



МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО  
СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ  
РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН



ТАШКЕНТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ  
НИЗАМИ

ФАКУЛЬТЕТ “ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК”



Кафедра Ботаники

направлением методика преподавания биологии  
студентка 3-курса бакалавриата 303-группы  
Исабековой Мукаррамы

## КУРСОВАЯ РАБОТА

по предмету "Физиология растений"

На тему: *“Устойчивость растений к  
внешним факторам”*

“Допущено к защите”

Заведующий кафедрой “Ботаника”

\_\_\_\_\_ доц. Турсунбаева Г.С.

“ ” \_\_\_\_\_ 2015у.

Научный руководитель:

Доц. Кафедры “Ботаника”

О.Мамарахимов \_\_\_\_\_

М.Исабекова \_\_\_\_\_

Ташкент – 2015

## Содержание

### ВВЕДЕНИЕ

Границы приспособления и устойчивости

### ХОЛОДОСТОЙКОСТЬ РАСТЕНИЙ

Физиолого-биохимические изменения у теплолюбивых растений при пониженных положительных температурах.

Приспособление растений к низким положительным температурам.

### МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Замерзание растительных клеток и тканей и происходящие при этом процессы.

Условия и причины вымерзания растений.

Закаливание растений.

Способы повышения морозоустойчивости.

### ЗИМОСТОЙКОСТЬ РАСТЕНИЙ

Зимостойкость как устойчивость к комплексу неблагоприятных факторов перезимовки.

Выпревание, вымокание, гибель под ледяной коркой, выпирание, повреждение от зимней засухи.

### ЖАРОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Изменения обмена веществ, роста и развития растений при действии максимальных температур.

Диагностика жароустойчивости.

### ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Совместное действие недостатка влаги и высокой температуры на растение.

Особенности водообмена у ксерофитов и мезофитов.

Влияние на растения недостатка влаги.

Физиологические особенности засухоустойчивости сельскохозяйственных растений.

Предпосевное повышение жаро- и засухоустойчивости.

Повышение засухоустойчивости культурных растений.

Орошение как радикальное средство борьбы с засухой.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

## ВВЕДЕНИЕ

Приспособленность онтогенеза растений к условиям среды является результатом их эволюционного развития (изменчивости, наследственности, отбора). На протяжении филогенеза каждого вида растений в процессе эволюции выработались определенные потребности индивидуума к условиям существования и приспособленность к занимаемой им экологической нише. Влаголюбие и теневыносливость, жароустойчивость, холодоустойчивость и другие экологические особенности конкретных видов растений сформировались в ходе эволюции в результате длительного действия соответствующих условий. Так, теплолюбивые растения и растения короткого дня характерны для южных широт, менее требовательные к теплу и растения длинного дня — для северных. В природе в одном географическом регионе каждый вид растений занимает экологическую нишу, соответствующую его биологическим особенностям: влаголюбивые — ближе к водоемам, теневыносливые — под пологом леса и т. д. Наследственность растений формируется под влиянием определенных условий внешней среды. Важное значение имеют и внешние условия онтогенеза растений. В большинстве случаев растения и посевы (посадки) сельскохозяйственных культур, испытывая действие тех или иных неблагоприятных факторов, проявляют устойчивость к ним как результат приспособления к условиям существования, сложившимся исторически, что отмечал еще К. А. Тимирязев. Способность к эффективной защите от действия неблагоприятных абиотических и биотических факторов среды, устойчивость к ним возделываемых видов и сортов — обязательные свойства районированных в данном регионе сельскохозяйственных культур.

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.

### *Границы приспособления и устойчивости*

В естественных для вида природных условиях произрастания или возделывания растения в процессе своего роста и развития часто испытывают воздействие неблагоприятных факторов внешней среды, к которым относят температурные колебания, засуху, избыточное увлажнение, засоленность почвы и т. д. Каждое растение обладает способностью к адаптации в меняющихся условиях внешней среды в пределах, обусловленных его генотипом. Чем выше способность растения изменять метаболизм в соответствии с окружающей средой, тем шире норма реакции данного растения и лучше способность к адаптации. 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 физиологических процессов и функций может достигать критических уровней, не обеспечивающих реализацию генетической программы онтогенеза, нарушаются энергетический обмен, системы регуляции, белковый обмен и другие жизненно важные функции растительного организма. При воздействии на растение неблагоприятных факторов (стрессоров) в нем возникает напряженное состояние, отклонение от нормы — стресс.

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

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

### ХОЛОДОСТОЙКОСТЬ РАСТЕНИЙ

Устойчивость растений к низким температурам подразделяют на холодостойкость и морозостойкость. Под холодостойкостью понимают способность растений переносить положительные температуры несколько выше 0 °С. Холодостойкость свойственна растениям умеренной полосы (ячмень, овес, лен, вика и др.).

Тропические и субтропические растения повреждаются и отмирают при температурах от 0 до 10 °С (кофе, хлопчатник, огурец и др.). Для большинства же сельскохозяйственных растений низкие положительные температуры негубительны. Связано это с тем, что при охлаждении ферментативный аппарат растений не расстраивается, не снижается устойчивость к грибным заболеваниям и вообще не происходит заметных повреждений растений.

Степень холодостойкости разных растений неодинакова. Многие растения южных широт повреждаются холодом. При температуре 3 °С повреждаются огурец, хлопчатник, фасоль, кукуруза, баклажан. Устойчивость к холоду у сортов различна. Для характеристики холодостойкости растений используют понятие

температурный минимум, при

котором рост растений прекращается. Для большой группы сельскохозяйственных растений его величина составляет 4

°С. Однако многие растения имеют более высокое значение температурного минимума и соответственно они менее устойчивы к воздействию холода.

Накопление зеленой массы кукурузой не происходит при температуре ниже 10°С. Устойчивость растений к холоду зависит от периода

онтогенеза. Разные органы растений также различаются по устойчивости к холоду.

Так, цветки растений более



чувствительны, чем плоды и листья, а листья и корни чувствительнее стеблей.

Наиболее холодостойкими являются растения раннего срока посева.

Для сравнения рассмотрим особенности прорастания малоустойчивой к холоду кукурузы. При температуре 18—20 °С всходы у кукурузы появляются на 4-й день, а при 10—12 °С — только на 12-й день. О холодостойкости растений косвенно можно судить по показателю суммы биологических температур. Чем меньше эта величина, тем быстрее растения созревают и тем выше их устойчивость к холоду. Показатели суммы биологических температур соответствуют скороспелости растений: очень раннеспелые имеют сумму биологических температур 1200 °С, раннеспелые — 1200—1600, среднераннеспелые — 1600—2200, среднеспелые — 2200—2800, среднепозднеспелые — 2800—3400, позднеспелые — 3400-4000 °С.

*Физиолого-биохимические изменения у теплолюбивых растений при пониженных положительных температурах.*

Повреждение растений холодом сопровождается потерей ими тургора и изменением окраски (из-за разрушения хлорофилла), что является следствием нарушения транспорта воды к транспирирующим органам. Кроме того, наблюдаются значительные нарушения физиологических функций, которые связаны с нарушением обмена нуклеиновых кислот и белков.

У некоторых видов растений наблюдаются усиление распада белков и накопление в тканях растворимых форм азота. Из-за изменения структуры митохондрий и пластид аэробное дыхание и фотосинтез снижаются. Деградация хлоропластов, разрушение нормальной структуры пигментно-липидного комплекса приводят к подавлению функции запасания энергии этими органоидами, что способствует нарушению энергетического обмена растения в целом. Основной причиной повреждающего действия низкой температуры на теплолюбивые растения является

нарушение функциональной активности мембран из-за перехода насыщенных жирных кислот из жидкокристаллического состояния в состояние геля, а также общие изменения процессов обмена веществ. Процессы распада преобладают над процессами синтеза, происходит нарушение проницаемости цитоплазмы (повышение ее вязкости), изменения в системе коллоидов, снижается (падает) осевой градиент потенциалов покоя (ПП), активный транспорт веществ против электрохимического градиента.

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

*Приспособление растений к низким положительным температурам.*

У растений более холодостойких отмечены нарушения выражены значительно слабее и не сопровождаются гибелью растения (табл. 1). 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 достаточно высоком уровне.

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

## МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Морозоустойчивость — способность растений переносить температуру ниже 0 °С, низкие отрицательные температуры. Морозоустойчивые растения способны



предотвращать или уменьшать действие низких отрицательных температур.

Морозы в зимний период с температурой ниже —20 °С обычны для значительной части территории России. Воздействию морозов подвергаются однолетние, двулетние и многолетние растения.

Растения переносят условия зимы в различные периоды онтогенеза. У однолетних культур зимуют семена (яровые растения), раскустившиеся растения (озимые), у двулетних и многолетних — клубни, корнеплоды, луковицы, корневища, взрослые растения. Способность озимых, многолетних травянистых и древесных плодовых культур перезимовывать обуславливается их до

статочно высокой морозоустойчивостью. Ткани этих растений могут замерзнуть, однако растения не погибают. Большой вклад в изучение физиологических основ морозоустойчивости внесли Н. А. Максимов (1952), Г. А. Самыгин (1974), И. И. Туманов (1979) и другие отечественные исследователи.

*Замерзание растительных клеток и тканей и происходящие при этом процессы.*

Способность растений переносить отрицательные температуры определяется наследственной основой данного вида растений, однако морозоустойчивость одного и того же растения зависит от условий, предшествующих наступлению морозов, влияющих на характер льдообразования. Лед может образовываться как в протопласте клетки, так и в межклеточном пространстве. Не всякое образование льда приводит клетки растения к гибели.

Постепенное снижение температуры со скоростью 0,5—1 °С/ч приводит к образованию кристаллов льда прежде всего в межклеточниках и первоначально не вызывают гибели клеток. Однако последствия этого процесса могут быть губительными для клетки. Образование льда в протопласте клетки, как правило, происходит при быстром понижении температуры. Происходит коагуляция белков протоплазмы, кристаллами образовавшегося в цитозоле льда повреждаются клеточные структуры, клетки погибают. Убитые морозом растения после оттаивания теряют тургор, из их мясистых тканей вытекает вода.

*Условия и причины вымерзания растений.*

Образующийся при медленном промерзании в межклеточниках и клеточных стенках лед оттягивает воду из клеток; клеточный сок становится концентрированным,

изменяется рН среды. Выкристаллизовавшийся лед действует как сухой воздух, иссушая клетки и сильно изменяя их осмотические свойства. Кроме того, цитоплазма подвергается сжатию кристаллами льда. Образующиеся кристаллы льда вытесняют воздух из межклеточников, поэтому замерзшие листья становятся прозрачными.

Если льда образуется немного и клетки не были механически повреждены его кристаллами, то при последующем оттаивании такие растения могут сохранить



жизнеспособность. Так, в листьях капусты при температуре  $-5...-6$  °С образуется некоторое количество льда в межклеточниках. Однако при последующем медленном оттаивании межклеточники заполняются водой, которая поглощается клетками, и листья возвращаются в нормальное состояние.

Однако клетки, ткани и растения могут погибнуть от мороза. Основными причинами гибели клеток растений при низких отрицательных температурах и льдообразовании являются

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

превышение которого, а не только снижение температуры приводит к их гибели. Гибель клеток, тканей и растений под действием морозов обусловливается необратимыми изменениями, происходящими в протопласте клеток: его коагуляцией, денатурацией коллоидов протопласта, механическим давлением льда, повреждающим поверхностные структуры цитоплазмы, кристаллами льда, нарушающими мембраны и проникающими внутрь клетки. Вредное влияние оказывает повышение концентрации и изменение рН клеточного сока, сопровождающие обезвоживание клеток. Действие льда, особенно при длительном влиянии низких температур, сходно с обезвоживанием клеток при засухе.

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

Растения по-разному реагируют на образование льда в тканях: клубни картофеля и георгина быстро погибают, капуста и лук переносят лишь умеренное промораживание, рожь и пшеница выдерживают на уровне узла кущения морозы до  $-15...-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ . У устойчивых к морозу растений имеются защитные механизмы, в основе которых лежат определенные физико-химические изменения. Морозоустойчивые растения обладают приспособлениями, уменьшающими обезвоживание клеток. При понижении температуры у таких растений отмечаются повышение содержания Сахаров и других веществ, защищающих ткани (криопротек-



торы), это прежде всего гидрофильные белки, моно- и олигосахариды;

снижение осмотического давления клеток; увеличение количества полярных липидов и снижение насыщенности их жирнокислотных остатков; увеличение количества

защитных белков.

На степень морозоустойчивости растений большое влияние оказывают сахара,

регуляторы роста и другие вещества, образующиеся в клетках. В

зимующих растениях в цитоплазме накапливаются

сахара, а содержание крахмала снижается. Влияние сахаров на повышение морозоустойчивости растений многогранно. Накопление Сахаров предохраняет от замерзания большой объем внутриклеточной воды, заметно уменьшает количество образующегося льда.

Сахара защищают белковые соединения от коагуляции при вымораживании; они образуют гидрофильные связи с белками цитоплазмы, предохраняя их от возможной денатурации, повышают осмотическое давление и снижают температуру замерзания цитозоля. В результате накопления Сахаров содержание прочно связанной воды увеличивается, а свободной уменьшается. Особое значение имеет защитное влияние Сахаров на белки, сосредоточенные в поверхностных мембранах клетки. Сахара увеличивают водоудерживающую способность коллоидов

протоплазмы клеток; связанная с коллоидами вода в виде гидратных оболочек биополимеров при низких температурах не замерзает и не транспортируется, оставаясь в клетке.

Криопротекторами являются также молекулы гемицеллюлоз (ксиланы, арабиноксиланы), выделяемые цитоплазмой в клеточную стенку, обволакивающие растущие кристаллы льда, что предотвращает образование крупных кристаллов, повреждающих клетку. Так клетки защищаются как от внутриклеточного льда, так и от чрезмерного обезвоживания. Значительное количество защитных белков и модификации молекул липидов увеличивают структурированность клеток. У большинства растений возрастает синтез водорастворимых белков. Белковые вещества, частично гидролизуясь, увеличивают содержание свободных аминокислот. В тканях морозоустойчивых растений в конце лета и осенью накапливаются в достаточном количестве запасные вещества (прежде всего сахара), которые используются весной при возобновлении роста, обеспечивая потребности растений в строительном материале и энергии. Необходимо также учитывать устойчивость растений к болезням, вероятность развития которых увеличивается при повреждении тканей морозом.

*Закаливание растений.*

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

Жизненный цикл развития озимых, 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 во время наступления пониженных температур.

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

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

закончить процессы роста.

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

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

Яровые злаки при озимом посеве по сравнению с озимыми растут при более пониженных положительных температурах, в осенний период почти не снижают темпов роста и не способны к закаливанию. Большую роль в закаливании играют условия внешней среды. Так, на озимых культурах убедительно показана необходимость света для процесса закаливания. Сокращение фотопериода служит для растений сигналом к прекращению роста и стимулом для накопления ингибиторов в растениях. Вероятно, с этих процессов начинается формирование морозоустойчивости у растений.

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

*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.

Морозоустойчивость сортов озимой пшеницы определяется не только количеством Сахаров, накопленных с осени, но и их экономным расходом 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 кушения 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 кушения. В хороших посевах озимой пшеницы в листьях в декабре содержание растворимых углеводов достигает 18—24 % (на сухое вещество), а в узлах кушения — 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 кушения глубоко (3—4 см), как правило, более морозоустойчивы, чем те, у которых узел кушения находится близко к поверхности (1—2 см). Глубина залегания узла кушения 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.

### ЗИМОСТОЙКОСТЬ РАСТЕНИЙ

*Зимостойкость как устойчивость к комплексу неблагоприятных факторов перезимовки.*

Непосредственное действие мороза на клетки — не единственная опасность, угрожающая многолетним травянистым и древесным культурам, озимым растениям в течение зимы. Помимо прямого действия мороза растения подвергаются еще ряду неблагоприятных факторов. В течение зимы температура может существенно колебаться. Морозы нередко сменяются кратковременными и длительными оттепелями. В зимнее время нередки снежные бури, а в бесснежные зимы в более южных районах страны — и суховеи. Все это истощает растения, которые после перезимовки выходят сильно ослабленными и в последующем могут погибнуть.

Особенно многочисленными неблагоприятными воздействиями испытывают травянистые многолетние и однолетние растения. На территории России в неблагоприятные годы гибель посевов озимых зерновых достигает 30—60 %.

Погибают не только озимые хлеба, но и многолетние травы, плодовые и ягодные многолетниенасаждения. Кроме низких температур озимые растения повреждается и гибнутот ряда других неблагоприятных факторов в зимнее время и ранней весной: выпревания, вымокания, ледяной корки, выпирания, повреждения от зимней засухи.

*Выпревание, вымокание, гибель под ледяной коркой, выпирание, повреждение отзимней засухи.*

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



весенних заморозков. Такие растения весной легко повреждаются снежной плесенью, что также приводит к их гибели.Н. А. Максимов (1958) отмечал, что при

температуре немного выше 0 °Срастения скорее проходят яровизацию, чем при температуре ниже 0 °С, новместе с тем теряют свою устойчивость к морозу и затем быстро погибают присходе снегового покрова и весенних заморозков. Устойчивость сортов озимыхпротив выпревания в районах с очень глубоким

снеговым покровомобуславливается прежде всего накоплением достаточного запаса растворимыхуглеводов, а также возможно меньшей интенсивностью дыхательного процессапри 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 (анаэробные условия \_ гипоксия). У растений, оказавшихся под слоем воды, нормальное дыхание прекращается из-за недостатка кислорода в воде и почве. Отсутствием кислорода усиливает анаэробное дыхание растений, в результате чего могутобразоваться токсичные вещества и растения погибают от истощения и прямого отравления организм.

В окружающей растения снеговой воде содержится основной продукт анаэробного дыхания — спирт. В условиях избытка влаги в почве образуются вредные для растений закисные соединения, ряд элементов минерального питания переходит в неусвояемое состояние. В условиях анаэробнозиса у озимых нарушаются ультраструктура и связь пигментов с белково-липидным комплексом мембран хлоропластов, снижается содержание хлорофилла и активность нитратредуктазы. В растениях накапливаются продукты анаэробного превращения углеводов (пируват, лактат, этанол, ацетальдегид), увеличивается содержание свободного пролина, накопление которого рассматривается как один из способов адаптации растений к гипоксии.

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

С повышением температуры устойчивость резко снижается. Так, для многих травянистых растений повышение температуры воды до 10 °С в течение суток приводит к снижению урожая на одну треть, за 2 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. Действие вымокания в этом случае может усугубляться. При этом происходит образование висячих или притертых (контактных) ледяных корок. Менее опасны висячие корки, так как они образуются сверху почвы и практически не соприкасаются с растениями; их легко разрушить катком.

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

Если ледяная корка нетолстая и 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. Ледяная корка является причиной гибели озимых на обширных площадях, особенно в Поволжье и на юге Украины

## ЖАРОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

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

*По жароустойчивости выделяют три группы растений.*

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



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

Нежаростойкие — мезофитные и водные растения. Мезофиты

открытых мест

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

Многие мезофиты переносят высокую температуру воздуха и избегают перегрева благодаря интенсивной транспирации, снижающей температуру листьев. Более жаростойкие мезофиты отличаются повышенной вязкостью цитоплазмы и усиленным синтезом жаростойких белков-ферментов.

*Изменения обмена веществ, роста и развития растений при действии максимальных температур.*

Жароустойчивость во многом зависит от продолжительности действия высоких температур и их абсолютного значения. Большинство сельскохозяйственных

растений начинает страдать при повышении температуры до 35—40 °С. При этих и более высоких температурах нормальные физиологические функции растения угнетаются, а при температуре около 50 °С происходят свертывание протоплазмы и отмирание клеток.

Превышение оптимального температурного уровня приводит к частичной или глобальной денатурации белков. Это вызывает разрушение белково-липидных комплексов плазмаллемы и других клеточных мембран, приводит к потере осмотических свойств клетки. В результате наблюдаются дезорганизация многих функций клеток, снижение скорости различных физиологических процессов. Так,



при температуре 20 °С все клетки проходят процесс митотического деления, при 38 °С митоз отмечается в каждой седьмой клетке, а повышение температуры до 42 °С снижает число делящихся клеток в 500 раз (одна делящаяся клетка на 513 неделящихся).

Иллюстрацией влияния повышения температуры на белково-липидные комплексы могут служить следующие данные: при температуре 22 °С лизис ядер не наблюдается совсем, при повышении температуры до 38 °С он отмечается у 5,3%

исследованных клеток, а при температуре 52 °С практически все ядра лизированы. При максимальных температурах расход органических веществ надыхание превышает его синтез, растение беднеет углеводами, а затем начинает голодать (Н. А. Максимов, 1952). Особенно резко это выражено у растений более умеренного климата (пшеница, картофель, многие огородные культуры). Общее ослабление повышает их восприимчивость к грибным заболеваниям.

Фотосинтез более чувствителен к действию высоких температур, чем дыхание. При субоптимальных температурах растения прекращают рост и фотоассимиляцию, что обусловлено нарушением деятельности ферментов, повышением дыхательного газообмена, снижением его энергетической эффективности, усилением гидролиза полимеров, в частности белка, отравлением протоплазмы вредными для растения продуктами распада (аммиак и др.). У жаростойких растений в этих условиях увеличивается содержание органических кислот, связывающих избыточный аммиак.

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

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

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

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

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

На тепловой стресс растения очень быстро реагируют индуктивной адаптацией. К воздействию высоких температур они могут подготовиться за несколько часов. Так, в жаркие дни устойчивость растений к высоким температурам после полудня выше, чем утром. Обычно эта устойчивость временная, она не закрепляется и довольно быстро исчезает, если становится прохладно.

Обратимость теплового воздействия может составлять от нескольких часов до 20 дней. В период образования генеративных органов жаростойкость однолетних и двулетних растений снижается.

Вредное действие повышенных температур — одна из важнейших причин значительного снижения урожая ранних яровых при запаздывании с их посевом. Например, у пшеницы в фазе кушения 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 озер-ненному колосу) и пустоколосью. Высокая температура в период молочной зрелости яровой пшеницы вызывает щуплость зерна — «запал».

### ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Обычным явлением для многих регионов России и государств СНГ стали засухи. Засуха — это длительный бездождливый период, сопровождаемый снижением относительной влажности воздуха, влажности почвы и повышением температуры,



когда не обеспечиваются нормальные потребности растений в воде. На

территории России имеются регионы неустойчивого увлажнения с годовым

количеством осадков 250—500 мм и засушливые, с количеством осадков менее 250 мм в год при испаряемости более 1000 мм.

Для формирования урожая существенно относительно равномерное

распределение

осадков, особенно в период активного роста растений. Во многих регионах, в том числе в Нечерноземье, особенно эффективны дожди в мае и июне, однако именно эти месяцы бывают засушливыми. Наибольший вред засуха причиняет в весеннее и летнее время, когда идет формирование генеративных органов растений. В отдельные годы урожайность сельскохозяйственных культур, пострадавших от засухи, снижается до минимальных величин (у зерновых до 0,3—0,4 т/га).

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

Почвенная засуха вызывается длительным отсутствием дождей в сочетании с высокой температурой воздуха и солнечной инсоляцией, повышенным испарением с поверхности почвы и транспирацией, сильными ветрами. Все это приводит к иссушению корнеобитаемого слоя почвы, снижению запаса доступной для

растений воды при пониженной влажности воздуха. Атмосферная засуха характеризуется высокой температурой и низкой относительной влажностью воздуха (10—20 %). Жесткая атмосферная засуха вызывается перемещением масс сухого и горячего воздуха — суховея. К тяжелым последствиям приводит мгла, когда суховея сопровождается появлением в воздухе почвенных частиц (пыльные бури).

Атмосферная засуха, резко усиливая испарение воды с поверхности почвы и



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

Обычно атмосферная и почвенная засухи

в

сопровождает друг друга. В чистом

виде атмосферная засуха нередко наступает весной, когда почва еще насыщена водой после схода снега. Почвенная засуха часто наблюдается в середине или конце лета, когда зимние запасы влаги уже исчерпаны, а летних осадков оказалось недостаточно. Почвенная засуха всегда снижает урожай, а если она начинается очень рано, то может привести к полной потере урожая.

*Совместное действие недостатка влаги и высокой температуры на растение.*

Засуха вызывает в первую очередь нарушения водного режима растений, которые затем отражаются и на остальных его физиологических функциях.

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

*Особенности водообмена у ксерофитов и мезофитов.*

Засухоустойчивость обусловлена генетически определенной приспособленностью растений к условиям места обитания, а также адаптацией к недостатку воды.

Засухоустойчивость выражается в способности растений переносить значительное обезвоживание за счет развития высокого водного потенциала

тканей при функциональной сохранности клеточных структур, а также за счет адаптивных морфологических особенностей стебля, листьев, генеративных органов, повышающих их выносливость, толерантность к действию длительной засухи.

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

Для мезофитов и ксерофитов в условиях дефицита воды характерны три основных способа защиты: предотвращение излишней потери воды клетками (избегание высыхания); перенесение высыхания; избегание периода засухи. Остановимся на физиологической характеристике разных типов ксерофитов. Единственным общим для всех ксерофитов признаком являются незначительные размеры испаряющей поверхности.

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

В период засухи тонкие боковые корни кактусов отмирают и остается только центральный корень. Эти растения характеризуются очень медленным ростом. У алоэ, агавы, молодило и некоторых других растений вместо запасов воды служат мясистые листья, покрытые мощным кутикулярным слоем с немногочисленными углубленными устьицами. В листьях содержится много воды, осмотический потенциал невысок. Корневая система развита слабо. Эти растения также отличаются очень экономным расходом воды, растут на песках, скалах и даже на каменных заборах и крышах, где тонкий слой почвы

обычно пересыхает.

Все суккуленты выносят перегрев и малоустойчивы к обезвоживанию. Во время засухи они выживают, так как содержат большое количество воды в тканях и медленно ее расходуют.

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

Растения используют для сбора воды очень большие объемы почвы. В жаркие сухие дни они держат устьица открытыми, энергично осуществляют фотосинтез. Но в самый сухой период года растения сбрасывают часть листьев и веток.

Листья некоторых тонколистных ксерофитов покрыты волосками, защищающими листья, пигментный комплекс от перегрева. К этой группе ксерофитов относятся верблюжья колючка, степная люцерна, дикий арбуз, распространенные в степях и полупустынях виды полыни и др.

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

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

Устойчивость к засухе выражается в том, что эти растения способны регулировать интенсивность транспирации за счет работы устьичного аппарата,

сбрасывания листьев и даже завязей. Для более засухоустойчивых видов и сортов характерны развитая корневая система, достаточно высокое корневое давление, значительна водоудерживающая способность тканей, обусловленная накоплением в вакуолях осмотически активных веществ (углеводов, органических кислот, растворимых форм азота и ионов минеральных веществ).

*Влияние на растения недостатка влаги.*

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

Различают два типа завядания: временное и глубокое. Причиной временного завядания растений обычно бывает атмосферная засуха, когда при наличии доступной воды в почве она не успевает поступать в растение и компенсировать ее расход. При временном завядании тургор листьев восстанавливается в вечерние и ночные часы.

*Временное завядание* снижает продуктивность растений, так как при потере тургора устьица закрываются и фотосинтез резко замедляется. Наблюдается, как отмечал А. Г. Лорх, «простой» растений в накоплении урожая.

*Глубокое завядание* растений наступает, когда в почве практически нет доступной для корней воды. Происходит частичное, а при длительной засухе и общее иссушение и даже гибель растительного организма. Характерный признак устойчивого водного дефицита — сохранение его в тканях утром.

Временное и даже глубокое завядание может рассматриваться как один из способов защиты растения от летального обезвоживания, позволяющих некоторое время сохранять воду, необходимую для поддержания жизнеспособности растения. Завядание может происходить при разной потере воды растениями: у тенелюбивых — при 3—5 %, у более стойких — при водном дефиците в 20 и даже 30 %.

Водный дефицит и завядание в разной мере влияют на физиологическую деятельность растения в зависимости от длительности обезвоживания и вида растения. Последствия водного дефицита при засухах многообразны. В клетках снижается содержание свободной воды, возрастает концентрация и снижается рН вакуолярного сока, что влияет на гидратированность белков цитоплазмы и активность ферментов. Изменяются степень дисперсности и адсорбирующая способность цитоплазмы, ее вязкость. Резко возрастают проницаемость мембран и выход ионов из клеток, в том числе из листьев и корней (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  $\text{CO}_2$  в листьях; нарушения синтеза и распада хлорофиллов и других пигментов фотосинтеза; разобщения транспорта электронов и фотофосфорилирования; нарушения нормального хода фотохимических реакций и реакций ферментативного восстановления  $\text{CO}_2$ ; нарушения структуры хлоропластов; задержки оттока ассимилятов из листьев. По данным В. А. Бриллиант (1925), уменьшение водности листа у сахарной свеклы на 3—4 % приводит к снижению фотосинтеза на 76 %.

При нарастающем обезвоживании у незасухоустойчивых растений в первый период завядания интенсивность дыхания возрастает возможно из-за большого количества простых продуктов (гексоз) гидролиза полисахаридов, в основном крахмала, а затем постепенно снижается. Однако выделяющаяся в процессе дыхания энергия не аккумулируется в АТФ, а рассеивается в виде теплоты (холостое дыхание). При действии на растения высокой температуры (45 °С) и засухе 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 корнями даже ускоряется и снижается лишь при длительном недостатке воды в почве. При этом молодые верхние по стеблю листья оттягивают воду от более старых нижних, а также от плодовых элементов 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.

*Физиологические особенности засухоустойчивости  
сельскохозяйственных растений.*

Засухоустойчивость сельскохозяйственных растений — это комплексный признак, связанный с рядом их физиологических особенностей. Засухоустойчивые растения способны переносить временное обезвоживание с наименьшим снижением ростовых процессов и урожайности. По данным И. И. Туманова, длительное завядание, вызванное пересыханием почвы, мало отражается на урожае проса, но очень сильно снижает урожай овса. Н. А. Максимов (1958) отмечает, что нет единого типа засухоустойчивости сельскохозяйственных культур, как нет и универсальных признаков засухоустойчивости. Из общих признаков следует отметить меньшие отрицательные последствия обезвоживания и более быстрое восстановление основных физиологических функций после засухи у более засухоустойчивых видов и сортов сельскохозяйственных культур.

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

В. Р. Заленский (1904) показал, что анатомическая структура листьев растений закономерно изменяется в зависимости от их ярусности. Верхние листья растут в условиях несколько затрудненного водоснабжения, что формирует их мелкоклеточность, они имеют больше устьиц на единицу поверхности, развитую сеть проводящих пучков. Чем выше расположен лист, тем более высокой транспирацией и большей интенсивностью фотосинтеза он

обладает. Указанные закономерности получили название закона Заленского. Растения в более засушливых условиях отличаются меньшими размерами, формируют ксероморфную структуру листьев как одно из анатомических приспособлений к недостатку воды.

Ксероморфная структура — один из признаков при селекции засухоустойчивых сортов. У злаков и других растений важное значение имеет наличие как бы чехла из более старых высохших и отмерших листьев, окружающих основание стебля и покрывающих находящиеся в центре этого чехла молодые точки роста (Н. А. Максимов, 1958). У засухоустойчивых растений относительно низкая величина транспирационного коэффициента.

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

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

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

При развитии засухи АБК, активируя синтез пролина, способствует запасанию

гидратной воды в клетке, тормозит синтез РНК и белков, накапливаясь в корнях, задерживает синтез цитокинина, способствует переводу обмена веществ клеток в режим покоя. В условиях водного дефицита отмечаются увеличение биосинтеза и выделения этилена, у многих растений накапливаются ингибиторы роста фенольной природы (хлорогеновая кислота, флавоноиды, фенолкарбоновые кислоты). Снижение содержания ИУК происходит вслед за остановкой роста.

Так, в листьях подсолнечника, в верхушках стеблей и колосках пшеницы и других растений рост начинает подавляться при влажности почвы 60 % НВ, а количество ауксинов заметно снижается только при снижении влажности почвы до 30 % НВ.

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

*Предпосевное повышение жаро- и засухоустойчивости.*

И. В. Мичурин, пытаясь получить засухоустойчивые сорта плодовых, выращивал растения в условиях недостаточного водоснабжения. Растения, перенесшие небольшую засуху, повторно выдерживают ее с меньшими потерями, становятся более устойчивыми к обезвоживанию.

Разработаны методы предпосевного закаливания к засухе. П. А. Генкель (1934) предложил закаливать наклюнувшиеся семена, подвергая их подсушиванию от одного до трех раз. В результате повышается засухоустойчивость растений и увеличивается их урожайность в засушливых условиях (пшеница и другие культуры). Закаленные растения приобретают анатомо-морфологическую структуру, свойственную засухоустойчивым растениям, имеют более развитую корневую систему. Окислительное фосфорилирование у 4-, 8- и 11-дневных проростков кукурузы было у закаленных растений выше, чем у контрольных. Эффективность предпосевного закаливания по методу Генкеля повышается при замачивании семян в слабых растворах борной кислоты. Улучшает всхожесть и повышает жароустойчивость растений обработка семян цитокинином (О. Н. Кулаева, 1973).

Повышение засухоустойчивости культурных растений.

На засухоустойчивость влияют удобрения: калийные и фосфорные повышают ее, азотные, особенно в больших дозах, — снижают. Засухоустойчивость ряда сельскохозяйственных культур повышают микроэлементы (цинк, медь и др.). Устойчивости к засухе в полевых условиях способствует выращивание сельскохозяйственных культур с соблюдением зональных технологий их возделывания.

Существование различных типов засухи, региональных ее особенностей сильно затрудняет селекцию сельскохозяйственных растений на засухоустойчивость, требует учета многих видовых, структурно-анатомических и физиолого-биохимических показателей растений. Так, засухоустойчивые сорта зерновых

культур при значительном водном дефиците отличаются синтетической направленностью работы ферментных систем, содержат больше связанной воды, имеют повышенную концентрацию клеточного сока, высокий температурный порог коагуляции белков, интенсивное накопление сухого вещества, устойчивую пигментную систему, более четкие признаки сероморфности и др. Засуха в каждом географическом регионе имеет свои конкретные особенности: преимущественно почвенная или атмосферная, весенняя или летняя, продолжительность и глубина. Эти особенности также определяют выбор критериев для отбора растений. Еще Н. А. Максимов (1952) отмечал среди засухоустойчивых сортов яровой пшеницы наличие двух основных биотипов: один, свойственный главным образом



Зауралью, где засуха наблюдается в начале лета (захватывает у пшениц период кущения), другой — Среднему и Нижнему Поволжью, где засуха случается обычно в конце вегетации пшеницы. Поэтому при культуре растений первого биотипа в Поволжье или второго биотипа в Зауралье они ведут себя как незасухоустойчивые сорта. При оценке и выведении засухоустойчивых сортов селекционеры используют совокупность всех рассмотренных ранее физиолого-

биохимических и других признаков и показателей. Для регионов России и государств СНГ, подверженных засухе, научными учреждениями разработаны модели засухоустойчивых сортов основных сельскохозяйственных культур, включающие и физиологические показатели.

Орошение как радикальное средство борьбы с засухой.

Наиболее эффективным способом борьбы с засухой в аридных регионах является орошение. Оно эффективно и в районах, где осадков выпадает достаточно, но распределение их не является оптимальным. Орошение дождеванием овощных, плодовых, кормовых культур и картофеля используют в Центральном Нечерноземье. Необходимо организовать полив растений таким образом, чтобы свести повреждаемость растений от засухи к минимуму и наиболее эффективно использовать поливную воду. Для определения сроков полива руководствуются наблюдениями за влажностью почвы, не допуская снижения предполивной влажности ниже оптимального уровня (60—70 % НВ).

На орошаемых полях возделывают влаголюбивые растения с большой листовой

поверхностью, которые требуют больше влаги и в условиях засухи при нарушении водоснабжения снижают урожай сильнее по сравнению с растениями на богаре. Особенно важно обеспечить растения водой в критические периоды. Яровые и озимые злаки наиболее чувствительны к недостатку влаги в фазы выхода в трубку и колошения; кукуруза — в период цветения и молочной спелости; просо и сорго — в фазы выметывания и налива зерна; зернобобовые — в период цветения; картофель — цветения и формирования клубней; подсолнечник — образования корзинки и цветения; хлопчатник — в фазу цветения и заложения коробочек; бахчевые — в период цветения и созревания. 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. (Н. А. Максимов, И. В. Красовская, Ф. Д. Сказкин, Н. С. Петин, В. С. Шардаков, В. А. Лобов, О. Е. Шведова, М. Д. Кушниренко и др.). Оптимальные и критические уровни этих показателей установлены применительно к видам и сортам растений и содержатся в справочной литературе.

Полив, особенно дождеванием, повышает влажность приземного слоя воздуха, снижает его температуру, создает в стеблестое (и насаждении) более ровный микроклимат. Наиболее эффективны частые поливы небольшими нормами, а в засушливых регионах — в сочетании с влагозарядковым поливом. Наибольший эффект поливы обеспечивают на высоком агротехническом фоне при оптимальных дозах удобрений, выполнении всего комплекса необходимых агротехнических мероприятий, предусмотренных для данной сельскохозяйственной культуры.

## *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 и т. д. 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 р-фруктозидазы, 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.

## Список литературы:

1. <http://biofile.ru/bio/4958.html>
2. <http://sadvymir.ru/content/articles/1160/>
3. <https://www.bing.com/images/search?q>