненных тяжелыми металлами территориях, используя специальные адаптивные механизмы.

Растения выработали целый ряд приспособительных механизмов, защищающих клеточный метаболизм от присутствующих в окружающей среде тяжелых металлов. Эти механизмы включают: связывание тяжелых металлов клеточной стенкой и выделяемыми клеткой веществами (экссудатами); снижение поступления в клетку тяжелых металлов и выброс их из цитоплазмы в апопласт; хелатирование в цитоплазме пептидами и белками; репарацию поврежденных белков и компартментацию металлов в вакуоли с помощью переносчиков тонопласта.

Связывание тяжелых металлов стенками клеток корня – первый рубеж «обороны» от присутствующих в почвенном растворе металлов. Цель этого механизма – снизить проникновение тяжелых металлов в протопласт. Подобный механизм функционирует, например, у толерантной к тяжелым металлам смолевки обыкновенной, которая аккумулирует их в клеточных стенках эпидермы за счет связывания с белками ли силикатами.

Выделяемая клетками и покрывающая поверхность корня слизь ограничивает проникновение тяжелых металлов в клетки, т.е. выполняет барьерную функцию. Тяжелые металлы связываются с карбоксильными группами уроновых кислот слизи.

Иногда выделяемые в почву экссудаты корней могут содержать гистидин, цитрат и другие хелаторы тяжелых металлов. Подобный механизм используется при детоксикации такого легкого металла, как алюминий. Интересно, что в данном случае у растений, например, гречихи в корнях образуется щавелевая кислота, которая не выбрасывается наружу, а поступает в листья, где алюминий аккумулируется в виде нетоксичного оксалата алюминия.

Необходимо уделять внимание переработке сточных вод и строго следить за тем, чтобы в канализацию не сбрасывались промышленные отходы, нефтепродукты.

11 ИММУНИТЕТ РАСТЕНИЙ К ИНФЕКЦИОННЫМ БОЛЕЗНЯМ

Иммунитетом называется невосприимчивость (устойчивость) организма к инфекционной болезни при контакте с ее возбудителем и наличии условий, способствующих заражению. Например, хвойные породы никогда не поражаются мучнистой росой, а лиственные – болезнями типа шютте. Ель абсолютно невосприимчива к ржавчине побегов, а сосна – к ржавчине шишек. Такой абсолютный иммунитет обусловлен биологическим несоответствием этих растений свойствам и требованиям возбудителей данных болезней. Чаще всего он объясняется неспособностью патогена проникнуть в растение и развиваться в нем даже при самых благоприятных внешних условиях. Степень устойчивости растений к болезням может быть различной: от весьма высокой (близкой к полной невосприимчивости) до очень низкой.

У растений различают неспецифический и специфический иммунитет. Неспецифическим (или видовым) иммунитетом называется устойчивость определенного вида растений к тем возбудителям, которые вообще неспособны поражать этот вид. Неспецифический иммунитет обеспечивает недоступность растения для основной массы сапротрофной и патогенной микрофлоры, населяющей среду обитания этих растений. Специфическим, (или сортовым) иммунитетом называется устойчивость отдельных сортов или форм какого-либо вида растений к возбудителям, способным поражать этот вид.

Различают также иммунитет врожденный (естественный) и приобретенный (искусственный). Врожденным иммунитетом называется наследственная невосприимчивость к болезни, сформировавшаяся в результате длительной совместной эволюции (филогенеза) растения-хозяина и патогена или направленной селекции. Приобретенным иммунитетом называют устойчивость к болезни, приобретаемую растением в процессе его индивидуального развития (онтогенеза) под влиянием определенных внешних факторов или в результате перенесения данной болезни. Приобретенный иммунитет не передается по наследству.

Устойчивость растений (обычно какого-либо сорта) лишь к определенным физиологическим расам патогена называют вертикальной, а ту или иную степень устойчивости ко всем расам данного патогена – горизонтальной. Устойчивость какого-либо вида или сорта растений одновременно к нескольким болезням называют групповой или комплексной устойчивостью.

Врожденный иммунитет растений бывает пассивным и активным. Пассивный иммунитет, или аксения, – это устойчивость к болезни, которая обеспечивается свойствами, проявляющимися у растений независимо от угрозы

заражения. Таким образом, свойства, обуславливающие пассивный иммунитет, не являются защитными реакциями растения на нападение патогена.

Активный иммунитет – это устойчивость к болезни, которая обеспечивается свойствами растений, проявляющимися у них только в случае нападения патогена, т. е. в виде защитных реакций растения-хозяина на внедрение возбудителя.

Пассивный иммунитет может быть связан с особенностями формы и анатомического строения растений или с их функционально-физиологическими и биохимическими особенностями. Свойства растений, обуславливающие пассивный иммунитет, – это, как правило, проявления горизонтальной устойчивости. Они весьма многочисленны, разнообразны и могут быть объединены в две основные группы: анатомо-морфологические и физиолого-биохимические.

Защитные приспособления растений, выражающиеся в особенностях их формы или строения, широко распространены в природе и играют важную роль в естественном иммунитете растений. Эти особенности растений в основном препятствуют заражению, не давая возможности возбудителю болезни прорасти и проникнуть внутрь растения. Иногда они повышают устойчивость растений, препятствуя распространению паразита в тканях хозяина, если заражение уже осуществилось. Иммунитет, основанный на анатомических или морфологических особенностях растений, называют также структурным.

Анатомо-морфологическими факторами пассивного иммунитета могут служить раскидистая форма кроны, малое количество и особое строение устьиц, закрытый тип цветка, наличие на поверхности поражаемых органов густого опушения или воскового налета, толстая кутикула или пробковый слой, мощное развитие склеренхимной ткани и другие особенности строения.

При рыхлой, раскидистой форме куста или кроны в нее беспрепятственно проникают прямые солнечные лучи, она лучше проветривается, в ней почти не задерживается влага, вследствие чего создается неблагоприятный микроклимат для сохранения инфекционного начала возбудителей болезней, прорастания спор фитопатогенных грибов. Поэтому при прочих равных условиях деревья и кустарники с такой кроной меньше поражаются болезнями, чем деревья с густой, компактной кроной.

Количество и размеры устьиц и чечевичек, форма устьичной щели могут быть факторами устойчивости растений против патогенов, проникающих в растение через эти естественные ходы. Чем меньшее число устьиц и чечевичек приходится на единицу поверхности поражаемых органов, чем меньше устьичные щели, тем меньше у патогена шансов на заражение, тем выше устойчивость растения.

Строение цветка и характер цветения могут определять устойчивость или восприимчивость растений к заболеваниям, возбудители которых внедряются через рыльца, нектарники и другие части цветков. Виды и сорта растений, характеризующиеся закрытым типом цветения, обычно поражаются такими болезнями меньше, чем виды или сорта с открытым цветением.

Неблагоприятные условия для прорастания спор грибов создаются при наличии на хвое, листьях, плодах воскового налета, или обильного опушения, так как это делает их несмачиваемыми. Например, сизые («голубые») формы некоторых хвойных пород, хвоя которых покрыта восковым налетом, как правило, более устойчивы к шютте и ржавчине по сравнению с обычными формами.

Устойчивость некоторых видов и сортов растений к заражению грибами, которые внедряются непосредственно через кутикулу, часто обуславливается большей, чем у восприимчивых видов, толщиной кутикулярного слоя. Так, у сильно поражаемого ржавчиной вида барбариса *Berberis dictyophylla* общая толщина кутикулы и наружной стенки эпидермиса составляет 0,82 мкм, а у невосприимчивого *Berberis thunbergii* – 1,57 мкм, т.е. она почти вдвое больше. С этим фактором связана и возрастная устойчивость листьев и побегов дуба к мучнистой росе. Молодые растущие листья, имеющие тонкую, нежную кутикулу, сильно поражаются мучнистой росой. По мере увеличения толщины и прочности кутикулярного слоя повышается и устойчивость листьев. Листья же, закончившие рост, практически невосприимчивы к болезни. Таковую же защитную роль играет одревеснение побегов. Кутикула может служить для патогенов не только механическим, но и химическим барьером, так как содержащиеся в ней воск и кутин обладают фунгицидными свойствами.

Важным фактором устойчивости могут быть анатомические особенности и физико-механические свойства внутренних тканей растений: более плотная паренхимная ткань, мощное развитие склеренхимы и расположение ее в периферической части стебля или вокруг сосудисто-проводящих пучков препятствуют распространению и нормальному развитию патогена внутри растения. Так, устойчивые (или выносливые) к корневой губке экземпляры сосны в очагах болезни обычно характеризуются большей толщиной годовичных слоев и стенок трахеид, более высоким процентом поздней древесины и другими особенностями. Исследования показали, что утолщение клеточных стенок в древесине устойчивых сосен обусловлено повышенным содержанием в них гемицеллюлозы и лигнина.

К группе физиолого-биохимических факторов пассивного иммунитета относятся специфические особенности обмена веществ растений, высокое

содержание или определенный качественный состав углеводов, белков и продуктов их распада, наличие в клетках растений веществ, выполняющих защитную роль, физико-химические особенности тканей, некоторые функциональные особенности растений.

Устойчивость растения к болезни может быть связана с отсутствием в его тканях необходимых для возбудителя элементов питания или физиологически активных веществ, несоответствием обмена веществ растения-хозяина обмену веществ патогена, угнетением патогена токсичными продуктами метаболизма растения, другими неблагоприятными для патогена факторами.

Одним из важнейших факторов устойчивости к инфекционным болезням является неблагоприятный для патогенов характер углеводного и белкового обмена растений. Устойчивость, связанная с этим фактором, в значительной мере зависит от типа питания патогена, степени его паразитической активности и специализации. Так, растения, устойчивые к некротрофам (факультативным паразитам и факультативным сапротрофам), обычно характеризуются более высоким общим содержанием углеводов по сравнению с восприимчивыми. Это установлено, например, для вязов, устойчивых к голландской болезни. Качественный состав углеводов в этом случае не имеет большого значения, поскольку некротрофы обладают богатым ассортиментом гидролитических ферментов, в том числе карбогидраз. На устойчивость же растений к узкоспециализированным биотрофам, имеющим ограниченный набор ферментов, в большей степени влияет качественный состав углеводов в тканях растения-хозяина. В то же время к облигатным паразитам особенно восприимчивы наиболее жизнеспособные и, хорошо развитые растения, характеризующиеся активным течением процессов фотосинтеза и, следовательно, высоким общим содержанием углеводов в их тканях.

Фактором устойчивости растений к факультативным паразитам может служить высокое содержание в тканях белков и промежуточных продуктов белкового обмена. Устойчивость же к облигатным паразитам определяется в основном качественными особенностями белкового комплекса растений, несходством строения белков растения-хозяина и патогена, отсутствием в тканях растения белковых соединений, доступных для питания патогена.

Наличие в тканях растений определенных аминокислот, токсичных для паразита (или, наоборот, отсутствие аминокислот; необходимых для его жизнедеятельности), высокое содержание токсичных продуктов распада белков - аммиака и мочевины - также могут обеспечивать устойчивость растений к инфекционным болезням.

Среди химических соединений, обуславливающих устойчивость растений, большое значение имеют фенолы, алкалоиды, эфирные масла, пигмен-

ты, смолы, терпены, дубильные и другие вещества. Некоторые из них сами по себе токсичны для паразитов и наличие их в растении служит как бы «химическим барьером», препятствующим заражению. Защитная роль других веществ более сложна и связана с их активным участием в биохимических реакциях клетки, ведущих к образованию токсичных соединений. В тех случаях, когда подобные реакции происходят под влиянием возбудителя, их следует рассматривать уже как защитные реакции активного иммунитета.

Одним из факторов устойчивости сосны к корневой губке является содержание в древесине веществ фенольной природы (в частности, резорцина), оказывающих на гриб сильное ингибирующее и токсическое действие. Доказана также связь устойчивости луба у ели к распространению корневой губки с содержанием в нем фенольных соединений.

Антибиотические вещества, свойственные определенным видам высших растений и всегда содержащиеся в их тканях, называют фитонцидами. Фитонциды обуславливают неспецифический иммунитет растений к сапротрофным микроорганизмам, сдерживая процесс их приспособления к обмену веществ растений-хозяев. В некоторых случаях фитонциды могут служить одним из факторов устойчивости растений к факультативным паразитам, однако их роль в комплексе защитных средств растений невелика. В иммунитете растений к облигатным паразитам и факультативным сапротрофам фитонциды не имеют значения, хотя и могут в какой-то мере препятствовать прорастанию спор патогена, его внедрению в растение.

Определенную роль в пассивном иммунитете растений к фитопатогенным организмам играют такие физико-химические показатели растительных клеток, как проницаемость цитоплазмы, осмотическое давление и кислотность клеточного сока.

Устойчивость к внедрению патогенов может быть обусловлена некоторыми функциональными особенностями растений, например суточным ритмом движений устьиц, характером прорастания семян, способностью к интенсивному образованию каллюса, быстрому заживлению ран и др. Что касается проявлений активного иммунитета, то они носят характер специфических защитных реакций растения, возникающих в ответ на заражение, которые могут быть направлены на подавление самого возбудителя болезни, разрушение и обезвреживание его выделений или на восстановление нарушенных болезнью физиологических функций и обмена веществ пораженного растения. Различают антиинфекционные и антитоксические защитные реакции растений (однако между ними не всегда можно провести четкую грань).

Антиинфекционные защитные реакции направлены непосредственно против патогена. Они препятствуют распространению паразита в тканях рас-

тения, подавляют его развитие, приводят к его локализации и гибели. Примерами таких реакций могут служить реакция сверхчувствительности, явление фагоцитоза, синтез фитоалексинов.

Реакция сверхчувствительности, возникающая в ответ на внедрение патогена, наиболее ярко проявляется при заражении растений облигатными паразитами, которые характеризуются биотрофным типом питания, например ржавчинными и мучнисторосяными грибами, вирусами, микоплазмами. Суть этой реакции заключается в быстром отмирании клеток устойчивого растения в местах внедрения возбудителя. Оказавшись в зоне мертвой ткани, паразит-биотроф локализуется в ней, лишается питания и погибает.

Фитоалексины – особые липидоподобные защитные вещества, которые, как и фитонциды, обладают антибиотическим действием. Они задерживают развитие возбудителей болезни или подавляют синтез патогенами ферментов и токсинов. Однако в отличие от фитонцидов, фитоалексины в здоровых тканях отсутствуют и образуются только в случае заражения растений микроорганизмами. В очень малых количествах (следы) они обнаруживаются также при механическом повреждении тканей. Фитоалексины вырабатываются зараженным или поврежденным растением в результате взаимодействия метаболитов патогена и метаболитов растения-хозяина, причем образование фитоалексинов может быть вызвано не только паразитирующими на данном растении видами возбудителей, но и не патогенными для него микроорганизмами. Растениям определенного рода или вида свойственны определенные фитоалексины. Характерно, что фитоалексины продуцируются как устойчивыми, так и восприимчивыми к патогену формами и сортами растений. Степень устойчивости (или восприимчивости) определяется в этом случае количеством фитоалексинов и скоростью их накопления в тканях зараженного растения. Устойчивые растения могут вырабатывать в 2–3 раза больше фитоалексинов, чем восприимчивые.

Антитоксические защитные реакции растений направлены главным образом на обезвреживание ферментов, токсинов и других вредных продуктов жизнедеятельности патогенов. К реакциям этого типа можно отнести перестройку и активизацию ферментных систем растения-хозяина, образование механических барьеров и др. Повышение устойчивости растений к болезням может быть достигнуто некоторыми агротехническими приемами, основанными на биологических закономерностях. Большое иммунологическое значение имеет явление генетической разнокачественности тканей, органов, семян, открытое И. В. Мичуриным. Установлено, что семена льна в коробочках, находящихся в разных местах стебля, неравномерно созревают и при прорастании дают растения, отличающиеся различной поражаемостью бо-

лезнями. Семена, собранные из коробочек верхушки главного стебля, раньше созревают и дают растения, слабо поражающиеся основными болезнями льна — бактериозом, антракнозом, фузариозом. Семена, находящиеся на ветвях второго порядка и ниже, сильнее поражаются и дают растения, более восприимчивые к указанным болезням. Результатом этих исследований явился агроприем — двойной обмолот льна, т. е. сначала вымолачивают семена из ранозревающих коробочек, а затем из остальных. Этим приемом можно значительно повысить устойчивость к болезням даже восприимчивого сорта. Иммунологическое значение имеет разнокачественность початков и семян кукурузы. Семена из початков разных ярусов и из разных частей початка различаются по ряду признаков и в том числе по поражаемости их болезнями и по устойчивости к болезням выросших из них растений. Початки верхнего яруса отличаются наибольшей устойчивостью к фузариозу и бактериозу. В пределах початка наименьшей поражаемостью характеризуются зерновки из средней части. Выросшие из таких семян растения отличаются повышенной болезнеустойчивостью. Поэтому использование для посева верхних початков, а в пределах початка его средней части (удаление верхушки и основания) будет способствовать повышению болезнеустойчивости и улучшению сорта кукурузы. Разнокачественность тканей встречается у многих растений и, в частности, у корнеплода свеклы. Наибольшей стойкостью к заражению грибом — *Botrytis cinerea* Pers. и другим возбудителям кагатной гнили обладают ткани головки корня, а наибольшей восприимчивостью к загниванию отличается хвостовая и центральная часть нижней половины корнеплода.

И. В. Мичурин считал, что вопрос питания играет большую роль в формировании устойчивости к заболеваниям. Он рекомендовал избегать избыточного внесения органических удобрений в почву. Если в почве избыток азота, растения изнеживаются, их корневая система развивается поверхностно, ткани приобретают более рыхлое строение, облегчающее проникновение паразита.

Установлено, что при помощи удобрений можно вмешиваться в сложившиеся взаимосвязи между паразитом и растением-хозяином и повышать устойчивость к заболеваниям.

В литературе описаны факты, когда воспитание гибридов, повышающее устойчивость растений к болезням, наследственно закреплялось. Например, в опытах О. Н. Войтчиной внекорневая подкормка смесью солей кальция, фосфора, калия, а также опрыскивание раствором поваренной соли повышали устойчивость гибридных растений пшеницы к бурой ржавчине, в дальнейшем это свойство устойчивости передалось следующему поколению.

В настоящее время защита растений от патогенов рассматривается как комплексное явление, включающее механизмы конституционные (присутствовавшие в тканях хозяина до инфекции) и индуцированные (возникшие в ответ на контакт с паразитом или с его выделениями). Конституционные механизмы включают: 1) особенности клеток и тканей, обеспечивающие механический барьер для проникновения инфекции; 2) способность выделять антибиотические вещества; 3) создание в тканях недостатка важных веществ для роста и развития паразита. Индуцированные механизмы устойчивости характеризуются реакцией растения на инфекцию через: 1) усиление дыхания и энергетического обмена; 2) накопление веществ, обеспечивающих общую неспецифическую устойчивость (фитонциды, фенолы и продукты их окисления); 3) создание дополнительных механических барьеров; 4) возникновение реакции сверхчувствительности; 5) быстрый синтез низкомолекулярных защитных веществ – фитоалексинов. Общая стратегия защиты растения состоит в недопущении действия паразита на свои клетки или в локализации инфекции и гибели паразита.

Основной причиной потери высшими растениями устойчивости к тем или иным заболеваниям считалась широкая изменчивость грибов – возбудителей болезней, появление среди них новых, более агрессивных рас. Поэтому исследователи акцентировали внимание на возбудителях болезней и недооценивали роль растения-хозяина и условий внешней среды, определяющих их взаимоотношения.

Для преодоления вредоносности черного рака плодовые и фитопатологи должны готовить растение, начиная с выращивания саженца в питомнике и использовать все агротехнические приемы, обеспечивающие плодovому дереву здоровье.

Как известно, яблони, выращенные прививкой на месте, без пересадки семенного подвоя, отличаются наибольшей устойчивостью к черному раку, урожайностью и долговечностью. И. В. Мичурин по этому поводу писал: «Другая картина получается, если деревцо вырастет из семени и разовьется без излишнего вмешательства человека, выработает в сложении своего организма самодеятельность всех своих частей в борьбе за существование, под постоянным воздействием влияния местных климатических и почвенных условий. Тогда оно будет и долговечно и здорово» (И. В. Мичурин. Сочинения, т. IV, стр. 556, 1948). Вместе с тем некоторые плодовые являются противниками беспересадочного метода выращивания яблоневых садов главным образом из-за высоких деревьев, что затрудняет уборку урожая, обрезку и другие агротехнические приемы. Этот довод безусловно заслуживает внимания. Однако рослость дерева в значительной мере подчи-

нена человеку. Зная, что прививка на месте, без пересадки семенного подвоя, способствует мощному разрастанию кроны, можно подбирать для прививки на месте только слаборослые сорта, преимущественно с раскидистой или шаровидной кроной (Ренет Симиренко, Вагнера призовое, Пепин лондонский и др.).

Выведение новых сортов и форм, устойчивых к черному раку, более частая их смена, подбор лучших подвоев, использование совершенных приемов агротехники – все это также необходимо. Однако не следует забывать, что в данном случае приходится иметь дело с многолетними древесными культурами.

Инфицирование возбудителями разных болезней является распространенным стрессовым воздействием, вызывающим обычно каскад метаболических изменений, которые можно суммировать как мультикомпонентные ответы. Они включают накопление полисахаров, фенолов, лигнина, суберина, фитоалексинов и фитонцидов и ферментов, участвующих в их синтезе, гидроксипролинбогатых белков, индукцию синтеза и увеличения уровня так называемых «pathogenesis-related» – белков, в частности, хитиназ, глюканаз, ингибиторов протеиназ, других стрессовых белков, например, пероксидаз.

Довольно сложно бывает оценить долю вклада тех или иных механизмов в защите растений, понять их сущность, вычленив для изучения изменение скорости какого-либо процесса или содержания конкретного соединения, поскольку тот или иной исход взаимодействия «партнеров», относящихся к различным таксонам, базируется на сложном и динамичном взаимодействии многих факторов как со стороны растения-хозяина, так и патогена. Поэтому неудивительно, что один признак недостаточен, чтобы судить об уровне устойчивости растений к патогену, который достигается совокупным или последовательным включением нескольких механизмов, часто разных в зависимости от природы фитопатогена и растения-хозяина.

Тем не менее, следует специально отметить, что изменение интенсивности синтеза и уровня большинства перечисленных компонентов целой системы ответов скорее всего можно отнести к неспецифическим реакциям, поскольку они индуцируются патогенами разной природы и не только патогенами, но часто и поранением, химическими агентами, температурным шоком, эндогенными регуляторами роста, что и обсуждается в большинстве процитированных выше работ. Следовательно, рассматривая механизмы активных защитных реакций растений, вовлекающихся в формирование устойчивости к заражению, скорее всего, можно говорить о развитии устойчивости к фитопатогенам как к частному случаю из разнообразных стрессовых факторов.

Центральным звеном в регуляции формирования ответных реакций растительных организмов на инфицирование, вероятно, является гормональная система, причем в этом случае имеет место сложная картина активного взаимовлияния гормональных систем двух партнеров, определяющего характер развития защитных механизмов растений к фитопатогенам и развития механизмов фитопатогенов для обеспечения их успешного паразитирования. Об этом свидетельствуют, с одной стороны, исследования по анализу баланса эндогенных гормонов больного растения и влиянию экзогенных фитогормонов на различные процессы метаболизма растительных клеток, вовлекающихся в защиту от патогенов, работы по оценке способности грибных патогенов синтезировать вещества фитогормональной природы и динамики их содержания в процессе жизненного цикла, с другой стороны.

Чаще всего активация механизмов устойчивости связана с индукцией или усилением экспрессии генов белков, задействованных в системе ответа растений на патоген. Одной из наиболее изученных систем защиты растений является синтез и накопление фитоалексинов, образующихся в ответ на заражение фитопатогенами, механическое поранение и действие элиситоров. Это производные метаболизма фенилпропаноидов. К этой группе соединений относятся сесквитерпеноиды, изофлавоноиды, дигидрофенантрены и др. Вероятно, основным механизмом контроля синтеза и содержания фитоалексинов является регуляция их биогенеза за счет индукции или подавления активности ферментов. Фитоалексины ингибируют рост грибных клеток, возможно, за счет нарушения целостности их цитоплазматических мембран.

Инфицирование, обработка этиленом и элиситорами также вызывают усиление активности ферментов, участвующих в модификации клеточных стенок растений – ФАЛ, пероксидаз, полифенолоксидаз. Они участвуют в образовании фенолов и полифенолов, которые, связываясь со структурными белками клеточных стенок растений, укрепляют их. Важная роль в укреплении барьерных свойств клеточных стенок принадлежит ассоциированным с растительными клеточными стенками анионным пероксидазам, которые задействованы в синтезе лигнина и суберина.

На данный момент большое внимание уделяется биологическому методу защиты. Экологическое преимущество биологической борьбы с вредными организмами состоит в том, что она позволяет снижать или при определенных условиях полностью отказаться от применения химических средств защиты растений.

Для борьбы с вредными организмами широко используется явление антагонизма между полезными и вредными микроорганизмами, особенно в почве. Их состав и численность зависят от свойств почвы: влажности, темпе-

ратуры, содержания воздуха, органических веществ. Как уже было отмечено ранее, обогащение почвы полезными видами микроорганизмов достигается путем качественного и своевременного проведения ряда агротехнических приемов: рыхления, зяблевой вспашки, внесения удобрений, правильного чередования культур в севообороте и др. Все виды возбудителей болезней растений подвергаются естественному биологическому контролю со стороны микроорганизмов, всегда присутствующих в окружающей среде. Микроорганизмы, в частности грибы, актиномицеты и бактерии, в той или иной мере проявляющие антагонизм по отношению к фитопатогенам, широко распространены в природе. Антагонизм может проявляться в различных формах: продуцировании антибиотиков и других веществ, угнетающих жизнедеятельность фитопатогенов, конкуренции за питательный субстрат, паразитизме и гиперпаразитизме. Большинство антагонистов обладает не одним, а несколькими типами антагонистической активности. Высокая антигрибная активность одного из видов почвенных бактерий из рода *Pseudomonas* послужила поводом для названия этого вида - *Pseudomonas mусophaga*, т. е. «пожирающая грибы». Обнаружены активные антагонисты патогенов и среди других видов рода *Pseudomonas*. Из видов рода *Bacillus* первое место по антагонистической активности и степени изученности занимает бактерия *Bacillus subtilis*. Кессел показал, что некоторые бактерии филлосферы картофеля, особенно *Pseudomonas fluorescens* и *Bacillus* sp., оказывали значительное супрессивное воздействие на *P. infestans*. Глулов (Glulow, 1995) обнаружил бактерии – антагонисты в клубнесфере картофеля, большинство из них также были флуоресцентными псевдомонадами. Опрыскивание растений суспензиями этих бактерий 2 раза в неделю при значительной влажности полностью предотвратило фитофтороз, однако при сухой почве защитный эффект не наблюдали. Во влажном компосте по мере увеличения концентрации антагонистических бактерий устойчивость клубней возрастала. Некоторые штаммы псевдомонад увеличивают содержание лигнина в корнях, активность пероксидазы и продукцию перекиси водорода. Указанное обстоятельство дало основание предположить, что одним из механизмов, с помощью которых псевдомонады влияют на болезни корней, является активированная ими устойчивость растений. Последнее согласуется с тем обстоятельством, что такие хелаторы железа, как фузариговая, никотиновая и салициловая кислоты также обладают способностью индуцировать устойчивость стеблей и листьев. В настоящее время имеются доказательства эффективности псевдомонад и их метаболитов в качестве активаторов системной устойчивости растений к различным группам патогенов: грибам (Меега et al., 1992), бактериям (Liu et al., 1993), вирусам. Применение биологических препаратов регламентируется

списком разрешенных средств защиты растений. В настоящее время в РФ зарегистрированы для применения на картофеле биофунгициды на основе двух видов бактерий *Pseudomonas* и одного вида *Bacillus*. В зависимости от целевого объекта рекомендуется наносить препараты на клубни перед посадкой (для снижения вредоносности ризоктониоза, фузариоза, бактериальных болезней) или опрыскивать вегетирующие растения картофеля (для снижения вредоносности фитофтороза, альтернариоза).

Индукцированная устойчивость возникает в растениях при контакте с патогеном или иным агентом и, чаще всего, связана с изменениями в экспрессии генов, шторы кодируют белки, обеспечивающие защиту от патогенов. Так, предпосадочная обработка клубней, а также опрыскивание ботвы картофеля микродозами меди, повышают устойчивость растений к фитофторозу. Кроме меди, устойчивость картофеля к фитофторозу повышают бор и марганец.

Как уже было отмечено ранее, к активаторам устойчивости относят салициловую кислоту, арахидоновую и 2,6 дихлороизоникотиновые кислоты, хитозаны и др. Подобным действием обладают некоторые метаболиты приведенных выше штаммов бактерий *Bacillus subtilis*, а также *Pseudomonas fluorescens* и *Pseudomonas aurofaciens* (Kuznetsova et al., 1996).

Препараты, содержащие живые бактерии, нельзя применять в схеме чередования с медьсодержащими фунгицидами, которые обладают бактерицидной активностью. Поэтому понимание механизмов формирования устойчивости растений к абиотическим факторам, знание степени резистентности сельскохозяйственных культур к повреждающим факторам среды, владение методами оценки устойчивости растений к стрессовым факторам необходимо агрономам для разработки агротехнических мероприятий для получения высоких урожаев.

12 ДЕЙСТВИЕ РАДИАЦИИ НА РАСТЕНИЯ

В наш атомный век, когда возникла и еще не снята угроза ядерной войны, век бурного развития атомной энергетики и мирного использования атомной энергии, проблема действия ионизирующей радиации на живые организмы привлекает пристальное внимание.

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

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

Альфа- и бета-излучения состоят из потока атомных и субатомных частиц, которые передают свою энергетику всему, с чем сталкиваются. Биологи нередко называют эти частицы «внутренними излучателями», так как они обладают большим эффектом, оказавшись внутри или вблизи живой ткани. Каждый радиоактивный изотоп характеризуется определенной атомной массой и распадается с определенной скоростью, которая характеризуется периодом полураспада. Период полураспада — время, когда количество радиоактивного изотопа уменьшается в два раза. Эта величина постоянная для данного изотопа, она не зависит от факторов внешней среды.

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

Многочисленные исследования показали, что многие природные вещества, содержащиеся в воде, почве испускают ионизирующее излучение, которое образует так называемое фоновое излучение. Поскольку изотопы, испускающие это излучение, содержатся в окружающей среде в очень низких концентрациях, то и фоновое излучение очень слабое, и живые организмы к нему адаптированы.

Однако в результате развития ядерной энергетики, накопления ядерного оружия, его испытания, использования радиоактивных изотопов в науке и промышленности произошло (и продолжает происходить) локальное концентрирование источников ионизирующего излучения, появляются источники искусственной радиоактивности, способные дать ионизирующее излучение огромной энергии. Фактически человечество создало новый опасный экологический фактор, с которым современной цивилизации придётся существовать ещё очень долгое время. В связи с этим очень важно понимать механизмы действия ионизирующего излучения на живые организмы, в том числе и на растения, как на первое звено в трофической цепи биосферы.

Одна из самых удивительных особенностей действия ядерной радиации заключается в том, что радиационный эффект возникает при ничтожных количествах энергии, поглощенных облучаемым организмом. Доза облучения в 1000 рад (крад) эквивалентна тепловой энергии, способной повысить температуру тела человека лишь на тысячную долю градуса. Когда мы выпиваем стакан горячего чая, то вводим в организм энергию в виде тепла, примерно равную 1 крад. А доза в 1 крад ионизирующих излучений смертельна для большинства млекопитающих, включая и человека.

Лучевое поражение у растений проявляется в торможении и задержке роста, снижении урожайности, уменьшении репродуктивных свойств семян, клубней и корнеплодов. Тяжелое поражение приводит к полной остановке роста и гибели растений через несколько дней или недель после облучения.

Многочисленные исследования показали, что эффекты радиоактивного облучения в значительной степени зависят от радиочувствительности организмов, от вида радиации и от режима облучения, т.е. от распределения дозы во времени или от ее мощности. Е.И.Преображенская (1971) изучила радиочувствительность у 700 видов и сортов растений и разделила их по этому свойству на три больших группы: радиочувствительные, выдерживающие дозы облучения от 150 до 250 Гр, среднечувствительные – 250–1000 Гр и радиоустойчивые – более 1000 Гр. По современным представлениям радиоустойчивость-радиочувствительность определяется следующими основными факторами: а) объем и структурная организация генома; б) активность природных защитных и сенсibiliзирующих систем; в) уровень активности ферментов репарации; г) гетерогенность клеток и возможность репопуляции (Кузин, Каушанский, 1981).

Наиболее важной особенностью всех радиоактивных источников является их способность вызывать наследственные изменения – мутации.

Разные виды организмов сильно различаются по своей чувствительности к дозам облучения. Размеры повреждающего действия облучения на растения зависят от дозы и характера облучения. Наибольший вред причиняет внутреннее облучение растений, когда радиоактивное вещество – источник альфа – и бета-частиц – поступает внутрь растительного организма через корни и листья. При этом радиоактивные вещества действуют на отдельные молекулы, макромолекулы, субклеточные структуры, клетки, ткани, органы и целый растительный организм, вызывая нарушения физиологических и биохимических процессов. При этом процессы, обуславливающие синтез важных составных частей клеток, замедляются или прекращаются совсем в зависимости от дозы облучения.

Полагается, что в лучевом поражении клеток большую роль играют образующиеся при радиационном воздействии токсичные продукты окисления биосубстратов и ненасыщенных жирных кислот (радиотоксины). Образующиеся при облучении водорастворимые, а также липоидные радиотоксины взаимодействуют с генетическими структурами и мембранами и поэтому играют важную роль в развитии лучевого поражения клетки.

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

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

До достижения определённой интенсивности действие излучения на генетический материал приводит к разрыву хромосом, в результате чего образуются фрагменты, а затем и перекомбинации, вызывающие появление хромосомных перестроек. Радиоактивное излучение с более высокой энергии

приводит к прекращению митозов и сильному повреждению ядер. Радиочувствительность растительного организма изменяется в широком интервале доз облучения и зависит от его биологических особенностей, возраста, физиологического состояния, интенсивности обмена веществ. Основными параметрами, определяющими чувствительность клеток к действию радиоактивного облучения являются температура, парциальное давление кислорода, цикл деления, метаболическое состояние, её оводненность и интенсивность митозов. В пределах одного вида растений радиочувствительность может зависеть от изменения объема ядер в течение цикла развития растительного организма.

Реакция растений на определённую дозу облучения зависит от времени, за которое эта доза получена. Повреждения растений при остром облучении обычно наступают при меньших дозах, чем при хроническом облучении. При хроническом облучении важное значение имеет общая доза, накопленная за митотический цикл, на продолжительность которого, в свою очередь, влияет температура окружающей среды. При более высокой температуре клетки делятся быстрее, а при пониженной – медленнее. В зависимости от температуры изменяются длительность митотического цикла и общая доза хронического облучения.

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

Устойчивость растений к радиационному повреждению повышается с их возрастом. При облучении растений пшеницы в период всходов урожай снижается на 53 %, кущения – на 25 %, а облучение во время созревания не даёт эффекта. При облучении картофеля перед бутонизацией клубни не образуются, а при облучении в период цветения урожай снижается на 52 %.

Семена более устойчивы, чем целые растения. Наблюдается довольно тесная связь между радиочувствительностью сухих семян при остром облучении, объемом ядер клеток и числом хромосом при условии одинакового содержания в них воды. При облучении семян различных культур оказалось, что наиболее чувствительны к облучению семена крестоцветных, а более устойчивы семена овса, люпина, клевера.

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

Обобщая изложенное, можно сказать, что ионизирующая радиация прежде всего действует на генетический аппарат клеток растений. При этом у растений наблюдаются сильнейшие мутации, отмечаются интенсивный рост биомассы, несоразмерное увеличение плодов и другие явления. Но особенно опасно, когда радионуклиды накапливаются в плодах и семенах растений. Помимо этого облучение приводит к сильнейшему загрязнению почвы, которую нельзя использовать под сельскохозяйственные культуры довольно длительное время.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одной из главных причин снижения урожайности высокопродуктивных сельскохозяйственных растений является их недостаточная устойчивость к неблагоприятным факторам среды. Поэтому чрезвычайно важно знать основные показатели, которые могут характеризовать устойчивость растений к тем или иным неблагоприятным факторам среды. Важность такой постановки вопроса очевидна, так как ведение современного сельского хозяйства требует от специалистов знания не только теоретических основ проблемы, но и умения применять различные физиологические характеристики состояния растений в экстремальных условиях.

Для определения устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды используют разнообразные методы. Это в первую очередь визуальная диагностика состояния растений: высота растения, кустистость, темпы роста, формирование листового аппарата, окраска листьев. Как правило, такие показатели используют при прямых полевых или вегетационных методах выращивания. Однако трудоемкость и продолжительность прямых методов вызвали необходимость разработки лабораторных методов диагностики устойчивости растений. В основе этих методов лежат изменения физиологических и биохимических процессов, происходящих в растениях.

В зависимости от вида действующего фактора можно выделить такие показатели, как водоудерживающая способность растений, содержание свободной и связанной воды, эластичность и вязкость протоплазмы. Для определения засухоустойчивости растений применяют метод крахмальной пробы, определение выхода электролитов из тканей растений и содержания статолитного крахмала, устойчивость пигментного комплекса, скорость движения цитоплазмы.

При диагностике холодостойкости и морозоустойчивости используют содержание углеводов, активность фруктонозидазы, степень склерификации узла кущения, изменение электропроводности тканей, биопотенциалов и увеличение сродства к красителям.

Устойчивость к засолению можно определять по скорости прорастания семян в солевом растворе, а также использовать для этих целей такие показатели, как степень и скорость плазмолиза, «выцветания» хлорофилла, раскрытия устьиц, количество альбуминов, биохемилюминесценция, и другие показатели.

Применяя различные методы определения устойчивости растений, можно уже на ранних этапах роста и развития растений выявить возможность выращивания их в той или иной экологической среде.

В настоящее время теория и методология селекционного процесса, систем земледелия претерпевают глубокие качественные изменения, которые направлены на создание адаптивно-устойчивых сортов, адаптивно-ландшафтных систем земледелия, разработку агротехнических мероприятий, обеспечивающих реализацию и сохранение присущих сортам устойчивость и адаптивность к вредным организмам.

Ограничение и подавление болезней достигается при возделывании минимум двух иммунно-генетически различных сортов. Нецелесообразно производить резкую смену одного сорта на другой, имеющих иммунные отличия из-за опасности появления резистентных форм возбудителей. При этом устойчивость сорта следует сочетать с агротехническими приемами, подавляющими развитие болезней. Например, для поддержания сортов, устойчивых к вилту, их включают в фитосанитарные севообороты с люцерной по схеме: фитосанитарный предшественник два года (люцерна) – устойчивый сорт – выносливый сорт – фитосанитарные культуры (зерновые) – выносливый сорт – устойчивый сорт. Фитосанитарные культуры, входящие в севооборот, обеспечивают снижение общего инфекционного потенциал возбудителей в почве, а посев устойчивых, выносливых сортов стимулирует отбор менее агрессивных и вирулентных рас болезней и вредителей, предупреждая эпифитотии болезней.

Одним из важнейших мероприятий по сохранению сортами устойчивости к вредным организмам является также научно-обоснованная система внесения удобрений, сроков посева, семеноводства. Семенные участки должны размещаться на здоровых почвах по возможности в зонах слабого развития вредных организмов при соблюдении оптимальных технологических параметров. Тем самым создается фундаментальная предпосылка для комплексной устойчивости и выносливости растений к вредным организмам – фонд здоровых семян, а также присущая сорту устойчивость и выносливость ко всему комплексу биотических и абиотических стрессоров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кошкин Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур : учебник для вузов / Е. И. Кошкин. — М. : ДРОФА, 2010. — 638 с.
2. Кузнецов В. В. Физиология растений / В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. — М. : Абрис, 2011. — 784 с.
3. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений: учебник для вузов / Н. Н. Третьяков [и др.]; под ред. Н. Н. Третьякова. — М. : Колос, 2005. — 640 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
1 ХОЛОДОСТОЙКОСТЬ.....	9
2 ЗАМОРОЗКИ.....	11
3 МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ.....	12
4 ЗИМОСТОЙКОСТЬ.....	18
5 ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ.....	21
6 ЖАРОУСТОЙЧИВОСТЬ.....	27
7 СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ.....	30
8 УСТОЙЧИВОСТЬ К ПОЛЕГАНИЮ.....	33
9 ГАЗОУСТОЙЧИВОСТЬ.....	35
10 ЗАГРЯЗНЕНИЕ ПОЧВЫ И ВОДЫ.....	39
11 ИММУНИТЕТ РАСТЕНИЙ К ИНФЕКЦИОННЫМ БОЛЕЗНЯМ.....	43
12 ДЕЙСТВИЕ РАДИАЦИИ НА РАСТЕНИЯ.....	55
12 ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	60
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	62

Учебное издание

Федулов Юрий Петрович,
Котляров Владимир Владиславович,
Доценко Клавдия Александровна

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ
К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ ФАКТОРАМ
СРЕДЫ

Учебное пособие

В авторской редакции

Подписано в печать 20.02.2015. Формат 60×84¹/₁₆. Усл. печ. л. – 5,2.

Уч.-изд. л. – 4.

Тираж 100 экз. Заказ №

Типография Кубанского государственного
аграрного университета.

350044, г. Краснодар, ул. Калинина, 13