

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования  
**«КАЛИНИНГРАДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТЕХНИЧЕСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ»**

**О. М. Бедарева**

**ПАТОФИЗИОЛОГИЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ**

Учебно-методическое пособие по изучению дисциплины для студентов,  
обучающихся в магистратуре по направлению подготовки  
35.04.04 Агрономия

Калининград  
Издательство ФГБОУ ВО «КГТУ»  
2025

УДК 581.9

Рецензент

кандидат биологических наук, доцент кафедры агрономии и агроэкологии

Института агроинженерии и пищевых систем ФГБОУ ВО «КГТУ»

Е. А. Барановская

Бедарева, О. М.

Патофизиология сельскохозяйственных растений: учебно-методическое пособие по изучению дисциплины для студентов, обучающихся в магистратуре по направлению подготовки 35.04.04 Агрономия / О. М. Бедарева, – Калининград: Изд-во ФГБОУ ВО «КГТУ», 2025. – 75 с.

В учебно-методическом пособии по изучению дисциплины «Патофизиология сельскохозяйственных растений» представлены учебно-методические материалы по освоению теоретического курса, характеристика оценочных средств, рекомендации по выполнению контрольной работы для направления подготовки 35.03.04 Агрономия.

Табл. 3, список лит. – 8 наименований

Учебное пособие рассмотрено и рекомендовано к опубликованию кафедрой агрономии и агроэкологии 20 ноября 2025 г., протокол № 4

Учебно-методическое пособие по изучению дисциплины рекомендовано к изданию в качестве локального электронного методического материала методической комиссией Института агроинженерии и пищевых систем ФГБОУ ВО «Калининградский государственный технический университет» 28 ноября 2025 г., протокол № 9

УДК 581.9

© Федеральное государственное  
бюджетное образовательное  
учреждение высшего образования  
«Калининградский государственный  
технический университет», 2025 г.  
© Бедарева О. М., 2025 г.

## **ОГЛАВЛЕНИЕ**

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ИЗУЧЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ.....	7
2. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПОДГОТОВКЕ К ТЕКУЩЕЙ АТТЕСТАЦИИ.....	71
3. БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ ПИСОК.....	74

## ВВЕДЕНИЕ

Любому живому организму, включая высшие растения, присуща способность к защите от действия неблагоприятных факторов среды. Это свойство уже первых живых организмов в ходе дальнейшей эволюции развивалось и совершенствовалось. Растения особенно подвержены влиянию ряда внешних воздействий в силу прикрепленного образа жизни. Это физические факторы: высокая и низкая температура, освещенность, повышенный уровень радиации, недостаток или избыток влаги; химические: возросшая концентрация углекислоты и солей в почве, загрязненные промышленными и бытовыми отходами воздух и вода, высокие концентрации ксенобиотиков (гербицидов, фунгицидов, инсектицидов); биологические: поражение возбудителями болезней (грибами, бактериями, вирусами). В настоящее время в результате антропогенной деятельности серьезно ухудшается экологическая ситуация на Земле.

Адаптация, т.е. приспособление организма к конкретным условиям существования, у индивидуума достигается за счет физиолого-биохимических механизмов (физиологическая адаптация), а у популяции организмов (вида) – благодаря механизмам генетической изменчивости и наследственности (генетическая адаптация). Это в конечном счете и определяет жизнедеятельность организма и его выносливость. Выяснение физиолого-биохимических механизмов адаптации растений к изменяющимся условиям окружающей среды имеет существенное теоретическое и практическое значение и является одним из важных аспектов современной экологической физиологии растений. Однако, несмотря на очевидные успехи, данная проблема все еще далека от окончательного решения.

Другой задачей физиологов стала оценка степени устойчивости растений и их адаптивных возможностей к действию различных стрессовых факторов. Это особенно важно для селекционной и агрономической практики.

Дисциплина патофизиология культурных растений формирует знания о закономерностях и тенденциях устойчивости растений к стрессорам абиотической и биотической природы, роста и развития растений в условиях агрофитоценоза, прохождения основных процессов жизнедеятельности растительного организма и готовит обучающихся самостоятельно использовать полученные результаты в практической деятельности.

**Цель дисциплины** – формирование у обучающихся системных представлений о возможностях и путях использования физико-химических параметров растений для определения их жизнеспособности и прогноза выживаемости, умений применять теоретические знания к решению практических задач, связанных с управлением агроценозами.

### **Задачи дисциплины:**

- научить обучающихся использовать теоретические знания для оценки физиологического состояния растений;

- дать современные представления о возможностях использования физико-химических и физиолого-биохимических параметров растений для оценки их устойчивости к различным неблагоприятным факторам среды;

- ознакомить с принципами создания методов оценки устойчивости растений;

- ознакомить с конструктивными особенностями аппаратуры для оценки физиологического состояния растений.

В результате изучения дисциплины обучающийся должен:

**знать:**

- научные достижения и опыт передовых отечественных и зарубежных организаций в области патофизиологии сельскохозяйственных растений;

- требования к качеству и безопасности сельскохозяйственной продукции в соответствие с действующими государственными стандартами; основные механизмы возникновения и развития патологических процессов в растениях;

- физиологические основы устойчивости растений к болезням и стрессовым факторам среды;

- состав, функции и возможности использования информационных и телекоммуникационных технологий в профессиональной деятельности при планировании и проведении исследовательских работ в области патофизиологии растений для повышения эффективности коммуникации внутри команды исследователей и ускорению внедрения новых открытых в практику борьбы с заболеваниями растений и улучшения селекции сортов;

**уметь:**

- вести информационный поиск, в том числе с использованием информационно-телекоммуникационной сети "Интернет";

- анализировать причины патологии растений в условиях конкретных ландшафтов и адаптационных зон хозяйства;

- проводить научные исследования по оценке влияния биотических и абиотических факторов на развитие патологий растений, анализировать результаты и готовить отчетные документы;

- проводить мониторинг фитопатологического состояния посевов и давать рекомендации по рациональному использованию ресурсов почвы и удобрений, а также обоснованию специализации и видов выращиваемой продукции сельскохозяйственной организации;

**владеть:**

- навыками информационного поиска инновационных технологий (элементов технологии), сортов и гибридов сельскохозяйственных культур с целью определения перспективных направлений исследований в области патофизиологии растений;

- техникой организации проведения экспериментов (полевых опытов) по оценке эффективности инновационных технологий (элементов технологии), сортов и гибридов;

- методами оценки иммунного статуса и восприимчивости растений к заболеваниям;

- современными информационными ресурсами и аналитическим инструментарием для анализа результатов исследований и принятия решений в области профессиональной деятельности и (или) организации на основе анализа достижений науки и производства.

# **1. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ИЗУЧЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ**

Общая трудоемкость дисциплины составляет 4 зачетные единицы (ЗЕТ), т. е. 144 академических часа контактной (лекционных и лабораторных занятий) и самостоятельной учебной работы студента; работы, связанной с текущей и промежуточной (заключительной) аттестацией по дисциплине.

Форма аттестации по дисциплине: очная форма – экзамен; заочная форма – контрольная работа, экзамен. Тематический план лекционных занятий (ЛЗ) и трудоемкость освоения дисциплины представлены в таблице 1.

Таблица 1 – Объем (трудоемкость освоения) и структура дисциплины

Номер темы	Содержание лекционного занятия	Количество часов, форма обучения
		очная
1	2	3
1	Введение в дисциплину Понятие устойчивости растений к стрессовым воздействиям	2
2	Устойчивость растений к неблагоприятным факторам. Холодостойкость. Морозоустойчивость	2
3	Устойчивость растений к неблагоприятным факторам. Жароустойчивость	2
4	Устойчивость растений к неблагоприятным факторам. Действие дефицита воды. Засухоустойчивость	2
5	Устойчивость растений к засолению.	2
6	Атмосфера как устойчивость стрессовых воздействий. Газоустойчивость	2
7	Устойчивость к истеканию зерна и прорастанию его в колосе	2
8	Устойчивость растений к алюминию на кислых почвах	2
9	Переувлажнение как источник стресса. Гипоксия и аноксия	2
10	Устойчивость растений к уплотнению почвы	2
11	Минеральный стресс растений	2
12	Устойчивость растений к тяжелым металлам	2

## Окончание таблицы 1

1	2	3
13	Устойчивость растений к пестицидам, гербицидам, фунгицидам	2
14	Устойчивость к ионизирующему излучениям	2
15	Устойчивость растений к вредным организмам. Иммунитет растений к инфекционным болезням	2
16	Устойчивость растений к полеганию	2
<b>Итого</b>		<b>32</b>

Для успешного освоения дисциплины необходимо усвоить основной понятийный аппарат науки, современные подходы к изучению закономерностей.

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

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

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

Растения в процессе эволюции приспосабливаются к среде обитания, что определяет их размещение на суше и в водоемах. Однако в пределах ареала и

биоценоза условия жизни не остаются неизменными. Чаще всего изменения носят сезонный характер. Если они не выходят за пределы возможности растений, то последние могут произрастать в этих условиях. Однако в отдельные годы изменения экологических факторов бывают столь значительными, что вызывают у растения необходимость мобилизовать все адаптационные ресурсы, что приводит к повышению его устойчивости.

Способность к защите от действия неблагоприятных факторов среды – столь же обязательное свойство любого организма, как и питание, движение, размножение и др. Эта функция появилась одновременно с возникновением первых живых организмов и в ходе дальнейшей эволюции развивалась и совершенствовалась. Поскольку повреждающих и уничтожающих факторов множество, возникшие способы защиты от них оказались самыми разными – от метаболических механизмов до анатомо-морфологических приспособлений (колючек и др.).

Выживаемость и расселение по новым экологическим нишам определялись способностью организмов приспосабливаться к необычным условиям среды. Адаптация, т.е. приспособление организма к конкретным условиям существования, у индивидуума достигается за счет физиолого-биохимических механизмов (физиологическая адаптация), а у популяции организмов (вида) – благодаря механизмам генетической изменчивости и наследственности (генетическая адаптация). Если нарушения обмена веществ и функциональной активности растения определять как «отказ», то в физиологии растений можно использовать технический термин «надежность», подразумевая под этим безотказность функционирования растительного организма в нормальных условиях существования и при отклонении от нормы. Надежность определяет способность не допускать или ликвидировать отказы на разных уровнях: молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом, органном, организменном и популяционном. Для предотвращения отказов используются системы стабилизации: принцип избыточности, принцип гетерогенности равнозначных компонентов, механизмы гомеостаза. Для ликвидации возникших отказов служат системы репарации (восстановления). На каждом уровне биологической организации действуют свои механизмы. На молекулярном уровне принцип избыточности находит свое выражение, например, в полиплоидии, на организменном – в образовании большого количества гамет и семян. Примерами восстановительной активности на молекулярном уровне служит энзиматическая репарация поврежденной ДНК, на организменном – пробуждение спящих почек при повреждении апикальной меристемы, регенерация и т.д. 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.

Государственный образовательный стандарт высшего образования по специальности «Агрономия», учебная программа предусматривают значительное количество часов как теоретического курса, так и для практических занятий и самостоятельной подготовки. Следует иметь в виду, что при проведении всех видов аудиторных занятий используются активные и интерактивные формы и методы обучения. Лекции носят проблемный характер. На них в активной и интерактивной форме (в том числе с применением мозгового штурма) обсуждаются узловые вопросы дисциплины, на конкретных примерах рассматривается использование закономерностей ландшафтования и фитогеографии в решении профессиональных задач.

Лабораторные занятия проводятся с группой студентов, которые работают с Интернет-ресурсами, изучают коллекционный раздаточный материал, вырабатывают навыки определения ареалов. Изучают природные зоны (подзоны) с их климатическими показателями, имеющими региональную привязку, которая должна быть определена в ходе решения задания: перечень географических районов с указанием литогенной основы ландшафтов; список возможных водных режимов, перечень разновидностей почв, перечень характерной коренной растительности, список характерных сельскохозяйственных культур, списки географических районов с их литогенной основой, водных режимов, почв, коренной растительности, возделываемых сельскохозяйственных культур.

Все задания лабораторных работ студент выполняет под руководством преподавателя самостоятельно и отчитывается за каждое из них.

Особая роль в изучении дисциплины принадлежит самостоятельной работе студентов, на долю которой в учебном плане выделено более 50 % учебного времени. В ходе самостоятельной работы студенту необходимо использовать лекционный материал, учебники и учебные пособия, рекомендуемые студентам.

По каждому разделу дисциплины в течение семестра осуществляется контроль формирования знаний, умений и навыков в виде письменного тестирования и устного опроса на лабораторных занятиях.

## ***Содержание тем лекций***

В содержание дисциплины входят следующие темы и разделы.

### **Тема 1. Введение в дисциплину**

#### **Понятие устойчивости растений к стрессовым воздействиям**

##### ***Ключевые вопросы темы***

1. Теория стресса Г. Селье
2. Примеры сопряженной устойчивости
3. От чего зависят ответные реакции организма

Определение, предмет, цели, задачи патофизиологии. Место дисциплины в структуре образовательной программы. Планируемые результаты освоения дисциплины. Положение патофизиологии в системе наук, ее связь с другими науками. Разделы патофизиологии. Методы патофизиологии. Вклад российских ученых в развитие науки. Общие вопросы стрессоустойчивости растений. Общие представления о стрессе и факторах, вызывающих стресс у растений. Общие представления об устойчивости. Понятие «адаптация». Классификации адаптаций. Основные пути адаптаций растений к стрессорам. Канадский ученый Г. Селье со второй половины 30-х гг. ввел в медицину понятие «стресс» (от англ. *stress* – напряжение). По Селье, стресс – это совокупность всех неспецифических изменений, возникающих в организме животного под влиянием любых сильных воздействий (стрессоров), включающих перестройку защитных сил организма. Эта перестройка сопровождается увеличением в крови адреналина и других гормонов, мобилизующих обмен веществ.

По Селье, стресс как реакция организма на неблагоприятное воздействие проходит три фазы:

- 1) тревоги,
- 2) резистентности (адаптации),
- 3) если при сильных воздействиях последняя фаза наступает и развивается быстро, то организм погибает.

Перенос теории стресса в том виде, как это изложено выше, на растительные объекты кажется на первый взгляд дискуссионным. У растений нет ни нервной системы, ни тех гормонов, которые участвуют в стрессовых реакциях у животных. Однако если рассматривать не частности, а суть теории стресса как неспецифической реакции клетки и организма в целом на экстремальные воздействия, то этот вопрос в физиологии растений заслуживает самого пристального внимания, хотя и требует определенных корректировок. Во-первых, применительно к растениям 1-я фаза стрессовой реакции не может быть названа фазой тревоги. Для растений можно говорить о следующих трех фазах: 1) первичной стрессовой реакции, 2) адаптации, 3) истощения ресурсов надежности.

Надежность организма проявляется в эффективности его защитных приспособлений, в его устойчивости к действию неблагоприятных факторов внешней среды: высокой и низкой температуры, недостатка кислорода,

дефицита воды, засоления и загазованности среды, ионизирующих излучений, инфекции и др. Эти неблагоприятные факторы в последнее время часто называют стрессорами, а реакцию организма на любые отклонения от нормы – стрессом. Самые разнообразные неблагоприятные факторы могут действовать длительное время или оказывать сравнительно кратковременное, но сильное влияние. В первом случае, как правило, в большей степени проявляются специфические механизмы устойчивости, во втором – неспецифические. Учение о неспецифических ответах клеток на воздействие разнообразных факторов внешней среды было разработано Н. Е. Введенским, Д. Н. Насоновым, В. Я. Александровым (1949) и Г. В. Удовенко (1977). П. А. Генкель (1979) считает, что ответная реакция растений состоит из специфических и неспецифических реакций. О наличии специфических реакций свидетельствуют экспериментальные данные, показывающие, что выработанная у растений устойчивость к одному фактору далеко не всегда повышает устойчивость к другому. Например, закаленное к пониженной температуре растение не отличается высокой жароустойчивостью. Механизмы устойчивости растений могут быть неодинаковыми, что напрямую зависит от условий. Более того, растения различных эколого-географических групп могут по-разному реагировать на одни и те же условия. Однако иногда растение приобретает устойчивость одновременно к нескольким видам неблагоприятных воздействий. Например, предпосевное закаливание к засухе повышает жароустойчивость. Применительно к данному случаю П. А. Генкель (1979) ввел понятие «сопряженная устойчивость». Примером сопряженной устойчивости является также повышение жаро- и солеустойчивости у проса обработкой семян 1/40 М раствором хлористого кальция. Кроме того, существует понятие «конвергентная устойчивость», когда различные воздействия на растения приводят к одинаковому результату. Например, адаптация древесных растений к зимним условиям повышает их жароустойчивость, а у весенних эфемеров жароустойчивость повышается под влиянием пониженных положительных температур. Характер ответных реакций растения на внешнее воздействие в сильной степени зависит от напряженности действующего фактора (интенсивности и продолжительности), генетически обусловленной устойчивости и физиологического состояния растения. Устойчивость растения к стрессовому воздействию зависит и от фазы онтогенеза. Наиболее устойчивы растения, находящиеся в покоящемся состоянии (в виде семян, луковиц и т.п.). Наиболее чувствительны растения в молодом возрасте, в период появления всходов, так как в условиях стресса прежде всего повреждаются те звенья метаболизма, которые связаны с активным ростом. Затем по мере роста и развития устойчивость растений к стрессовым воздействиям постепенно возрастает вплоть до созревания семян. Однако период формирования гамет также является критическим, поскольку растения в это время высокочувствительны к стрессу и реагируют на действие стрессоров снижением продуктивности.

**Вопросы для самоконтроля:**

1. Пути адаптации растений к стрессорам.
2. Системы регуляции в условиях стресса: генетическая регуляция.
3. Системы регуляции в условиях стресса: метаболическая регуляция на примере регуляции pH.
4. Мембранные системы регуляции в условиях стресса.
5. Гормональная система регуляции в условиях стресса.
6. Трофическая система регуляции в условиях стресса.
7. Электрофизиологическая регуляция в условиях стресса.
8. Что такое стресс, стрессор?
9. Назовите наиболее часто встречающиеся неблагоприятные для растений факторы внешней среды.
10. Что такое «триада Селье»? Какие фазы выделяют в ней?
11. Дайте определение понятию «адаптация растений».
12. Дайте определение понятию «норма реакции».
13. Приведите примеры морфо-анатомических приспособлений растений к стрессору.
14. Приведите примеры физиологико-биохимических приспособлений к стрессору.
15. Приведите примеры поведенческих приспособлений растений к стрессору.
16. Какое значение имеет внутрипопуляционная изменчивость растений по устойчивости к неблагоприятным условиям внешней среды?
17. Дайте характеристику адаптации растений на организменном уровне.
18. Что понимают под срочной адаптацией и шоковыми защитными системами?
19. В чем различия между специфическими и неспецифическими ответными реакциями растений на стрессор.
20. Что означает кросс-адаптация растений?

**Тема 2. Устойчивость растений к неблагоприятным факторам.  
Холодостойкость. Морозоустойчивость**

**Ключевые вопросы темы**

1. Понятие зимостойкости
2. Понятие морозоустойчивости
3. Влияние пониженных температур на физиологические процессы

Определение холодаустойчивости растений. Понятие низкотемпературного стресса (*cold shock*). Влияние низких положительных температур на физиологические процессы у растений. Механизмы устойчивости растений к низким положительным температурам. Влияние низких отрицательных температур на физиологические процессы у растений к низким температурам. Переход в состояние покоя.

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

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

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

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

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

В теплую зиму или при выпадении снега на недостаточно промерзшую почву под толстым снежным покровом наблюдается гибель озимых злаков – выпревание. Естественное закаливание. Физиологические и молекулярные механизмы адаптации к отрицательным температурам. Почвенно-климатические факторы зимне-весеннего периода. Выпревание, вымокание, выпирание, ледяная корка. Внешние проявления действия пониженных температур на растения.

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

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

Еще одним из характерных внешних проявлений действия пониженных температур на теплолюбивые растения является замедление их роста. При этом нарушается соотношение между ростом корней и надземных органов. Изучение проблемы на клеточном уровне показало, что пониженные температуры увеличивают время подготовки клеток к делению и продолжительность митотического цикла в основном за счет увеличения длительности профазы. При этом снижается число делящихся клеток. Кроме того, замедляется скорость перехода меристематических клеток в стадии растяжения и дифференциации. Важным проявлением действия пониженных температур на теплолюбивые растения является замедление их развития. Продолжительность периода вегетации растений увеличивается за счет увеличения ранних фаз по мере понижения температуры и возрастания ее суточных колебаний. Повреждение растений холдом часто выражается в хлорозе (побелении, пожелтении) листьев, что является следствием разрушения хлорофилла. При резком сильном охлаждении, не доходящем, однако, до замерзания, наблюдаются потеря тургора и завядание. Не все части растения повреждаются одинаково. У травянистых обычно более чувствительны к охлаждению старые части, а у древесных – молодые. У некоторых растений раньше повреждаются листья (огурцы, фасоль), а у других – стебель (кукуруза, гречиха).

**Влияние пониженных температур на физиологические процессы в растении.** При неблагоприятном действии пониженных температур лед в растении не образуется совершенно или, при заморозках, появляется на короткое время. Следовательно, основными причинами повреждений являются внутренние физиологические расстройства. Прежде всего, происходит изменение состояния клеточных мембран: резко возрастают их проницаемость по отношению к воде и к ионам. Клетка не контролирует выход веществ, что приводит к другим нарушениям. С изменением мембран связано возрастание вязкости коллоидов цитоплазмы. Это вызывает нарушения обменно-ферментативных процессов: они замедляются, но неравномерно. Сначала сильнее подавляются синтетические процессы, в то время как гидролитические не только остаются на прежнем уровне, но могут даже усиливаться, обуславливая нарушение обменных процессов, накопление продуктов полураспада, среди которых могут быть ядовитые для растения вещества (спирты, альдегиды, аммиак).

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

Считается, что для более приспособленных форм растений характерно более устойчивое дыхание; у неустойчивых форм оно испытывает значительные колебания. В. Н. Жолкевич (1955) пришел к выводу, что пониженные температуры снижают эффективность дыхания. Причиной этого является замедление процесса окислительного фосфорилирования, в основе которого лежит нарушение переноса энергии дыхания на макроэргические соединения, что и вызывает нарушения в сопряжении процессов окисления и

фосфорилирования. Имеются данные о прямой связи холдоустойчивости растений с накоплением макроэнергических соединений, особенно АДФ и АТФ. Причина нарушения дыхания и энергетического обмена заключается и в патологических изменениях структуры и функций митохондрий. При пониженных температурах происходят различные изменения в гормональном обмене растения. Прежде всего, уменьшается синтез фитогормонов и негормональных стимуляторов роста.

**Вопросы для самоконтроля:**

1. Морозоустойчивость. Генетический контроль морозоустойчивости.
2. Способы повышения морозоустойчивости.
3. Закаливание растений как обратимое физиологическое приспособление.
4. Методы определения морозоустойчивости.
5. Зимостойкость растений.
6. Холдоустойчивость растений. Физиологические процессы в условиях пониженных температур.
7. Методы диагностики холодового повреждения.

**Тема 3. Устойчивость растений к неблагоприятным факторам.  
Жароустойчивость**

**Ключевые вопросы темы**

1. Классификация растительных организмов в зависимости от их термофильного оптимума.
2. Понятие жароустойчивости.
3. В чем заключается функция БТШ (белки теплового шока).

**Определение жароустойчивости растений**

Диапазон температур, действующих в природе на растения, достаточно широк: от  $-77^{\circ}\text{C}$  до  $+55^{\circ}\text{C}$ , т.е. составляет  $132^{\circ}\text{C}$ . Наиболее благоприятными для жизни большинства наземных организмов являются температуры  $15\text{--}30^{\circ}\text{C}$ . Из цветковых растений наиболее устойчивы суккуленты. Некоторые кактусы и представители семейства толстянковых могут выдерживать нагревание солнечными лучами до  $55\text{--}65^{\circ}\text{C}$ . Из культурных растений жароустойчивостью обладают теплолюбивые растения южных широт – сорго, рис, хлопчатник, клещевина. Наиболее устойчивы к высоким температурам некоторые синезеленые водоросли и бактерии, живущие в горячих источниках при температуре  $70^{\circ}\text{C}$  и выше. Для каждого вида имеется интервал температур, когда интенсивность физиологических процессов максимальна.

Большинство растений повреждается при температуре  $35\text{--}40^{\circ}\text{C}$ . В покоящемся состоянии клетки могут переносить экстремально высокие температуры. Пребывание семян даже несколько часов при температуре около  $100^{\circ}\text{C}$  часто не приводит к значительному снижению их жизнеспособности.

Растения относят к пойкилотермным организмам, у которых температура тела меняется в зависимости от температуры окружающей среды.

Однако в действительности растения являются ограниченными пойкилотермами, поскольку способны частично регулировать температуру своих тканей за счет транспирации. Иногда температура тканей растения может быть выше температуры окружающего воздуха. Например, днем при нагревании солнечными лучами температура листьев при безветренной погоде обычно бывает выше температуры воздуха на 4–7 °C. Некоторые кактусы могут нагреваться на солнце до температуры 50–57 °C.

Организмы в зависимости от их температурного оптимума можно разделить на термофильные (выше 50 °C), теплолюбивые (25–50 °C), умеренно теплолюбивые (15–25 °C) и холодолюбивые (5–15 °C). Среди высших растений термофильных организмов нет. Для большинства культурных растений интервал между максимальной и минимальной температурами, при которых растения способны к интенсивному росту, составляет приблизительно 30 °C.

Под влиянием внешних факторов устойчивость растений к температурному фактору может меняться. Повреждающее действие во многом определяется не только абсолютным значением, но и продолжительностью действия высоких температур. Кратковременное влияние очень высоких температур (43–45 °C) может быть таким же губительным, как и продолжительное действие более низких (35–40 °C).

Устойчивость растений к высоким температурам называют жароустойчивостью или термотолерантностью. Высокая температура увеличивает концентрацию клеточного сока и проницаемость клеток для мочевины, глицерина, эозина и других соединений. В результате экзоосмоса веществ, растворенных в клеточном соке, постепенно снижается осмотическое давление. Однако при температурах выше 35 °C вновь отмечается рост осмотического давления из-за усиления гидролиза крахмала и увеличения содержания моносахаров. У листьев традесканции выход электролитов индуцируется под влиянием температуры, более высокой по сравнению с температурой, меняющей вязкость цитоплазмы и ее движение. При этом потеря свойства полупроницаемости тонопласта оцениваемая по выходу антоциана) вызывается лишь кратковременным действием очень высоких температур (57–64 °C). Процесс фотосинтеза более чувствителен к действию высоких температур, чем дыхание. Гидролиз полимеров, в частности белков, ускоряющийся при водном дефиците, значительно активируется при высокотемпературном стрессе. Распад белков идет с образованием амиака, который может оказывать отравляющее действие на клетки у неустойчивых к перегреву растений. У жаростойких растений наблюдается увеличение содержания органических кислот, связывающих избыточный амиак. Еще одним способом защиты от перегрева может служить усиленная транспирация, обеспечиваемая мощной корневой системой. В других случаях (суккуленты) жаростойкость определяется высокой вязкостью цитоплазмы и повышенным содержаниемочно связанной воды.

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

максимального повреждения. Растения, как и другие живые организмы, отвечают на внезапное повышение температуры быстрой активацией небольшой группы генов, кодирующих белки теплового шока (БТШ). Система БТШ – очень древняя и консервативная. Она возникла задолго до появления на Земле зеленых растений. Функция БТШ у прокариота заключается в обеспечении выживания индивидуальной клетки при экстремальных температурах. Растения же, как правило, состоят из огромного количества клеток, каждая из которых подобно прокариотическим клеткам отвечает на гипертермию индукцией экспрессии генов теплового шока и тем самым запускает программу собственного выживания. Интересно, что растение как целый организм не может контролировать работу системы теплового шока в собственных клетках. Это означает, что БТШ в растении ведут себя так, как если бы они функционировали в изолированной клетке, а не в составе многоклеточного организма. Повышение температуры среды обитания на 10–150 °С по сравнению с ее оптимальной величиной для данного вида инициирует полное перепрограммирование метаболизма, которое обеспечивает поддержание жизни клетки в жестких, «аварийных» условиях. Оно заключается в возникновении БТШ и «отключении» биохимических путей, несущественных для выживания при гипертермии. Растения отвечают на тепловой шок очень быстрой индукцией экспрессии генов теплового шока и массированным синтезом кодируемых ими белков. Так, мРНК белков теплового шока обнаруживаются в клетках уже через 3–5 мин после повышения температуры, а сами белки – через 10–15 мин. Максимальное содержание БТШ наблюдается через 0,5–3,5 ч. При этом каждая клетка синтезирует десятки тысяч копий различных молекул белков теплового шока, затем количество их начинает уменьшаться, т.е. синтез БТШ имеет кратковременный (транзитный) характер. Транзитный характер новообразования БТШ наблюдается лишь при нелетальном повышении температуры. Одновременно с торможением работы системы теплового шока восстанавливается «нормальный» клеточный метаболизм, но уже адаптированный к работе в новых условиях. При летальном повышении температуры транзитность функционирования системы теплового шока нарушается, что свидетельствует о гибели организма. Следовательно, действие белков теплового шока приурочено к начальному периоду ответа растений на повышение температуры. БТШ, временно защищая организм от гибели, тем самым создают условия для его последующей долговременной адаптации. В настоящее время выделяют пять групп белков теплового шока, которые обозначаются по молекулярным массам их основных компонентов: БТШ-90, БТШ-70, БТШ-60, БТШ-20 и БТШ-8,5. Большинство этих белков удивительно консервативны. Так, например, БТШ-70 кукурузы, дрозофилы и человека идентичны на 75 %. Все БТШ кодируются мультигенными семействами, содержащими до 10 и более генов. Главным отличием системы БТШ растений по сравнению с белками других организмов является многокомпонентность и сложность состава низкомолекулярных (15–30 кДа) полипептидов, не гомологичных соответствующим БТШ других организмов.

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

#### **Механизмы, обеспечивающие максимальную скорость синтеза БТШ.**

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

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

#### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Оптимальные температуры для жизнедеятельности культурных растений.
2. Что такое пойкилотермы?
3. Какие организмы можно назвать термофильными, а какие теплолюбивыми?
4. Что такое жаростойкость?
5. Засухоустойчивость. Механизмы приспособления растений к засухе на разных уровнях организации.
6. Методы изучения засухоустойчивости.
7. Жаростойкость. Механизмы приспособления растений к повышенным температурам.
8. Методы изучения жаростойкости.
9. Повышение устойчивости к высокой температуре.

## **Тема 4. Устойчивость растений к неблагоприятным факторам.**

### **Действие дефицита воды. Засухоустойчивость**

#### ***Ключевые вопросы темы***

1. Водный дефицит и засухоустойчивость растений.
2. Определение понятия засухи.
3. Типы засухи.
4. Влияние засухи на метаболизм растений.
5. Экологические группы растений с разной устойчивостью к дефициту воды.
6. Механизмы устойчивости растений к водному дефициту.
7. Роль стрессовых белков при засухе.
8. Влияние засухи на фотосинтез, дыхание, углеводный и азотный обмен
9. Защитные механизмы на органном и организменном уровнях.
10. Повышение устойчивости растений к засухе.

Высокая температура увеличивает концентрацию клеточного сока и проницаемость клеток для мочевины, глицерина, эозина и других соединений. В результате экзоосмоса веществ, растворенных в клеточном соке, постепенно снижается осмотическое давление. Однако при температурах выше 35 °С вновь отмечается рост осмотического давления из-за усиления гидролиза крахмала и увеличения содержания моносахаров. Как следует из таблицы 1, у листьев традесканции выход электролитов индуцируется под влиянием температуры, более высокой по сравнению с температурой, меняющей вязкость цитоплазмы и ее движение. При этом потеря свойства полупроницаемости тонопласта (оцененная по выходу антоциана) вызывается лишь кратковременным действием очень высоких температур (57–64 °С). Процесс фотосинтеза более чувствителен к действию высоких температур, чем дыхание. Гидролиз полимеров, в частности белков, ускоряющийся при водном дефиците, значительно активируется при высокотемпературном стрессе. Распад белков идет с образованием амиака, который может оказывать отправляющее действие на клетки у неустойчивых к перегреву растений. У жаростойких растений наблюдается увеличение содержания органических кислот, связывающих избыточный амиак. Еще одним способом защиты от перегрева может служить усиленная транспирация, обеспечиваемая мощной корневой системой. В других случаях (суккуленты) жаростойкость определяется высокой вязкостью цитоплазмы и повышенным содержанием прочно связанной воды.

Растения, как и другие живые организмы, отвечают на внезапное повышение температуры быстрой активацией небольшой группы генов, кодирующих белки теплового шока (БТШ). Система БТШ – очень древняя и консервативная. Она возникла задолго до появления на Земле зеленых растений. Функция БТШ у прокариот заключается в обеспечении выживания *индивидуальной* клетки при экстремальных температурах. Растения же, как правило, состоят из огромного количества клеток, каждая из которых подобно

прокариотическим клеткам отвечает на гипертермию индукцией экспрессии генов теплового шока и тем самым запускает программу собственного выживания. Интересно, что растение как целый организм не может контролировать работу системы теплового шока в собственных клетках. Это означает, что БТШ в растении ведут себя так, как если бы они функционировали в изолированной клетке, а не в составе многоклеточного организма. Повышение температуры среды обитания на 10–150 °С по сравнению с ее оптимальной величиной для данного вида инициирует полное перепрограммирование метаболизма, которое обеспечивает поддержание жизни клетки в жестких, «аварийных» условиях. Оно заключается в возникновении БТШ и «отключении» биохимических путей, несущественных для выживания при гипертермии. Растения отвечают на тепловой шок очень быстрой индукцией экспрессии генов теплового шока и массированным синтезом кодируемых ими белков. Так, мРНК белков теплового шока обнаруживаются в клетках уже через 3–5 мин после повышения температуры, а сами белки – через 10–15 мин. Максимальное содержание БТШ наблюдается через 0,5–3,5 ч. При этом каждая клетка синтезирует десятки тысяч копий различных молекул белков теплового шока, затем количество их начинает уменьшаться, т.е. синтез БТШ имеет кратковременный (транзитный) характер. *Транзитный* характер новообразования БТШ наблюдается лишь при *нелетальном* повышении температуры. Одновременно с торможением работы системы теплового шока восстанавливается «нормальный» клеточный метаболизм, но уже адаптированный к работе в новых условиях. При летальном повышении температуры транзитность функционирования системы теплового шока нарушается, что свидетельствует о гибели организма. Следовательно, действие белков теплового шока приурочено к начальному периоду ответа растений на повышение температуры. БТШ, временно защищая организм от гибели, тем самым создают условия для его последующей долговременной адаптации. В настоящее время выделяют 5 групп белков теплового шока, которые обозначаются по молекулярным массам их основных компонентов: БТШ-90, БТШ-70, БТШ-60, БТШ-20 и БТШ-8,5. Большинство этих белков удивительно консервативны. Так, например, БТШ-70 кукурузы, дрозофиллы и человека идентичны на 75 %. Все БТШ кодируются мультигенными семействами, содержащими до 10 и более генов. Главным отличием системы БТШ растений по сравнению с белками других организмов является многокомпонентность и сложность состава низкомолекулярных (15–30 кДа) полипептидов, не гомологичных соответствующим БТШ других организмов. Именно с функционированием низкомолекулярных БТШ связывают защитную роль данной системы в растениях. БТШ локализуются в ядре, цитозоле, клеточных органеллах и функционируют в клетках в виде высокомолекулярных комплексов. Система БТШ достаточно специфична по отношению к высокой температуре. Синтез всех белков теплового шока происходит лишь при повышении температуры, хотя отдельные компоненты этой системы синтезируются и в ответ на действие стрессоров другой природы. Например, в

дрозофилле свыше 100 разных факторов индуцируют синтез индивидуальных БТШ. В растениях сои транскрипция гена одного из низкомолекулярных БТШ увеличивалась в 5 – 10 раз в ответ на действие не только теплового, но и солевого шока, ионов тяжелых металлов, ингибиторов окислительного фосфорилирования и высоких концентраций гормонов.

#### **Механизмы, обеспечивающие максимальную скорость синтеза БТШ.**

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

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

Неблагоприятное действие засухи состоит в том, что растения испытывают недостаток воды или комплексное влияние обезвоживания и перегрева. Еще в 1895 г. Е. Варминг (Дания) разделил растения на 4 основных типа: ксерофиты, мезофиты, гидрофиты, гигрофиты. Ксерофиты (греч. *xerox* – сухой) – растения засушливых мест: полупустынь, саванн, степей – где воды в почве мало, а воздух сухой и горячий. Из культурных растений к этой группе относится сорго. Гигрофиты (греч. *hygros* – влажный) – наземные растения, обитающие в районах с большим количеством осадков и высокой влажностью воздуха. Наиболее типичными представителями гигрофитов являются обитатели влажной и теплой атмосферы тропических и наших тенистых лесов. Гидрофиты (греч. *gidro* – вода) – водные растения с листьями, частично или полностью погруженными в воду или плавающими. К гидрофитам относится рис. Мезофиты (греч. *mesos* – средний, промежуточный) – растения, произрастающие в условиях умеренной влажности. Засухоустойчивость – это способность растений в течение онтогенеза переносить засуху и осуществлять в этих условиях рост и развитие благодаря наличию ряда приспособительных свойств. У растений засушливых местообитаний – ксерофитов – выработались приспособления, позволяющие переносить периоды засухи.

Растения используют три основных способа защиты:

- 1) предотвращение излишней потери воды клетками (избегание высыхания),
- 2) перенесение высыхания,
- 3) избегание периода засухи.

Наиболее общими являются приспособления для сохранения воды в клетках. Группа ксерофитов очень разнородна. По способности переносить условия засухи различают следующие их типы (по П. А. Генкелю):

1. **Суккуленты** (по Н. А. Максимову – ложные ксерофиты) – растения, запасающие влагу (актусы, алоэ, очиток, молодило, молочай). Вода концентрируется в листьях или стеблях, покрытых толстой кутикулой, волосками. Транспирация, фотосинтез и рост осуществляются медленно. Они плохо переносят обезвоживание. Корневая система распространяется широко, но на небольшую глубину.

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

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

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

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

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

3. **Эфемеры** – растения с коротким вегетационным периодом, совпадающим с периодом дождей (способ избегания засухи в засушливых местообитаниях). Изучая физиологическую природу засухоустойчивости ксерофитов, Н. А. Максимов (1953) показал, что эти растения не являются сухолюбивыми: обилие воды в почве способствует их интенсивному росту. Устойчивость к засухе заключается в их способности переносить потерю воды.

Растения-мезофиты также могут приспособливаться к засухе. Изучение приспособлений листьев к затрудненным условиям водоснабжения (В. Р. Заленский, 1904) показало, что анатомическая структура листьев различных ярусов на одном и том же растении зависит от уровня водоснабжения, освещенности и т.д. Чем выше по стеблю расположен лист, тем мельче его клетки, больше устьиц на единицу поверхности, а размер их меньше, гуще сеть проводящих пучков, сильнее развита палисадная паренхима и т.д. Такого рода закономерности изменений листового аппарата получили название закона Заленского. Было выяснено, что более высоко расположенные листья часто попадают в условия худшего водоснабжения (особенно у высоких растений), но обладают более интенсивной транспирацией. Устьица у листьев верхних ярусов даже при водном дефиците дольше остаются открытыми. Это, с

одной стороны, поддерживает процесс фотосинтеза, а с другой – способствует увеличению концентрации клеточного сока, что позволяет им оттягивать воду от ниже расположенных листьев. Поскольку сходные особенности строения свойственны ряду ксерофитов, такая структура листьев получила название ксероморфной. Следовательно, возникновение ксероморфной структуры листьев – одно из анатомических приспособлений к недостатку воды, так же как заглубление устьиц в ткани листа, опущенность, толстая кутикула, редукция листьев и др.

Биохимические механизмы защиты предотвращают обезвоживание клетки, обеспечивают детоксикацию продуктов распада, способствуют восстановлению нарушенных структур цитоплазмы. Высокую водоудерживающую способность цитоплазмы в условиях засухи поддерживает накопление низкомолекулярных гидрофильных белков, связывающих в виде гидратных оболочек значительные количества воды. Этому помогает также взаимодействие белков с пролином, концентрация которого значительно возрастает в условиях водного стресса, а также увеличение в цитоплазме содержания моносахаров. Интересным приспособлением, уменьшающим потерю воды через устьица, обладают суккуленты. Благодаря особенностям процесса фотосинтеза (САМ-метаболизм) в дневные часы в условиях высокой температуры и сухости воздуха пустыни их устьица закрыты, поскольку  $\text{CO}_2$  фиксируется ночью.

Детоксикация избытка, образующегося при протеолизе амиака, осуществляется с участием органических кислот, количество которых возрастает в тканях при водном дефиците и высокой температуре. Процессы восстановления после прекращения засухи идут успешно, если сохранены от повреждения при недостатке воды и перегреве генетические системы клеток. Защита ДНК от действия засухи состоит в частичном выведении молекулы из активного состояния с помощью ядерных белков и, возможно, как в случае теплового стресса, с участием специальных стрессовых белков. Поэтому изменение количества ДНК обнаруживаются лишь при сильной и длительной засухе. Засуха вызывает существенные перестройки в гормональной системе растений: уменьшается содержание гормонов-активаторов роста – ауксина, цитокинина, гиббереллинов, стимуляторов роста фенольной природы – и возрастает уровень абсцизовой кислоты и этилена.

Приспособительный характер такого перераспределения очевиден, так как для поддержания роста необходима вода. Поэтому в условиях засухи от быстроты остановки ростовых процессов часто зависит выживание растения. При этом на ранних этапах засухи, по-видимому, главную роль играет стремительное возрастание содержания ингибиторов роста, поскольку даже в условиях сбалансированного водоснабжения клеток срочные реакции закрывания устьиц у растений осуществляются за счет ускоренного (в течение нескольких минут при водном дефиците 0,2 МПа) увеличения содержания АБК. Пороговые величины водного потенциала, вызывающие увеличение АБК у растений-мезофитов, могут зависеть от степени засухоустойчивости растений:

для кукурузы это 0,8 МПа, для сорго – 1 МПа. Содержание гормона в тканях в среднем увеличивается на порядок со скоростью 0,15 мкг/ г сырой массы в час. Закрывание устьиц уменьшает потерю воды через транспирацию. Кроме того, АБК способствует запасанию гидратной воды в клетке, поскольку активирует синтез пролина, увеличивающего водненность белков клетки в условиях засухи. АБК тормозит также синтез РНК и белков, накапливаясь в корнях, задерживает синтез цитокинина. Таким образом, увеличение содержания АБК при водном дефиците уменьшает потерю воды через устьица, способствует запасанию гидратной воды белками и переводит обмен веществ клеток в режим «покоя». В условиях водного стресса отмечается значительное выделение этилена. Так, в листьях пшеницы при уменьшении содержания воды на 9 % образование этилена возрастает в 30 раз в течение 4 ч. Выяснено, что водный стресс увеличивает активность синтетазы 1-аминоциклогексанкарбоновой кислоты, катализирующей ключевую реакцию биосинтеза этилена. При улучшении водного режима выделение этилена возвращается к норме. У многих растений при действии засухи (воздушной и почвенной) обнаружено также накопление ингибиторов роста фенольной природы (хлорогеновой кислоты, флавоноидов, фенолкарбоновых кислот). Отмеченные выше изменения содержания фитогормонов-ингибиторов наблюдаются у растений-мезофитов при засухе. У пойкилоксерофитов, переходящих при наступлении засухи в состояние анабиоза, прекращение роста не связано с накоплением ингибиторов роста.

***Вопросы для самоконтроля:***

1. Какие повреждения растений вызывает атмосферная, почвенная засуха?
2. С какими физиологическими особенностями растений связана их способность противостоять обезвоживанию при засухе?
3. Какие повреждения растений вызывает атмосферная, почвенная засуха?
4. Почему процесс роста растений особенно чувствителен к недостатку влаги?
5. На каких этапах онтогенеза растения наиболее чувствительны к засухе?
6. Какую роль при засухе играет пролин, белки-дегидрины, белки-шапероны?
7. Как различаются по устойчивости к засухе злаковые и бобовые культуры (по Н.И. Вавилову)?
8. С чем связана высокая засухоустойчивость сорго?
9. Как изменяется гормональный баланс растений при засухе?
10. С какими физиологическими особенностями растений связана их способность противостоять обезвоживанию при засухе?
11. Какие элементы технологий улучшают водный режим растений и повышают устойчивость их к засухе?

## **Тема 5 Устойчивость растений к засолению**

### ***Ключевые вопросы темы***

1. Понятие солеустойчивости.
2. Определение засоленных почв.
3. Типы засолений

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

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

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

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

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

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

Происхождение засоленных почв исследователи связывают в основном с аридным климатом – периодическим избыточным увлажнением, вызываемым высоким уровнем грунтовых вод, и быстрым испарением влаги. Так, В. А. Ковда указывает, что наиболее типичные и резко выраженные процессы соленакопления в верхнем горизонте почвы приурочены к тем областям аридного климата пустыни, где формируются озерные, почвенные и грунтовые воды максимальной минерализации. В более ослабленной форме эти процессы характерны и для других районов аридного и субаридного климата – полупустынных сухих степей и даже лесостепей.

Сущность процесса засоления почв заключается в том, что высокий уровень инсоляции резко усиливает испарение и транспирацию почвенной

влаги, в результате чего происходит скопление легкорастворимых солей грунтовых вод в верхнем, корнеобитаемом слое почвы. Кроме того, в долинах рек засоление почвы может вызываться высоким уровнем минерализованных грунтовых вод.

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

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

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

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

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

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

Процесс накопления солей, или засоление, бывает двух видов: первичное и вторичное. При первичном засолении распределение солей в почве происходит в результате различных процессов, происходящих в природе.

Различают континентальное и морское соленакопление. Вторичное засоление возникает на орошаемых площадях в результате избыточных поливов, которые повышают уровень соленых грунтовых вод и способствует аккумуляции солей в почве.

В процессе засоления почвы накапливаются самые разнообразные соли, которые представляют собой различные соединения катионов:  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Mg}_{2+}$ ,  $\text{Ca}_{2+}$  – и анионов:  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ,  $\text{HCO}_3^-$ . Чистое засоление почвы каким-либо одним видом соли в природных условиях практически не встречается – обычно в почве присутствуют смеси хлористого и сернокислого натрия в различном отношении друг с другом; в отдельных районах к этим двум основным солям примешивается карбонат натрия.

В результате сложных и разнообразных реакций, происходящих в почвенном растворе, образуются соли:  $\text{NaCl}$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  (глауберова соль),  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ , (сода нормальная),  $\text{NaHCO}_3$ ,  $\text{MgCl}_2$ ,  $\text{MgSO}_4$ ,  $\text{MgCO}_3$ ,  $\text{Mg}(\text{HCO}_3)_2$ ,  $\text{CaCl}_2$ ,  $\text{CaSO}_4$  (гипс),  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ .

***Вопросы для самоконтроля:***

1. Назовите причины накопления солей в почвах.
2. Как галофиты защищаются от высоких концентраций солей в почве?
3. Почему высокое содержание солей в почве нарушает водный режим растений?
4. Что понимают под физиологической сухостью почвы?
5. Как различаются сельскохозяйственные растения к засолению почвы?
6. Как связана солеустойчивость сельскохозяйственных растений с центрами их происхождения?
7. Назовите пути улучшения условий для выращивания растений на засоленных почвах.

**Тема 6. Атмосфера как устойчивость стрессовых воздействий.**

**Газоустойчивость.**

***Ключевые вопросы темы***

1. Понятие газоустойчивости.
2. Что такое экскалаты?
3. Устойчивость растений к  $\text{SO}_2$

Интенсивное развитие промышленности и сельскохозяйственного хозяйства привели к загрязнению окружающей среды. Ежегодно, несмотря на усиление мер контроля, увеличивается выброс газообразных

Газоустойчивость – это способность растений сохранять жизнедеятельность при действии вредных газов. На степень газоустойчивости растений влияют физико-географические и метеорологические условия. Растения не обладают сформировавшейся в ходе эволюции системой адаптаций к вредным газам, и поэтому способность противостоять повреждающему

действию газов основывается на механизмах устойчивости их к другим неблагоприятным факторам. Это связано с тем, что современная нам флора формировалась в условиях, при которых содержание вредных газов (вследствие вулканической деятельности, пожаров, химических процессов) в атмосферном воздухе было очень мало. Этот состав воздуха сформировался около 1 млрд. лет назад как следствие жизнедеятельности автотрофов. По-видимому, освобождение первичной атмосферы Земли от аммиака, сероводорода, метана, оксида углерода и др. активно осуществляли растения-автотрофы протерозойской и палеозойской эр, которые должны были обладать механизмами газоустойчивости. Но по мере увеличения кислорода в атмосферном воздухе и уменьшения содержания в нем вредных газов эти механизмы были утрачены.

Загрязнение атмосферы, связанное с расширением производственной деятельности человека, возрастает в таких катастрофических масштабах, что системы авторегуляции биосферы уже не справляются с его очисткой. В результате различных видов деятельности человека (промышленность, автотранспорт и др.) в воздух выделяется более 200 различных компонентов. К ним относятся газообразные соединения: сернистый газ ( $\text{SO}_2$ ), оксиды азота ( $\text{NO}$ ,  $\text{NO}_2$ ), угарный газ ( $\text{CO}$ ), соединения фтора и др., углеводороды, пары кислот (серной, сернистой, азотной, соляной), фенола и др., твердые частицы сажи, золы, пыли, содержащие токсические оксиды свинца, селена, цинка и т.д. В промышленно развитых странах на 52,6 % воздух загрязнен в результате деятельности транспорта, на 18,1 % – отопительных систем, на 17,9 % – в результате промышленных процессов и на 1,9 и 9,5% – от сжигания мусора и других процессов соответственно.

Загрязняющие атмосферный воздух компоненты (эксгалаты) по величине частиц, скорости оседания под действием силы тяжести и электромагнитному спектру подразделяют на пыль, пары, туманы и дым. Газы и пары, легко проникая в ткани растений через устьица, могут непосредственно влиять на обмен веществ клеток, вступая в химические взаимодействия уже на уровне клеточных стенок и мембран. Пыль, оседая на поверхности растения, закупоривает устьица, что ухудшает газообмен листьев, затрудняет поглощение света, нарушает водный режим.

По убыванию степени токсичности для растений газы можно расположить в следующие ряды: 1)  $\text{F}_2 > \text{Cl}_2 > \text{SO}_2 > \text{NO} > \text{CO} > \text{CO}_2$  или 2)  $\text{Cl}_2 > \text{SO}_2 > \text{NH}_3 > \text{HCN} > \text{H}_2\text{S}$ .

Кислые газы и пары более токсичны для растений, чем для животных, для которых второй ряд газов выглядит следующим образом:  $\text{HCN} > \text{H}_2\text{S} > \text{Cl}_2 > \text{SO}_2 > \text{NH}_3$ . Наиболее сильно газы воздействуют на процессы, протекающие в листе. Косвенный эффект загрязнения атмосферы проявляется также через почву, где газы влияют на микрофлору, почвенный поглощающий комплекс и корни растений. Кислые газы и кислые дожди нарушают водный режим тканей, приводят к постоянному подкислению цитоплазмы клеток, изменению работы транспортных систем мембран (плазмалеммы, хлоропластов), накоплению Са,

Zn, Pb, Cu. В этих условиях интенсивность фотосинтеза снижается из-за нарушения мембран хлоропластов. Кроме того, на свету быстро разрушаются хлорофилл, а и каротин, меньше – хлорофилл *b* и ксантофилл. Особенно неблагоприятно на пигментную систему хлоропластов действуют SO<sub>2</sub> и Cl<sub>2</sub>; аммиак же уменьшает содержание каротина и ксантофилла, мало влияя на хлорофиллы. Дыхание в условиях загрязнения, как правило, вначале растет, а затем снижается по мере развития повреждений. Но эти изменения нарушают рост растений, ускоряют процесс старения в них. Очень сильно страдают от кислых газов хвойные породы (суховершинность, ослабление роста ствola в толщину, уменьшение длины и увеличение числа хвоинок на побеге, быстрая потеря хвои) При длительном действии кислых газов наблюдаются значительные изменения в фитоценозах: утрата лесных пород, развитие сорной травянистой растительности. У лиственных пород кислые газы вызывают уменьшение размеров и количества листьев, индуцируют появление у них черт ксероморфности.

По характеру реакции на воздействие газов у растений различают газочувствительность (т.е. скорость и степень проявления патологических процессов под влиянием газов) и газоустойчивость.

Для газоустойчивости существенна способность растений

- 1) регулировать поступление токсичных газов,
- 2) поддерживать буферность цитоплазмы и ее ионный баланс,
- 3) осуществлять детоксикацию образующихся ядов.

В итоге в условиях задымления это способствует поддержанию фотосинтеза и синтетических процессов на достаточно высоком уровне.

Регуляция поглощения газов определяется прежде всего чувствительностью устьиц к газам; под их влиянием (особенно SO<sub>2</sub>) газоустойчивые виды быстро закрывают устьица. Устойчивость к токсическим газам может быть связана и с уровнем в клетках катионов (K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup>, Ca<sup>+</sup>), способных нейтрализовать ангидриды кислот. Обычно растения, устойчивые к засухе, засолению и другим стрессам, имеют и более высокую газоустойчивость, возможно, из-за способности регулировать водный режим и ионный состав. На это указывают усиление сернистым газом признаков ксероморфности листьев, а хлором – признаков суккулентности. Проверка газоустойчивости (по SO<sub>2</sub>) большого числа видов растений (Николаевский В.С., 1979) позволила разделить их на три группы: устойчивые, среднеустойчивые и неустойчивые. Наиболее устойчивые к SO<sub>2</sub> древесные породы (вяз, жимолость, клен, лох) оказались устойчивыми также к хлору, фтору, диоксиду азота.

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

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

**Вопросы для самоконтроля:**

1. В чем разница между газоустойчивостью и газочувствительностью растений?
2. Расположите вредные газы в порядке убывания токсичности для растений.
3. Какие изменения в клетках и растении вызывают токсичные газы?
4. Какие виды устойчивости древесных пород к токсичным газам выделены Ю.З. Кулагиным?
5. Как различаются древесные породы по газоустойчивости (по Г.М. Илькуну)?
6. Почему лишайники могут служить индикаторами чистоты воздуха?
7. В чем заключается биоиндикация загрязнения атмосферы вредными газами? Какие растения можно использовать с этой целью?
8. Какие древесные растения целесообразно использовать для озеленения промышленных зон при сильном, среднем, слабом загрязнении воздуха? Ответ обоснуйте.

**Тема 7. Устойчивость к истеканию зерна и прорастанию его в колосе**

**Ключевые вопросы темы**

1. Энзимомикозное истощение семян.
2. Причины энзимомикоза.
3. Пути повышения устойчивости зерна к прорастанию в колосе.

Энзимомикозное истощение семян представляет собой процесс постепенного разрушения структуры зерновых культур вследствие воздействия микроорганизмов и ферментов, присутствующих внутри самого семени либо поступающих извне. Это явление существенно снижает качество посевного материала и урожайность последующих поколений растений.

Патогенные микроорганизмы: бактерии и грибы, поражающие зерно, выделяют токсины и ферменты, разрушающие клеточные мембранные и белки зародыша.

Физиологические процессы: активные ферментативные реакции в семенах, инициированные влажностью и температурой, приводят к потере энергии и питательных веществ.

Условия хранения: неправильные условия хранения (например, высокая влажность и температура) способствуют активизации патогенных организмов и усилиению разрушительных процессов.

Последствия энзимомикоза:

- снижение всхожести и жизнеспособности семян,
- ухудшение качества продукции переработки (муки, крупы),
- увеличение потерь урожая при хранении.

Прорастание семян непосредственно в поле перед уборкой («прорастание на корню») является серьёзной проблемой агропроизводства. Оно ведет к снижению качества зерна, уменьшению выхода муки и хлебопекарных свойств хлеба.

Факторы риска: Высокая влажность воздуха, частые дожди, низкая температура, ранние сроки созревания.

Основные причины прорастания:

- недостаточная зрелость семян.
- нарушение условий уборки и сушки зерна.
- наличие возбудителей болезней (микроорганизмов).
- активизация физиологических процессов при неблагоприятных погодных условиях.

Зерновые культуры имеют определенный период покоя, в течение которого семена находятся в состоянии замедленного метаболизма и неспособны к прорастанию даже при благоприятных условиях среды. Этот механизм служит естественным защитным барьером против преждевременного прорастания.

Однако ряд факторов может нарушить этот баланс и привести к активации прорастания ещё до момента уборки:

- несвоевременные осадки.
- некачественное хранение собранного урожая.
- использование сортов с коротким периодом покоя.

Для предотвращения проблемы и снижения рисков используются разные методы защиты:

**Агротехнические меры:**

Выбор устойчивых сортов пшеницы и ржи с длительным периодом покоя.

Применение удобрений и микроудобрений, повышающих устойчивость растения к неблагоприятным условиям.

Регулирование сроков посева и обработки почвы.

**Биотехнологические подходы:**

Обработка семян фунгицидами и биостимуляторами роста, способствующими повышению иммунитета растений.

Улучшение генетической селекции новых сортов с повышенной устойчивостью к патогенам и стрессовым факторам окружающей среды.

**Современные технологии:**

Усовершенствование технологий сушильного оборудования и хранилищ для поддержания оптимальных условий влажности и температуры.

Мониторинг климатических изменений и использование автоматизированных систем управления урожаем.

Таким образом, обеспечение устойчивого производства высококачественного зерна требует комплексного подхода, включающего внедрение современных агротехнических методов, биотехнологий и улучшение инфраструктуры хранения сельскохозяйственной продукции.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Какие погодные условия способствуют развитию энзимомикозного истощения семян?
2. Какие ферментные системы стимулируют истекание зерна?
3. Чем опасны начальные стадии прорастания зерна?
4. Что является причиной углеводнобелкового истощения сеян?

## **Тема 8. Устойчивость растений к алюминию на кислых почвах.**

### **Ключевые вопросы темы**

1. Причины токсичности кислых почв
2. Классификация растений по степени устойчивости к алюминию
3. Быстрые и медленные токсические эффекты алюминия
4. Физиологические механизмы устойчивости к алюминию

Почва считается кислой, если показатель pH ниже 5,5. Основной причиной токсичности кислых почв является повышенная доступность ионов алюминия ( $Al^{3+}$ ). Когда кислотность почвы увеличивается, алюминий переходит из неактивной формы в подвижную, становясь доступным для поглощения растениями. Ионы  $Al^{3+}$  легко связываются с клеточными мембранами и нарушают работу ферментов, мембранных каналов и транспортировку веществ внутри клетки.

Растения различаются по способности переносить высокую концентрацию алюминия в почве. Их классифицируют следующим образом:

**Алюминиевые гиперчувствительные** — быстро реагируют на присутствие алюминия, прекращая рост и гибнут даже при низкой концентрации  $Al^{3+}$ .

**Умеренно чувствительные** — начинают испытывать стресс при высоких уровнях алюминия, но сохраняют жизнеспособность дольше.

**Устойчивые** — эффективно сопротивляются токсическому воздействию алюминия благодаря особым механизмам защиты.

Примеры типичных представителей каждой группы:

Гиперчувствительные: большинство злаков, люцерна, клевер. о

Умеренно чувствительные: горох, фасоль, рапс.

Устойчивые: гречиха, лен, некоторые сорта пшеницы.

**Токсическое действие алюминия**

Ионы алюминия оказывают негативное влияние на растения несколькими путями:

Блокируют всасывание кальция и магния, необходимых для формирования мембран и функционирования белков. Повреждают плазматические мембранны, нарушая целостность цитоплазмы и транспорта питательных веществ. Ингибируют деление клеток меристемы, особенно в зоне растущих кончиков корней. Стимулируют выработку активных форм кислорода,

провоцируя окислительный стресс.

Быстрое воздействие алюминия наблюдается сразу после контакта растения с ним и выражается в остановке роста корней, снижении общей длины корневых волосков и увеличении числа поврежденных клеток. Медленное воздействие развивается постепенно и связано с накопительным эффектом накопления алюминия в тканях, которое вызывает ухудшение общего здоровья растения и снижение производительности.

Устойчивость растений к алюминию обеспечивается комплексом защитных реакций:

Выделение органических кислот (лимонной кислоты, яблочной кислоты) в ризосферу, образующих комплексы с алюминием и предотвращающих его проникновение в корень.

Накопление фосфатов и кремния, повышающих стабильность клеточных стенок и защищающих от повреждения  $\text{Al}^{3+}$ .

Активизация антиоксидантных систем, нейтрализующих активные формы кислорода, вызванные действием алюминия.

Формирование структурных барьеров в клетках корня, препятствующих диффузии алюминия в ткани.

Эти защитные реакции позволяют устойчивым видам успешно расти на кислых почвах, обеспечивая стабильный урожай даже в условиях повышенной доступности алюминия.

Изучение механизма устойчивости растений к алюминию играет ключевую роль в разработке методов адаптации земледелия на кислых почвах. Использование сортов с генетической устойчивостью к алюминию, применение известкования и удобрений помогает минимизировать негативные последствия закисления почвы и повысить эффективность аграрного производства.

### ***Вопросы для самоконтроля***

В чем причина токсичности кислых почв?

В чем заключается неблагоприятное действие подвижных форм алюминия на растения?

Как влияют ионы алюминия на усвоение фосфора растениями.

Какие методы используют для отбора устойчивых к алюминию форм растений?

## **Тема 9. Переувлажнение как источник стресса. Гипоксия и аноксия.**

### ***Ключевые вопросы темы***

1. Определение понятий гипо- и аноксии.
2. Анатомо-морфологические приспособления растений для произрастания на переувлажненных почвах
3. Гормональная регуляция при гипо- и аноксии.

Способность организмов переносить условия гипо- и аноксии, т.е. временный дефицит или отсутствие кислорода, широко распространена в природе, но на растениях изучена меньше, чем у животных. При затоплении или заболачивании почвы воздух вытесняется из нее водой. Морфолого-анатомические приспособления к корневой гипоксии

При ограничении доступа кислорода к корням в результате затопления или переувлажнения растения пытаются сохранить необходимый для выживания уровень его в тканях. Этому способствуют разнообразные морфолого-анатомические и физиологические приспособления.

В условиях ограниченной аэрации отмечаются определенные морфологические изменения корней. Они укорачиваются, утолщаются, не образуют достаточного количества корневых волосков. Некоторые виды растений способны переносить периоды затопления благодаря поверхностной корневой системе или развивающимися дополнительными корнями, когда основные погибают при погружении в воду.

Для представителей болотной флоры типичны также глубокие структурные изменения в анатомическом строении тканей – образование непрерывной системы воздухоносных полостей (аэренихимы), по которой воздух идет от надземных частей растений к корням. Возникновение аэренихимы при ограничении доступа кислорода к корням происходит не только у водных растений, но и мезофитов: кукурузы, ячменя, пшеницы. Увеличение объемов воздухоносных полостей наблюдается в дополнительно образующихся адвентивных корнях. У видов, устойчивых к недостатку кислорода, полости межклетников гораздо больше, чем у неустойчивых.

Гидрофиты наиболее приспособлены к жизни в условиях затопления. Наличие воздухоносной ткани помогает поступлению атмосферного кислорода в органы, расположенные в воде. Кроме того, кислород, образующийся в процессе фотосинтеза, расширяясь при нагревании листьев солнечными лучами, накачивается по этим полостям в корни и поддерживает их дыхание.

Аэренихима позволяет листьям этих растений плавать. У гидрофитов не развивается механическая ткань. Отсутствие механических тканей компенсируется плавучестью отдельных органов, например, листьев. У погруженных в воду растений на поверхности не образуются кутин и суберин, благодаря чему они могут поглощать питательные вещества всей поверхностью дополнительно к тому, что поглощает корневая система. У погруженных в воду листьев отсутствует транспирация, а у плавающих она интенсивна.

Восходящий ток воды поддерживается у этих растений благодаря корневому давлению и выделению воды через гидатоды – водяные устьица. Эти растения не выносят даже небольшого обезвоживания. Метаболические и молекулярные механизмы адаптации к дефициту кислорода. Помимо механизмов ухода от недостатка кислорода растения используют метаболические и молекулярные адаптивные реакции. Прежде всего, следует

говорить о дыхании, липидном и гормональном обмене, а также о новообразовании белков аноксии.

Многим растениям, устойчивым к недостатку кислорода, свойственна низкая интенсивность дыхания даже в нормальных для них условиях обитания.

Она характерна для плавающих и особенно погруженных листьев полупогруженных растений по сравнению с воздушными, для корневищ гигрофитов, для корней ряда устойчивых растений в отличие от неустойчивых. Низкая интенсивность дыхания отражает, вероятно, пониженную интенсивность обменных процессов и более экономное потребление кислорода, что позволяет растению стабилизировать процесс дыхания, сохраняя его почти без изменений в условиях кислородного дефицита.

Качественные перестройки дыхания играют важную роль в обмене веществ.

Гормональная регуляция при гипо- и аноксии

Все изменения в клетках растений связаны с гормональным балансом.

При аноксии, как и при других воздействиях, уровень стимуляторов роста растений (ИУК, ГБ, ЦК) падает, а ингибиторов (АБК, этилена, жасмоновой кислоты) возрастает.

Накопление АБК происходит и при корневой гипоксии, но в большей мере при аноксии. АБК подавляет синтез мРНК аэробных белков и индуцирует работу генов, кодирующих анаэробные белки. У приспособленных растений первоначальное повышение количества АБК сменяется его снижением в результате интенсивного выделения в окружающую среду, что рассматривается как приспособление для снятия торможения обмена веществ в анаэробных условиях. Происходит также перераспределение АБК по органам растений: у риса ее становится меньше в колеоптилях и больше в листьях и корнях, что хорошо согласуется с прекращением роста последних.

### ***Вопросы для самоконтроля:***

1. Как различаются сельскохозяйственные культуры по устойчивости к затоплению?
2. С чем связана высокая устойчивость риса к затоплению?
3. Назовите основные пути приспособления растений к гипоксии и аноксии.
4. Какие изменения у растений претерпевает процесс дыхания при затоплении почвы?
5. Почему при переувлажнении возникает опасность полегания растений?
6. Назовите пути повышения устойчивости растений к недостатку кислорода в почве.

## **Тема 10. Устойчивость растений к уплотнению почвы**

### ***Ключевые вопросы темы***

1. Уплотнение почвы сельскохозяйственными машинами.
2. Влияние переуплотнения почвы на физиологические процессы растения.
3. Пути решения проблемы уплотнения почв в агроэкосистемах.

Агрофизические свойства почвы и проникающая способность корней  
Уплотнение почвы сельскохозяйственными машинами.

Агрофизика изучает физические характеристики почвенных горизонтов, включая плотность, порозность, влагоёмкость и воздухопроницаемость. Наиболее важным аспектом является изменение плотности верхнего слоя почвы вследствие эксплуатации сельскохозяйственной техники.

Механическое воздействие машин и оборудования способствует образованию плотной корки поверхности, снижению содержания воздуха и ухудшению условий роста корней. Особенно заметно уплотнение проявляется в пахотном слое глубиной до 30 см. Интенсивность механического воздействия зависит от массы машины, ширины колеи и типа колёс. Это негативно сказывается на развитии корневой системы растений, снижает доступ кислорода и питательных веществ, вызывая замедление роста и снижение урожайности.

Уплотнённая почва уменьшает глубину проникновения корней и затрудняет поступление воды и элементов питания, приводя к значительному уменьшению продуктивности сельскохозяйственных культур

### ***Сравнительная устойчивость полевых культур к уплотнению***

Различные виды культурных растений проявляют неодинаковую реакцию на уплотнение почвы. Некоторые культуры обладают большей устойчивостью благодаря особенностям анатомии корня и физиологическим адаптациям.

Например, зерновые культуры, такие как пшеница и рожь, имеют глубокие корни и способны проникать сквозь плотные слои почвы. Однако кукуруза и подсолнечник значительно сильнее страдают от уплотнения, поскольку их корневая система менее развита и плохо приспособлена к неблагоприятным условиям.

Наиболее чувствительными культурами являются картофель, морковь и свёкла, так как плотная структура почвы препятствует нормальному развитию клубней и корнеплодов (таблица 2). Эти растения требуют специальных агротехнических мероприятий для поддержания оптимального состояния почвы.

Таблица 2 – Устойчивость полевых культур к уплотнению

Культура	Уровень устойчивости
Пшеница	Высокая
Рожь	Средняя
Кукуруза	Низкая
Подсолнечник	Очень низкая
Картофель	Крайне низкая

## **Влияние уплотнения почвы на жизнедеятельность растений**

### **Водный обмен**

Уплотнение почвы существенно влияет на процессы водного обмена растений. Плотная почва характеризуется снижением порового пространства, что ограничивает проникновение влаги внутрь почвенного профиля. Вода задерживается преимущественно в верхнем слое, создавая условия избыточного увлажнения поверхностных зон и дефицита влаги в нижних горизонтах.

При недостаточном доступе кислорода возникает анаэробный режим, способствующий накоплению токсичных продуктов метаболизма, повреждению клеток корней и угнетению ростовых процессов. Нарушение нормального поступления воды и растворённых минеральных солей приводит к обезвоживанию тканей и потере тургора.

Таким образом, уплотнение почвы нарушает важнейшие жизненные процессы растений, отрицательно влияя на развитие корневой системы, фотосинтез, минеральное питание и общий уровень урожая.

Проблема уплотнения почвы имеет важное значение для повышения эффективности сельского хозяйства. Понимание механизмов влияния механических нагрузок на почву позволяет разрабатывать эффективные меры профилактики и коррекции неблагоприятных последствий уплотнения. Правильная организация обработки почвы, использование лёгких тракторов и рациональное распределение нагрузки способствуют улучшению плодородия земель и повышению урожая важнейших сельскохозяйственных культур.

Для устойчивого развития растениеводства важно учитывать особенности отдельных видов растений, применять адаптивные технологии возделывания и регулярно проводить мониторинг состояния почвы с целью своевременного выявления признаков её деградации.

### ***Вопросы для самоконтроля:***

1. Сравнительная устойчивость полевых культур к уплотнению.
2. Влияние уплотнения почвы на жизнедеятельность растений. Пути повышения устойчивости к уплотнению почвы
3. Уровень устойчивости различных сельскохозяйственных культур к переуплотнению почвы
4. Агротехнические методы борьбы с уплотнением почв.

## **Тема 11. Минеральный стресс растений**

### ***Ключевые вопросы темы***

1. Физиологические аспекты минерального питания
2. Влияние дефицита элементов питания на растение
3. Фотосинтез и эффективность использования азота

Растение получает необходимые элементы питания из почвы посредством активного транспорта веществ через клеточные мембранны корня. Недостаточность отдельных минеральных компонентов нарушает физиологию растения, вызывая характерные симптомы недостатка. Например, дефицит калия замедляет синтез белков, вызывает снижение тургора клеток и ослабление иммунной защиты. Дефицит фосфора снижает интенсивность процессов деления клеток, угнетает ростовые процессы, задерживая цветение и плодоношение. Важнейшие признаки нехватки кальция включают нарушение роста меристемных тканей и образования новых органов, включая корни и листья.

### **Мембранный транспорт**

Процесс поглощения питательных веществ осуществляется преимущественно через плазмалемму корневых клеток. Для переноса минералов через биологические мембранны существует два основных механизма:

Активный транспорт требует затрат энергии АТФ и включает работу ион-переносящих насосов, поддерживающих градиент концентрации ионов внутри клетки.

Пассивный транспорт, происходящий путем диффузии и облегченной диффузии, не потребляет энергию и зависит от электрохимического потенциала вещества.

Нарушение функций ионных каналов и переносчиков вследствие стресса ведет к снижению эффективности усвоения элементов питания растением.

### **Азотное питание**

Азот является ключевым элементом, необходимым для синтеза аминокислот, нуклеиновых кислот и ферментов. Он оказывает значительное воздействие на развитие всех частей растения, особенно корней.

#### **Влияние азотного питания на рост и развитие корней**

При достаточном уровне нитратного и аммонийного азота наблюдается интенсивный рост боковых корней и улучшение общего развития корневой системы. Это связано с активацией метаболизма ауксинов и цитокининов, регулирующих деление клеток и дифференцировку ткани. Напротив, нехватка азота уменьшает длину и количество боковых корней, ухудшая способность растения усваивать воду и минералы.

#### **Эффективность использования азота растениями**

Эффективность усвоения азота зависит от множества факторов, среди которых наиболее значимы состояние корневой системы и активность процесса фотосинтеза.

#### **Роль корневой системы в эффективном использовании азота**

Корневая система обеспечивает всасывание воды и растворенных минеральных солей, включая соединения азота. Чем больше площадь поверхности контакта корня с почвой, тем эффективнее проходит процесс абсорбции необходимых соединений. Оптимальное распределение активных зон корневого волосяного слоя способствует увеличению площади

соприкосновения с субстратом, способствуя максимальному извлечению питательных веществ.

#### **Фотосинтез и эффективность использования азота**

Фотосинтез представляет собой ключевой источник углеводов, используемых для поддержания энергетических потребностей растительного организма. Наряду с этим, энергия, производимая в ходе фотосинтеза, необходима для ассимиляции азота, формирования амидов и белка. Повышенная продуктивность фотосинтеза улучшает использование азота, увеличивая урожайность и качество продукции.

Таким образом, обеспечение оптимального баланса макроэлементов, эффективное функционирование корневой системы и высокий уровень активности фотосинтеза способствуют повышению устойчивости растений к минеральному стрессу и улучшению показателей роста и урожая.

Изучение влияния минерального стресса на растения позволяет выявить механизмы адаптации и разработать меры профилактики негативных последствий недостаточности питания. Корректировка условий выращивания, оптимизация удобрений и поддержание благоприятных условий окружающей среды являются важнейшими элементами стратегии управления качеством сельскохозяйственной продукции и повышения устойчивости агроэкосистемы.

#### ***Вопросы для самоконтроля:***

1. Физиологические аспекты минерального питания
2. Влияние дефицита элементов питания на растение
3. Мембранный транспорт
4. Азотное питание
5. Влияние азотного питания на рост и развитие корней
6. Эффективность использования азота растениями
7. Роль корневой системы в эффективном использовании азота
8. Фотосинтез и эффективность использования азота

## **Тема 12. Устойчивость растений к тяжелым металлам**

#### ***Ключевые вопросы темы***

1. Естественные и техногенные источники ТМ
2. Типы и классы геохимических барьеров по А.И. Перельману
3. Подвижность тяжелых металлов.
4. Токсичное действие ТМ: свинца, кадмия, ртути, мышьяка, никеля, хрома, фтора, стронция на растения.
5. Значение металлов для живых организмов.

Тяжелые металлы поступают из минеральных пород при почвообразовательном процессе; в атмосферу - при извержении вулканов, природных пожарах, выветривании горных пород и т.п.

Основная масса тяжелых металлов в экосистемах формируется за счет содержания в почвообразующей породе. Также пополнение этих элементов происходит за счет деятельности человека. Загрязнение почв вокруг промышленных центров происходит в основном под действием выбросов вредных соединений от промышленных предприятий и транспорта. Широко используются в промышленности и являются активными загрязнителями окружающей среды Cd, Pb, Zn, Hg, Cu. В среднем по европейской территории России концентрация свинца в воздухе достигает 12 мкг/л, кадмия – 0,15 мкг/л, ртути – более 0,08 мкг/л. Годовой поток этих элементов на квадратный метр земной поверхности составляет, соответственно: 8 мг, 0,1мг и 0,06мг, в городах с развитой промышленностью – гораздо больше.

Основными загрязнителями являются энергетическая и металлургическая отрасли и связанные с ними добыча углеводородного сырья и переработка рудосодержащих пород. Сжигание угля, горючих сланцев и нефти вызывает преимущественное и более интенсивное загрязнение, чем металлургическое производство. Ежегодно сжигается до 5 млрд. т горючих ископаемых. Почти все металлы можно найти в золе угля и нефти порой в концентрациях, которые экономически оправдывают извлечение их из золы. Масштабы использования ископаемого топлива так велики, что именно сжигание угля, горючих сланцев и нефти вызывает основное загрязнение, более интенсивное, чем металлургическое производство. Если принять во внимание, что к настоящему времени добыто более 130 млрд. т угля и 40 млрд т нефти, то вместе с золой поступили на поверхность земли миллионы тонн металлов, значительная часть которых аккумулирована в верхних горизонтах почв.

При бурении скважин на нефть и газ с пластовыми водами и шламами на поверхность почвы поступает значительное количество тяжелых металлов. С выхлопными газами на почву попадает более 250 тыс. т свинца в год; это главный источник загрязнения почв свинцом. Исследования Л.Н. Скипина и др. (2007) показали, что загрязнение свинцом и кадмием придорожных полос автомагистралей достигает 100 м. Агропромышленный комплекс также участвует в формировании антропогенного загрязнения металлами, которые входят в состав удобрений и пестицидов Л.Г. Бондарев (1976) подсчитал возможное поступление металлов на поверхность почвенного покрова в результате производственной деятельности человека при полном исчерпании рудных запасов, сжигании имеющихся запасов угля и торфа и сравнил их с возможными запасами металлов, аккумулированных в гумосфере к настоящему времени. Полученная картина позволяет составить представление о тех изменениях, которые человек в состоянии вызвать в течение 500-1000 лет, на которые хватит разведанных полезных ископаемых.

По мере удаления от источника выброса уменьшается уровень загрязнения почв. Чем больше скорость ветра, тем активнее разбавление выброса воздушной массой и тем меньше загрязнение на единице площади. Рассеиванию выбросов, уменьшению их концентрации также способствует турбулентный обмен воздушных масс. При температурной инверсии

турбулентный обмен ослабляется и поле рассеивания загрязнителей сокращается при увеличении их концентрации.

Влажность воздуха также влияет на распределение продуктов выбросов. Твердые частицы конденсируют на себя влагу, что увеличивает их размеры и массу и ведет к выпадению на земную поверхность вблизи источника загрязнения.

Промывные явления в почвах, возникающие при обилии осадков и низкой водоудерживающей способности, приводят к переносу тяжелых металлов вглубь почвенного профиля, за счет вымывания из верхних слоев.

Помимо метеорологических факторов на характер распределения загрязнителей, тяжелых металлов, оказывает Химические элементы и их соединения, попадая на поверхность почв в ландшафтно-геохимические системы, претерпевают ряд превращений, рассеиваются или накапливаются в зависимости от характера геохимических барьеров, свойственных данной территории. Геохимические барьеры были определены А.И. Перельманом (1961) как участки зоны гипергенеза, на которых изменение условий миграции приводит к накоплению химических элементов. В основу классификации барьеров положены виды миграции элементов. А. И. Перельман выделяет четыре типа и несколько классов геохимических барьеров.

Биогеохимические барьеры — для всех элементов, которые перераспределяются и сортируются живыми организмами (O, C, H, Ca, K, N, Si, Mg, P, S и др.);

2. Физико-химические барьеры: 1) окислительные – железный или железомарганцевый (Fe, Mn, Co), марганцевый (Mn), серный (S); 2) восстановительные – сульфидный (Fe, V, Zn, Ni, Cu, Co, Pb, U, As, Cd, Hg, Ag, Se), глеевый (V, Cu, U, Ag, Se); 3) сульфатный и карбонатный (Ba, Ca, Sr); 4) щелочной (Fe, Ca, Mg, Sr, Zr, Cu, Ni, Co, Pb, Cd); 5) кислый ( $\text{SiO}_2$ ); 6) испарительный (Ca, Na, Hg, F, S, Sr, Cl, Pb, Ni, U); 7) адсорбционный (Ca, K, Mg, Pb, V, Cr, Zn, Ni, Co, U, As, Hg, Ra); 8) термодинамический (Ca, S);

3. Механические барьеры (Fe, Ti, Cz, Ni, Th, Sn, W, Hg, Pt, Pd);

4. Техногенные барьеры.

Окислительно-восстановительные условия и реакция среды резко изменяют поведение тяжелых металлов в ландшафте. Миграционная способность меди, никеля, кобальта, цинка в резко восстановительных условиях уменьшается на 1-2 порядка, по сравнению с окислительными. В окислительных условиях в кислой среде медь, цинк, никель, ртуть, свинец более подвижны, чем в нейтральной или щелочной, а мышьяк, молибден, ванадий, селен более подвижны в щелочной среде, чем в кислой.

Геохимические барьеры существуют не изолированно, а в сочетании друг с другом, образуя сложные комплексы. Они регулируют элементный состав потоков веществ, от них в большой мере зависит функционирование экосистем.

Продукты техногенеза в зависимости от их природы и той ландшафтной обстановки, в которую они попадают, могут либо перерабатываться природными процессами и не вызывать существенных изменений, либо

сохраняться и накапливаться, губительно влияя на все живое. И тот и другой процесс определяются рядом факторов, анализ которых позволяет судить об уровне геохимической устойчивости ландшафтов и прогнозировать характер их изменений под влиянием техногенеза. С понятием геохимической устойчивости тесно связаны вопросы подвижности тяжелых металлов в агроландшафтах.

#### Подвижность тяжелых металлов

Тяжелые металлы в почвах могут находиться в виде ионов, различных органических или минеральных соединений, обладающих той или иной степенью подвижности и опасности для живых организмов. И.Г. Важенин (1982) предложил для характеристики состояния почвы по наличию в ней потенциально токсических элементов определять следующие их четыре формы:

1. Валовое количество тяжелого металла, извлекаемое после озоления сильными кислотами (6н  $\text{HNO}_3$ , «царской водкой» и др.);
2. Концентрация тяжелого металла, переходящего в 1-нормальную (1 н)  $\text{HCl}$  вытяжку;
3. Концентрация тяжелого металла, извлекающегося ацетатно-аммонийным буфером (ААБ) с рН 4,8;
4. Концентрация тяжелого металла в водной вытяжке.

Валовое количество тяжелого металла характеризует общую загрязненность почвы, но не отражает степени доступности элементов для растения. Таким образом, практического значения для экологии или земледелия эта форма не имеет. Концентрация тяжелого металла, извлекаемого 1 н кислотной вытяжкой, свидетельствует об общем количестве или запасе подвижной формы тяжелого металла. Эта форма отражает общее содержание ТМ (тяжелых металлов) в почве. Третья форма характеризует наиболее мобильную часть подвижных запасов ТМ в почве. Последняя четвертая форма характеризует степень подвижности элементов в почве. Высокое содержание водорастворимой формы ТМ может приводить не только к загрязнению растительной продукции, но и к резкому снижению урожая вплоть до его полной гибели. Наибольшее народнохозяйственное значение имеют формы, извлекаемые 1 н кислотной вытяжкой и ацетатно-аммонийным буфером (ААБ).

Наиболее подвижная и доступная для растений часть соединений тяжелых металлов в почве та, что содержится в почвенном растворе. Количество поступивших в почвенный раствор ионов металлов определяет токсичность конкретного элемента в почве. Состояние равновесия в системе твердая фаза – раствор определяет сорбционные процессы, характер и направленность которых зависит от свойств и состава почвы. Например, кислотность, содержание органических веществ, гранулометрический состав. Влияние свойств почвы на подвижность тяжелых металлов и их переход в водную вытяжку подтверждают данные о разном количестве водорастворимых соединений Zn, Pb, Cu, Cd, переходящих из почв с различным уровнем плодородия при одинаковых дозах внесенных металлов.

## **Значение металлов для живых организмов**

Тяжелые металлы, поступая из почвы в растения, передаваясь по цепям питания, оказывают токсичное действие на растения, животных и человека.

**Медь (Cu)** играет значительную роль в некоторых физиологических процессах: фотосинтезе, дыхании, перераспределения углеводов, метаболизме протеинов, восстановлении и фиксации азота. Медь оказывает влияние и на механизмы, определяющие устойчивость растений к заболеваниям.

Медь обычно содержится в черноземных почвах в количестве 20-30 мг/кг. Предельно допустимая концентрация (ПДК) меди составляет 55 мг/кг почвы. Загрязнение почв медью ухудшает ее физические и химические свойства: уменьшается число микроагрегатов, снижается их водопрочность, т.е. возникает опасность эрозии и уплотнения. При увеличении концентрации меди в почвах возрастает объем подвижной фракции гумуса (фульвокислот), гидролитическая кислотность и уменьшается число обменных катионов.

Несмотря на общую толерантность растительных видов и генотипов к меди, этот элемент все же рассматривается как сильно токсичный. При высоких концентрациях меди в почве возникают токсические эффекты, такие как хлороз и пороки развития корневой системы.

Токсичное действие меди на растение в значительной степени зависит от адсорбционной способности и реакции почв. На легких кислых почвах медь в концентрации 5-7 кг/га негативно влияет на развитие растений, в то время как на торфяных почвах количество 75 кг/га не оказывает такого эффекта. Содержание меди в растениях зависит от ее концентрации в почве, фазы вегетации и сорта растений. В незагрязненных районах содержание меди в растениях колеблется от 1 до 30 мг/кг сухой массы. Концентрация, превышающая 20 мг/кг сухой массы, условно считается пороговой, определяющей области нормального и избыточного содержания. В надземной части растения содержание меди составляет в среднем 5-10 мг/кг и редко превышает 30 мг/кг в расчете на сухую массу. При повышенной концентрации (20 мг/кг) снижается дыхание растений. При концентрации 20 мг/кг корма становятся токсичны для овец, а при 15 мг/кг – для ягнят.

Медь один из наименее подвижных тяжелых металлов. Множество органических и минеральных соединений образует различные по растворимости комплексы с медью. В почвах с высоким содержанием органического вещества и глины подвижность металла низкая. Поэтому способность почв связывать медь в значительной степени зависит от характера и количества органического вещества.

**Цинк (Zn)** выполняет важные функции в физиологии растений, связанные с дыханием, метаболизмом углеводов, протеинов, фосфатов, а также с образованием ДНК и рибосом. Также повышает устойчивость растений к сухим и жарким погодным условиям, к бактериальным и грибковым заболеваниям. Большинство растительных видов и генотипов обладают высокой толерантностью к избыточным количествам цинка. Симптомы токсикоза – это хлороз, особенно у молодых листьев, и ослабление роста

растений. Обычное содержание цинка в частях растений, бедных хлорофиллом, 7-27 мг/кг сухого вещества.

На загрязненных цинком почвах растения накапливают главную долю цинка в корневой системе. При оптимальном уровне содержания цинка в почве он может перемещаться из корней и накапливаться в верхних частях растений.

Содержание цинка в почве колеблется от 10 до 80 мг/кг, чаще всего оно составляет 30-50 мг/кг. В растениях цинк становится токсичным при концентрации более 400 мг/кг (на сухую массу), по-видимому, вследствие снижения адсорбции других важных элементов. Элемент отличается сравнительно низкой токсичностью для животных, допустимый предел потребления человеком – 50 мг.

Накопление избыточного количества отрицательно влияет на большинство почвенных процессов: вызывает изменение физических и физико-химических свойств почв, снижает биологическую активность. Избыток цинка подавляет жизнедеятельность микроорганизмов, вследствие чего нарушаются процессы преобразования органического вещества в почвах, ферментативного разложения целлюлозы, дыхание, действие уреазы и т.д.

В почвах цинк достаточно подвижен. Миграция цинка по профилю почвы, а также поступление его в растения более интенсивно происходят в песчаных и кислых почвах, что обусловлено механическим составом и низкой емкостью катионного обмена. Закрепление цинка гумусовыми веществами также снижает его подвижность в почвах.

**Свинец (Pb)** – сильный токсикант. Фоновая концентрация в почвах находится в пределах 0,1-2 мг/кг, а в верхних горизонтах почв может варьировать в пределах от 3 до 200 мг/кг. При этом средние значения по типам почв находятся в пределах 10-67 мг/кг.

Свинец является одним из наиболее токсичных элементов для растений. Он негативно действует на фотосинтез, деление клеток, поглощение воды, инактивирует дыхание, нарушает обмен веществ, является ингибитором ряда ферментов, в т.ч. содержащих –SH-1 группы, снижает доступность фосфора, калия, кальция, железа и марганца. Отрицательно влияет он и на биологическую деятельность в почве, снижая численность микроорганизмов, ингибируя активность многих почвенных ферментов и ферментов бактерий. Особенно ядовитым соединением является тетраэтилсвинец, который добавляют к бензину для подавления детонации. При сгорании 1 л горючего в воздух попадает 200-400 мг свинца. В год один автомобиль выбрасывает около 1 кг свинца.

В природных условиях свинец присутствует во всех растениях, нормальное содержание в подземных органах трав определено в интервале от 1,5 до 14,0 мг/кг сухого вещества. Однако в растениях, растущих на загрязненных большими количествами свинца почвах, происходит его накопление. Например, при содержании в почве 800 мг/кг свинца в листьях растений было обнаружено до 27 мг/кг свинца. При содержании 3980 мг/кг свинца в почве было обнаружено в пересчете на сухую массу 159 м/кг в

листьях, 13 м/кг в бобах фасоли, более 40 мг/кг в соломе и 6,7 мг/кг в зерне ржи. Свинец, переносимый по воздуху, легко поглощается растениями через листья. Накопление атмосферного свинца у растений вблизи автомобильных дорог может достигать 12,0 значений предельно допустимой концентрации (ПДК). Свинец в основном накапливается в корнях, но в условиях его высокой концентрации – и в листьях.

Свинец обладает способностью передаваться по цепям питания, накапливаясь в тканях растений, животных, человека. При скармливании животным кормов, содержащих 3 мг/кг свинца в сухой массе, металл накапливается в тканях. Токсичное действие свинца наиболее серьезно проявляется у жвачных животных, так как он длительное время находится в пищеводе, что увеличивает степень его поглощения. Накопление свинца в организме человека может вызвать заболевания, связанные с поражением нервной системы, цирроз печени, гипертонию. Доза свинца, равная 100 мг/кг сухого веса корма, считается летальной для животных. Время биологического полураспада соединений достигает нескольких лет.

Свинцовая пыль оседает на поверхности почв, адсорбируется органическим веществом, передвигается по профилю с почвенными растворами, но выносится за пределы почвенного профиля в небольших количествах. Благодаря процессам миграции в условиях кислой среды образуются техногенные аномалии свинца в почвах протяженностью до 100 м. Максимальное накопление отмечено в супераквальных ландшафтах межхолмовых понижений, где соединения свинца сорбируются коллоидами. В подзолистых почвах возможна миграция свинца из верхних горизонтов в нижние. Однако при наличии гумусированных горизонтов свинец почти полностью закрепляется в них. Механизм фиксации зависит от кислотности среды. Основным способом фиксации является координационное связывание свинца структурными компонентами органического вещества, обладающими свободной парой электронов. Помимо гумуса в фиксации свинца участвуют глинистые минералы. В суглинистых почвах свинец удерживается достаточноочно прочно.

**Кадмий (Cd)** в настоящее время считается одним из самых вредных тяжелых металлов, поскольку любое заметное увеличение его содержания в продуктах и кормах приводит к накоплению в организме человека. Химический состав материнской породы является главным фактором, определяющим фоновое содержание кадмия в почве. Промышленные выбросы этого элемента сильно влияют на загрязнение урбанизированных территорий. В число необходимых растениям элементов кадмий не входит, но эффективно может поглощаться корневой системой и листьями, накапливаясь и переходя по пищевой цепи

В почву кадмий попадает при сжигании углеводородов, с суперфосфатом (как примесь), входит в составfungицидов, пластмассы. В качестве фонового уровня многие исследователи принимают содержание кадмия в почве не выше 0,5 мг/кг. Содержание кадмия в почве выше этого уровня свидетельствует об

антропогенном происхождении. Если содержание кадмия в почве превышает 3 мг/кг, то его концентрация в биомассе растений будет не менее 0,4 мг/кг, что уже может вызвать токсический эффект у животных и человека.

Избыток кадмия в почве ингибирует микробиологические и ферментативные процессы. Многие почвенные беспозвоночные концентрируют кадмий в своих организмах. При поступлении в растение он приводит к нарушению процессов фотосинтеза и транспирации, изменению активности ферментов, ингибированию синтеза белков и нуклеиновых кислот, подавлению фиксации углекислого газа, затруднению поглощения корневой системой меди, цинка, марганца, кальция, магния, фосфора, калия и железа, может вызывать угнетение роста, хлороз листьев. При этом усиленное образование свободных радикалов и активных форм кислорода вызывает перекисное окисление липидов, инактивацию энзимов и нарушение в структуре ДНК. Задерживая развитие растений, кадмий прежде всего негативно влияет на образование репродуктивных органов, на содержание зеленых пигментов в листьях. Кадмий способен сравнительно легко поступать в растения из почвы через корневую систему и улавливаться из атмосферы, ассимилирующей фитомассой. Данный элемент более токсичен для растений, чем цинк. Виды сельскохозяйственных культур испытывают разный уровень токсического воздействия кадмия при одних и тех же почвенных условиях. Наиболее устойчивыми к кадмиевому загрязнению оказались посевы риса. Фасоль в 10-15 раз чувствительнее к кадмию, по сравнению с кукурузой. Но даже если высокие концентрации элемента не оказывают заметного влияния на урожай сельскохозяйственных культур, кадмий накапливается в продукции, меняя его качество.

Кадмий в микродозах необходим человеку для регуляции содержания сахара в крови, но при повышенных концентрациях сильно токсичен. Он вызывает ломкость костей, повышает кровяное давление, обладает канцерогенными свойствами, накапливается в печени и почках.

Кадмий аккумулируется в гумусовом слое почв, вынос за пределы почвенного профиля невелик. Характер его распределения в почвенном профиле и ландшафте, видимо, имеет много общего с другими металлами, в частности, с характером распределения свинца. Однако кадмий закрепляется в почвенном профиле менееочно прочно, чем свинец. Максимальная адсорбция кадмия свойственна нейтральным и щелочным почвам с высоким содержанием гумуса и высокой емкостью поглощения. В почвах легкого механического состава, а также кислых и обедненных гумусом, процессы миграции кадмия усиливаются.

Основной способ борьбы с загрязнением почвы кадмием – снижение его содержания в пахотном слое землеванием или удалением самого верхнего слоя.

**Ртуть (Hg)** – сильный токсикант. Представляет наибольшую опасность в форме сильно токсичного соединения – метилртути. В природе в анаэробных условиях в присутствии органического вещества она может образовываться из неорганической ртути, что и происходит на дне водоемов, куда сбрасываются промышленные отходы.

Второй источник метилртути в природе – поступление с зерном, предварительно обработанным этим соединением для борьбы с плесневым грибком. По этой причине во многих странах для обработки сельскохозяйственных культур запрещено использование ртутьсодержащих фунгицидов. С пестицидами в почву попадает от 3 до 4 г/га ртути в год. Ртуть попадает в атмосферу при сжигании каменного угля и при испарении вод из загрязненных водоемов. С воздушными массами она может переноситься и откладываться в отдельных районах.

Соединения ртути, в том числе токсичная метилртуть, передвигаются по цепям питания, попадая в конечном итоге в организм человека, вызывая поражение почек, печени, мозга, психические расстройства, смерть.

Ртуть, внесенная в почву в форме фенилацетата, интенсивно адсорбируется гумусом и глинистыми частицами почвы. Глинистая почва адсорбирует фенилацетат ртути не только ионным обменом, но и с помощью специфической системы адсорбции. Формы ртутьорганических соединений изменяются благодаря химическим и биологическим процессам. Органические соединения ртути, обладая низкой степенью диссоциации и будучи менее адсорбированными илистой фракцией почвы, легче поглощаются растениями. Общее содержание ртути в почве вследствие ее высокой токсичности не должно превышать 2 кг/га, обычно содержится в почве в количестве 0,01-1,0 мг/кг.

Ртуть способна при наличии условий для окисления мигрировать в широком диапазоне рН. Исследования, проведенные в нашей стране, показали, что ртуть хорошо сорбируется в верхних сантиметрах перегнойно-аккумулятивного горизонта разных типов почв глинистого и суглинистого гранулометрического состава. В песчаных, кислых и обедненных гумусом почвах процессы миграции ртути выражены сильнее. В таких почвах проявляется также процесс испарения органических соединений ртути, которые обладают свойством летучести.

**Мышьяк (As)** в почве обычно содержится в количестве 0,1-20 мг/кг, а в загрязненных почвах – до 8000 мг/кг. Допустимая предельная концентрация мышьяка в почве – 20 мг/кг. В отдельных случаях содержание 5 мг/кг подвижного мышьяка оказывает негативное влияние на рост и развитие растений.

Мышьяк попадает в почву с продуктами сгорания угля, с отходами металлургической промышленности и предприятий по производству удобрений. Сведений о поведении мышьяка в почвах недостаточно. Известно, что наиболее прочно мышьяк удерживается в почвах, содержащих активные формы железа, алюминия и кальция. Токсичность мышьяка общеизвестна. Загрязнение почв мышьяком вызывает, например, полную гибель дождевых червей. В опытах Г.И. Юскаевой (2004) отмечается усиление миграции данного элемента при подщелачивании почвенного раствора.

**Никель (Ni)** участвует в мобилизации азота при прорастании семени и является компонентом двух ферментов – уреазы и гидрогеназы. Элемент в

почве обычно содержится в количестве до 20-50 мг/кг (при допустимой норме 56 мг/кг), в почвенном растворе – 5-10 мг/кг, а содержание в нормальных растениях не превышает 1 мг/кг сухой массы. Никель в концентрациях 30-100 мг/кг, растворенный в ацетате алюминия (1мг/кг раствора при pH 4,5), является токсичным для растений. В концентрации 100 мг/кг (определенный в 0,1-н HCl) так же токсичен. Фитотоксичность никеля в восемь раз выше, чем цинка.

**Хром (Cr)** в больших количествах вызывает загрязнение почвы, однако он токсичен только в окисленной форме (6-ти валентный катион, образующийся только при определенных условиях pH, в окисленном потенциале сохраняется в почвах недолго). В почвах хром обычно содержится в количестве 2-50 мг/кг (при допустимой норме 160 мг/кг). Из почвы хром в основном поглощается корневой системой растений и в меньшей степени остальными органами. Хром является малоподвижным элементом в большинстве природных условий. Присутствует в почве в основном в виде 3-х валентного катиона, наличие органического вещества способствует накоплению в почвенной системе. Как элемент с малым электронным радиусом он закрепляется и на глинах, причем с увеличением pH это закрепление усиливается. Увлажнение почвенного профиля сильно влияет на подвижность и накопление хрома в растениях: во влажные годы биологическое поглощение может увеличиваться до 5 раз. Помимо этого, он способен связываться с органическим веществом почвы.

**Фтор (F)** принадлежит к числу тех элементов, концентрация которых в растительном организме в норме очень низка и довольно стабильна. Поэтому даже небольшое превышение фонового уровня фтора в тканях растения свидетельствует о загрязнении атмосферного воздуха или почвы фторидами. Фтор очень распространен в земной коре, но свободные растворимые в воде соединения, такие как фторид натрия, встречаются редко.

Содержание фтора в почвах сильно варьирует в зависимости от их генезиса и свойств. Почвы обычно содержат фтор в количестве 50-200 мг/кг, а загрязненные почвы – до 8000 мг/кг.

Фтор и его летучие соединения, а также водорастворимые соли высокотоксичны, а в смеси с другими газами в результате проявления синергизма их фитотоксичность еще более возрастает. В организме растений фториды слабо подвергаются детоксикации и поэтому очень фитотоксичны. Механизм токсического действия ионов фтора на растения во многом сведен с действием других кислотогенных газов и заключается в нарушении строения и проницаемости клеточных мембран, инактивации ряда ферментов, усилении фотодинамических свободнорадикальных окислительных процессов. Кроме того, фториды нарушают дыхание и подавляют фотосинтез. Загрязнение почвы фтористыми соединениями разрушает почвенную структуру и снижает водопроницаемость почв. Наибольшая адсорбция фтора происходит в почвах с хорошо развитым почвенным поглощающим комплексом. Растворимые фтористые соединения перемещаются по поченному профилю с током почвенных растворов и могут попадать в грунтовые воды.

**Стронций (Sr)** остается одним из наименее изученных химических элементов, влияющих на биохимические процессы в живых организмах и экосистемах в целом. Доказано, что стронций является антагонистом фосфора, йода и кальция в живых организмах из-за физико-химического сходства с кальцием и барием, легко проникает в костную ткань позвоночных, где накапливается, вызывая ракит («урковская болезнь»), остеопороз и др. заболевания, может проявлять общетоксическое действие. Нерадиоактивный стронций, согласно ГОСТ 17.4.1.02-83, относится к третьему классу токсичности, не имеет установленного значения ПДК. Стронций в качестве примеси содержится в фосфорсодержащих удобрениях (в аммофосе – 199 мг/кг, сульфатаммофосе – 102 мг/кг, фосфогипсе – от 2713-6500 мг/кг), в известняках содержание его достигает 610 мг/кг, а в азотных и калийных удобрениях он как правило отсутствует.

Из литературы известно, что стронций относится к химическим элементам с ограниченной миграционной способностью в почвах, за исключением тех, где активно протекают процессы оподзоливания. В карбонатных и гидроморфных почвах стронций накапливается. Большинство исследований по вопросам ландшафтного распределения стронция в системе почва-вода-растение или связаны с его долгоживущим радиоактивным изотопом  $^{90}\text{Sr}$  или проведены в условиях точечных аномалий содержания данного элемента, обусловленных антропогенными или геологическими причинами.

Подводя итог сказанному выше, можно говорить не о токсичности химического элемента как такового, а о достижении такого уровня содержания в окружающей среде, который вызывает токсичность. Токсичным считается уровень ТМ в почвах, при котором наблюдается торможение роста и развития, снижение продуктивности растений на 10-20%. Токсическое воздействие на клетки растений вызывает последовательность взаимосвязанных функциональных нарушений и может идти одним или несколькими путями.

Следует отметить усиление токсичности тяжелых металлов при их совместном действии на живые организмы в почве. Совместное действие цинка и кадмия или меди и кадмия оказывает в несколько раз более сильное ингибирующее действие на микроорганизмы, чем при такой же концентрации каждый элемент в отдельности.

Поскольку тяжелые металлы и в продуктах сгорания топлива, и в выбросах металлургической промышленности встречаются обычно в различных сочетаниях, то воздействие их на природу, окружающую источники загрязнения, бывает более сильным, чем рассчитанное на основании концентрации отдельных элементов.

Если в отношении токсичности растительной и животной продукции биологическая и медицинская науки пришли к единому мнению (например, СанПиН 2.3.3.1280-03), то токсичность почв в значительной степени зависит от условий среды (рН, гранулометрического состава почв, содержания органических веществ и их состава, гидротермических условий и т.д.).

Предельно допустимые концентрации изучаемых элементов достаточно дискуссионны, что связано с различиями в почвенно-климатических условиях и методиках определения. В основном используют в качестве ориентировочного критерия содержание извлекаемых кислотными растворами (валовых) и ацетатно-аммонийным буфером (ААБ) с pH 4,8 (подвижных) форм металлов.

***Вопросы для самоконтроля:***

1. Какие физиологические изменения происходят в растениях под влиянием тяжелых металлов?
2. Назовите механизмы защиты растений от избыточных количеств тяжелых металлов.
3. Содержание тяжелых металлов в почве и растении. Поглощение тяжелых металлов растениями.
4. Влияние тяжелых металлов на физиологические процессы.
5. Клеточные и молекулярные механизмы устойчивости к действию тяжелых металлов.
6. Агроэкологические классификации сельскохозяйственных растений по отношению к тяжелым металлам.

**Тема 13. Устойчивость растений к пестицидам, гербицидам, фунгицидам.**

***Ключевые вопросы темы***

1. Пестициды и окружающая среда.
2. Альтернативные пути превращения гербицидов в культурных и сорных растениях.
3. Механизм действия пестицидов в живых организмах.
4. Избирательность и механизм действия гербицидов. Влияние изменений климата на эффективность гербицидов.
5. Создание гербицидоустойчивых сортов разных культурных растений.

Гербициды являются одним из важнейших инструментов борьбы с сорняками в сельском хозяйстве. Однако их использование связано с рядом проблем, одной из которых является неравномерность воздействия на разные виды растений. Гербициды избирательно действуют на растения, убивая одни и оставляя невредимыми другие. Это явление объясняется различными механизмами устойчивости культур и чувствительностью сорняков.

Избирательность зависит от ряда факторов:

- Анатомия и физиология: строение клеток, особенности строения кутикулы, скорость роста и развития растения.
- Биохимия: способность растений детоксифицировать химические вещества или изменять метаболизм веществ, влияющих на клеточные процессы.
- Генетика: наличие определенных генов, обеспечивающих устойчивость к гербицидам.

Некоторые группы культурных растений обладают естественной устойчивостью благодаря эволюционным адаптациям, позволяющим им противостоять воздействию препаратов, опасных для сорных видов.

#### Действие различных типов гербицидов

Современные гербициды классифицируются по механизму своего действия. Рассмотрим наиболее распространенные типы:

##### Ингибиторы биосинтеза каратиноидов

Эти препараты препятствуют синтезу каратиноидов — пигментов, защищающих растение от повреждений ультрафиолетовым излучением. Каратиноиды необходимы для фотосинтеза и защиты хлоропластов от фотодеструкции. Нарушение синтеза каратиноидов вызывает разрушение мембранных структур клетки, что ведет к гибели растения.

Примеры таких гербицидов включают флорасулам и флуметсулам. Они эффективно уничтожают многие однолетние и многолетние сорняки, включая амброзию полынолистную (*Ambrosia artemisiifolia*) и щирицу гиридную (*Amaranthus hybridus*).

Однако некоторые культуры, например, кукуруза и пшеница, имеют механизмы восстановления поврежденных мембран, что позволяет им переносить воздействие этих гербицидов.

##### Ингибиторы биосинтеза целлюлозы

Это группа препаратов, нарушающая процесс образования целлюлозных волокон в клетках растений. Целлюлоза необходима для формирования прочных стенок растительных клеток, обеспечивая поддержку тканей и рост растения. Препараты типа дикамбы (например, дифенамид) нарушают этот процесс, вызывая деформацию клеток и гибель растения.

Однако эта группа гербицидов менее эффективна против некоторых культур, поскольку имеет низкую селективность и часто применяется совместно с другими препаратами.

##### Ингибиторы биосинтеза ароматических аминокислот

Ароматические аминокислоты играют ключевую роль в метаболизме растений, участвуя в синтезе белков и многих биологически активных соединений. Примером такого препарата является глифосат. Глифосат нарушает работу фермента EPSPS (энол-пирувилшикиматфосфатсинтазы), важного звена в цепи синтеза фенилаланина, тирозина и триптофана.

Глифосат широко используется в системах интенсивного земледелия, особенно с генетически модифицированными культурами, такими как Roundup Ready® сорта кукурузы и сои, обладающими встроенной устойчивостью к этому препарату.

Тем не менее, длительное применение глифосата привело к появлению устойчивых популяций сорняков, что требует разработки новых методов контроля и ротации гербицидных групп.

Таким образом, проблемы применения гербицидов связаны с необходимостью учитывать избирательность их действия, разнообразие механизмов сопротивления и риски появления устойчивых сортов сорняков.

Эффективное управление агроэкосистемами предполагает комплексное использование современных технологий и тщательное изучение особенностей взаимодействия гербицидов с растениями.

**Вопросы для самоконтроля:**

1. Пестициды и окружающая среда. Альтернативные пути превращения гербицидов в культурных и сорных растениях. Механизм действия пестицидов в живых организмах.
2. Избирательность и механизм действия гербицидов. Влияние изменений климата на эффективность гербицидов.
3. Создание гербицидоустойчивых сортов разных культурных растений.

**Тема 14. Устойчивость к ионизирующему излучению**

**Ключевые вопросы темы**

1. Прямое и косвенное воздействие радиации
2. Уязвимость тканей растений по отношению к радиации
3. Устойчивость растений к действию радиации. Механизмы радиочувствительности.

Биологический эффект ионизирующего излучения является результатом влияния радиации на многих уровнях – от молекулярного до организменного и популяционного. Первичные механизмы действия всех типов излучения на живой организм сходны. Их общая особенность состоит в том, что значительный биологический эффект вызывается слабой энергией и небольшим числом первичных радиационно-химических реакций. Например, при гамма-облучении дозой около 10 Гр (1000 р), летальной для млекопитающих, поглощается энергия, равная 8,4 кДж/г, достаточная лишь для повышения температуры на 0,001° С. Различают прямое и косвенное действие радиации на живые организмы. Прямое действие состоит в радиационно-химических превращениях молекул в месте поглощения энергии излучения. Прямое попадание в молекулу переводит ее в возбужденное или ионизированное состояние. Поражающее действие связано с ионизацией молекулы. Непрямое, или косвенное, действие радиации состоит в повреждениях молекул, мембран, органоидов, клеток, вызываемых продуктами радиолиза воды, количество которых в клетке при облучении очень велико. Заряженная частица излучения, взаимодействуя с молекулой воды, вызывает ее ионизацию:  $\gamma \rightarrow H_2O \rightarrow H_2O^+ + e^-$ . Ионы за время жизни (10-15 – 10-10 с) способны образовать химически активные радикалы и пероксиды:  $H_2O^+ \rightarrow H^+ + OH$ ,  $H_2O^- \rightarrow H\cdot + OH$ ,  $OH \rightarrow H_2O_2$ .

1Гр (Грей) – доза поглощенной энергии в СИ; 1 Грей = 1 Дж/кг; р (рентген) – экспозиционная доза рентгеновского или гамма-излучения.

Энергетический эквивалент рентгена в 1 кг воздуха составляет при 0° С и 1013 гПа  $8,8 \cdot 10^{-3}$  Дж/кг.

В присутствии растворенного в воде кислорода возникают также мощный окислитель  $\text{HO}_2$  ( $\text{H}\bullet + \text{O}_2 \rightarrow \text{HO}_2$ ) и новые пероксиды ( $\text{HO}_2^+ \text{H} \rightarrow \text{H}_2\text{O}_2$ ). Эти сильные окислители за время жизни  $10^{-6} - 10^{-5}$  с могут повредить (изменить) многие биологически важные молекулы – нуклеиновые кислоты, белки-ферменты, липиды мембран и др. Кроме того, при взаимодействии радикалов воды с органическими веществами в присутствии кислорода образуются органические пероксиды, что также способствует лучевому повреждению молекул и структур клетки.

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

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

Дальнейшие этапы развития лучевого поражения связаны с непрямым действием ионизирующих излучений.

Повреждения, возникшие первоначально, могут усиливаться (развиваться):

1) вследствие возникновения под действием излучений радиотоксинов (липидных пероксидов, хинонов и др.), приводящих к автоокислению липидов мембран, окислению SH-групп мембранных белков, нарушению функционирования систем транспорта в мембранных образованиях клеток (Тарусов Б.Н., 1954; Кузин А.М., 1970);

2) при накоплении ошибок в процессах репликации ДНК, синтеза РНК и белков;

3) из-за повреждения ферментов, обеспечивающих синтез биологически важных соединений, и т.д.

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

Другие изменения касаются радиационных влияний на ядерную мембрану и хроматин. На структуре хроматина сказываются депротеинизация участков ДНК и активация ДНКаз, как следствие нарушения проницаемости ядерной мембранны. Облучение может также инактивировать ферменты, участвующие в репарации повреждений молекулы ДНК. Эти и другие повреждения на уровне как ДНК, так и хроматина в конечном счете выражаются в изменениях белкового синтеза, прохождения фаз клеточного цикла, в образовании хромосомных аберраций, увеличении частоты мутаций в клетках, нарушении систем регуляции и гибели клетки.

Самая четкая реакция на лучевое воздействие – гибель организмов. Различают дозы облучения, вызывающие 100 %-ный летальный исход (ЛД100), и дозы менее летальные (например, при ЛД500 летальность = 50 %). Д.М. Гродзинский и И.Н. Гудков (1973) предложили считать, что предел летальных доз характеризует радиоустойчивость организма, а предел доз, вызывающих нелетальные реакции, – его радиочувствительность.

Из тканей растительного организма наиболее уязвимы для радиации меристемы. Их называют критическими тканями растения, поскольку лучевое поражение меристем определяет лучевую болезнь и гибель всего организма. Однако чувствительность делящихся клеток меристем к облучению на разных этапах митотического цикла неодинакова. У многих объектов максимальная радиочувствительность клеток отмечается в конце фазы G1, когда заканчивается подготовка к синтезу ДНК, а также в премитотической фазе G2. При облучении в клетках, находящихся в фазе G2, обнаруживается максимальное количество хроматидных аберраций.

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

Наименее радиоустойчивы вегетирующие растения: летальные дозы облучения для проростков высокочувствительных к радиации кормовых бобов (6 – 8 Гр, или 0,6 – 0,8 кр) и гороха (10 – 15 Гр, или 1,0 – 1,5 кр) сравнимы с летальными дозами облучения для многих млекопитающих (около 10 Гр, или 1 кр). Облучение приводит к разнообразным морфологическим аномалиям у растений (изменение размеров, скручивание и морщинистость листьев, гипертрофия органов, появление опухолевидных образований на всех органах). Наиболее чувствительны к радиации активные меристемы.

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

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

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

Радиочувствительность различных видов, семейств, порядков, классов, отделов высших растений коррелирует с их положением в филогенетической системе (Преображенская Е.И., 1971). Радиопластичность вида связана с его ареалом: чем шире ареал, тем больше внутривидовая изменчивость по устойчивости к облучению. Сортовые различия радиочувствительности растений одного и того же вида коррелируют с экологическими условиями их выведения и выращивания до облучения: во влажном и прохладном климате они менее устойчивы, чем в жарком и сухом. Для подвидов устойчивость к облучению определяется географическими центрами их происхождения: растения абиссинского и азиатского очагов устойчивее, чем средиземноморского и европейского.

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

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

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

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

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

Восстановление на уровне организма обеспечивается у растений:

а) неоднократностью популяции делящихся клеток меристем, которые содержат клетки с разной интенсивностью деления;

б) асинхронностью делений в меристемах, так что в каждый данный момент в них содержатся клетки на разных фазах митотического цикла с неодинаковой радиоустойчивостью;

в) существованием в апикальных меристемах фонда клеток типа покоящегося центра, которые приступают к энергичному делению при остановке деления клеток основной меристемы и восстанавливают как инициальные клетки, так и меристему;

г) наличием покоящихся меристем типа спящих почек, которые при гибели апикальных меристем начинают активно функционировать и восстанавливают повреждение.

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

#### ***Вопросы для самоконтроля:***

1. В чем заключается прямое и косвенное действие ионизирующего излучения на живые организмы?

2. Почему ионизация молекул воды приводит к глубоким нарушениям в живой клетке?
3. Какие изменения в клетке и растении происходят при воздействии радиоактивного излучения?
4. На каких этапах онтогенеза растения наиболее и наименее чувствительны к радиации?
5. Как различаются древесные породы по чувствительности к радиоактивному излучению?
6. Какими мероприятиями можно снизить поступление в растения радиоактивных изотопов цезия и стронция?

## **Тема 15 Устойчивость растений к вредным организмам. Иммунитет растений к инфекционным болезням**

### ***Ключевые вопросы темы***

1. Типы иммунитета у растений.
2. Защитные приспособления у растений для естественного иммунитета.
3. Факторы устойчивости анатомо-морфологические и физико-химические свойства тканей.

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 сапрофитной 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 приобретённый (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, обусловливающие 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, обусловливающие пассивный иммунитет, – это, как правило, проявления горизонтальной устойчивости. Они весьма многочисленны, разнообразны и могут быть объединены в две основные группы: анатомо-морфологические и физиологобиохимические.

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 прорости 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 шутте 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. Такую 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 годичных 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, высоко 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.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Что такое иммунитет растений? На чем он основан?
2. К каким изменениям в обмене веществ приводит заражение растения болезнетворными организмами?
3. Назовите конституционные механизмы устойчивости к патогенам
4. Какие защитные реакции растения на внедрение патогена относятся к индуцированным механизмам устойчивости?
5. Что такое фитоалексины? Каково их значение?
6. Что называют реакцией сверхчувствительности?
7. Какими практическими мероприятиями можно снизить влияние на растения патогенных микроорганизмов? Устойчивость к инфекционным болезням (фитоиммунитет).
8. Возбудители болезней: факультативные паразиты, факультативные сапрофиты, облигатные паразиты.
9. Механизмы защиты растений на поражение некротрофами.
10. Механизмы защиты растений на поражение биотрофами.
11. Факторы, влияющие на силу биотических стрессов.
12. Мероприятия, направленные на повышение устойчивости к биотическим стрессам (приобретенный иммунитет).

## **Тема 16. Устойчивость растений к полеганию**

### **Ключевые вопросы темы**

1. Факторы полегания пшеницы
2. Абиотические и агротехнические факторы полегания.
3. Методы борьбы с полеганием.

Под полеганием принято понимать смещение стебля или всего растения от его вертикального положения. На практике различают прикорневое и стеблевое полегание пшеницы (Носатовский, 1965; Захаров и др., 2014; Khobra et al., 2019). Проявление корневого или стеблевого типа полегания зависит от характеристик конкретного сорта и факторов внешней среды. Прикорневое полегание связано с недостаточной механической прочностью самих корней либо недостаточно прочным сцеплением корневой системы с почвой (Packa et al., 2015; Shah et al., 2019). Архитектура корневой системы играет важную роль в поддержании устойчивости растения к полеганию. Известно, что глубина залегания корней, длина и плотность корневых волосков, угол расположения базальных корней и их изгиб влияют на устойчивость (Pinthus, 1967; Crook, Ennos, 1993). Одной из причин слаборазвитой корневой системы может быть дефицит влаги в почве в первую половину вегетации. Кроме того, прикорневое полегание встречается в районах с большим количеством осадков в фазы кущения и выхода в трубку, а также при орошении. Как правило, у генотипов с таким типом полегания прочный стебель, их анатомические показатели вполне соответствуют показателям соломинки хорошо устойчивых к полеганию форм

(Иванов, Дохунаев, 1979; Лелли, 1980). В результате переувлажнения верхнего слоя почвы под тяжестью надземной массы растений наблюдается смещение и растяжение корней, а иногда и их разрыв. Стебли растений теряют вертикальное положение и полегают. Более широкий угол распространения корневой системы снижает риск возникновения прикорневого полегания

Полегание наносит значительный ущерб урожайности зерновых сельскохозяйственных культур. В отдельные годы суммарные потери зерна доходят 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 азотофосфорокалийных удобрений при внесении в почву, подбор сортов, устойчивых к полеганию, а при необходимости применение ретардантов – веществ, сдерживающих рост растений в высоту.

Стеблевое полегание пшеницы происходит под влиянием нагрузки на стебель, которая возрастает с увеличением веса на колос и удлинением соломины. Другими словами, происходит изгиб и даже слом соломины, преимущественно в районе второго и третьего междуузлия снизу (Терентьев, 1974; Zuber et al., 1999; Packa et al., 2015; Khobra et al., 2019). Особенno часто стеблевое полегание встречается у сортов с длинным и тонким стеблем. Наибольший вес колоса отмечается в конце спелости. Несмотря на то что

третье нижнее междуузлие обладает меньшей устойчивостью соломины на излом, чем второе, в силу большей нагрузки, приходящейся на последнее, полегание пшеницы чаще всего отмечается именно во втором междуузлии. Увлажнение колоса увеличивает нагрузку на стебель, поэтому дожди в это время наиболее опасны для полегания пшеницы. Условия внешней среды приобретают особое значение во время формирования второго и третьего междуузлия. Факторы, вызывающие полегание

*Факторы, вызывающие полегание*, можно подразделить на четыре группы: особенности самих растений (строение и свойства стебля, развитие и строение корней и др.); физические факторы (ветер, дождь, град, температура и световой режим и др.); агротехнические факторы (избыточное увлажнение и питание, в первую очередь азотное, недостаток фосфора и калия, завышенные нормы посева и др.); поражение пшеницы болезнями, которое в немалой степени связано с сортовыми особенностями и агротехникой.

Особое значение имеет выпадение осадков, а точнее не количество выпавших осадков, а интенсивность дождя и само его формирование. Как правило, сильный и порывистый ветер с дождем или после дождя является основной причиной полегания. Немаловажный фактор – загущенность посевов, которая приводит к возникновению взаимозатенения, в результате чего формируются тонкие и длинные стебли со слаборазвитой корневой системой (Иванов, Дохунаев, 1979; Foulkes et al., 2011).

Высокий уровень плодородия и структура почв тоже способствуют полеганию. Доступный для растения азот может поступать в него в результате минерализации растительных остатков или через минеральные удобрения (Berry et al., 2004). Применение минеральных удобрений ведет к мощному вегетативному росту пшеницы, к сильной кустистости, что влечет повышенную плотность агроценоза растений. Повышается конкуренция за пространство, свет и питательные вещества, что в конечном итоге приводит к формированию растений с более тонкими и длинными и более слабыми стеблями с меньшим количеством сухого вещества в нижней части междуузлия. Помимо удлинения стебля, наблюдается формирование тонких корней со слабой силой сцепления с почвой (Berry et al., 2004; Foulkes et al., 2011). Большое количество азота снижает также содержание целлюлозы и лигнина. Удобрения с калием, фосфором и микроэлементами оказывают меньшее воздействие на изменение прочности стебля, чем азотные, хотя эти данные неоднозначны (Mulder, 1954; Zhang et al., 2017; Khobra et al., 2019).

В современном производстве применяют интенсивные технологии возделывания пшеницы: внесение минеральных удобрений с целью получения высоких урожаев и повышения качества зерна. Поскольку применение минеральных удобрений может привести к полеганию, одним из способов решения данной задачи стало использование регуляторов роста (ретардантов), тормозящих процессы роста растения. Оказалось, что своевременное торможение роста вегетативных органов растений может способствовать развитию у них ряда полезных хозяйственных признаков: расширение

пластиночек листьев, повышение интенсивности их зеленой окраски, рост объема корневой системы, уменьшение продолжительности покоя семян, повышение всхожести и увеличение энергии прорастания. При этом важно, что сам ход физиологических процессов, определяющих продукционную способность обработанных растений, не должен претерпевать существенных изменений. Данные о влиянии ретардантов на физиологические функции растений противоречивы, однако большинство результатов свидетельствует, что регуляторы роста растений не оказывают отрицательного воздействия на фотосинтез, ограничивают чрезмерный расход воды и обеспечивают более благоприятный водный режим (Шаповал и др., 2010; Souza et al., 2010). *Анатомические и морфофизиологические параметры стебля* Длина стебля – один из наиболее важных морфологических признаков, коррелирующий с устойчивостью к по леганию. Значительная склонность к полеганию у пшеницы наблюдается при высоте растения выше 120 см (Дорофеев и др., 1976; Packa et al., 2015). Генотипы, имеющие укороченную соломину, отличаются толерантностью к полеганию и большей урожайностью зерна. Активное выведение короткостебельных сортов началось в 1960–1970-х гг. при использовании в селекции различных аллелей генов Rht (Reduced height). Согласно каталогу генных символов, у пшеницы обнаружено более 40 аллелей генов Rht, локализованных в хромосомах второй и четвертой гомеологических групп и в хромосомах 5A, 5D, 6A, 7A, 7B (McIntosh et al., 2013, Supplements 2014–2017). Гены Rht условно делятся на две группы по их реакции на гиббереллиновую кислоту. Нечувствительные к гиббереллинам гены Rht1 и Rht2 картированы в коротких плечах хромосом 4B и 4D. Гены, чувствительные к гиббереллином, были локализованы в хромосомах 2A, 2DS, 7BS и 5A. Кроме генов с постоянными символами, практически во всех хромосомах пшеницы картировано большое число QTL (Wurschum et al., 2017). Несмотря на многочисленное число генов и аллелей Rht, только четыре из них – Rht-B1b (4BS), Rht-D1b (4DS), Rht8 (2DL) и Rht11 (Rht-B1e) – получили практическое применение при создании новых сортов (Knopf et al., 2008; Pearce et al., 2011; Xiao et al., 2015). Присутствие этих генов в сортах приводит к уменьшению числа и размеров междуузлий, сокращению длины колеоптиля, снижению длины стебля на 14–17 % и способствует увеличению урожайности до 20 % (Berry, 2012). Аллель Rht-B1e стимулирует существенно большее снижение высоты растений и увеличение урожайности по сравнению с аллелем Rht-B1b (Дивашук и др., 2012; Коршунова и др., 2014). На сегодняшний день более 70 % сортов в мире содержат по крайней мере один из этих Rht генов (Evans, 1998; Borojevic, Borojevic, 2005; Коршунова и др., 2014; Shah et al., 2019). Остальные локусы Rht не используются из-за негативных эффектов на урожайность и другие хозяйственно важные признаки (Daoura et al., 2014; Wang et al., 2014; Li et al., 2015).

В настоящее время известно, что гены Rht-B1b и Rht-D1b пшеницы кодируют мутантные белки DELLA, которые при образовании комплекса с гиббереллином и рецепторным белком репрессируют гиббереллиновый сигнал,

влияя таким образом на рост и развитие растения (Peng et al., 1999; Yamaguchi, 2008; Pearce et al., 2011; Thomas, 2017). Мутации в структуре белков DELLA, снижающие чувствительность к действию гиббереллина, были выявлены у многих видов растений и детально изучены на примере арабидопсиса и риса (Билова и др., 2016; Vera-Sirera et al., 2016). Что касается пшеницы, то на данный момент молекулярные и биохимические функции мутантных белков DELLA недостаточно изучены, что серьезно затрудняет перспективы использования таких мутаций на практике.

Помимо длины, немаловажную роль играют другие параметры стебля. Установлено, что диаметр соломины, ее толстостенность и вес, количество сосудистых пучков и широкое кольцо механических тканей коррелируют с устойчивостью к полеганию (Емельянова, Резниченко, 1970; Иванов, Дохунаев, 1979; Shah et al., 2017). Особенную роль в прочности стебля многие исследователи отводят толщине стенок междуузлий и их анатомическому строению. Увеличение диаметра и толщины стебля приводит к повышению его прочности (Packa et al., 2015; Shah et al., 2017). Толщину стенок соломины обеспечивают клетки основной и механической тканей, а также компоненты проводящей системы. Толщина стебля пшеницы является ценным признаком, маркирующим потенциальную продуктивность растений (Лазаревич, 1999; Packa et al., 2015). Увеличение диаметра стебля способствует снижению риска возникновения полегания. Достигается это за счет увеличения диаметра проводящих пучков паренхимы и толщины склеренхимной ткани, которая, в свою очередь, зависит от числа слоев клеток и их диаметра (Лазаревич, 1999).

Имеется ряд исследований по выявлению генетических локусов, ассоциированных с параметрами стебля. С использованием дигаплоидной (DH) популяции озимой мягкой пшеницы шесть QTL для признаков «прочность стебля», «толщина стенки стебля», «диаметр сердцевины» и «диаметр стебля» идентифицированы в хромосомах 1A, 2D, 3B (Hai et al., 2005). В других работах генетические локусы, отражающие корреляции между полеганием и толщиной стенки стебля, были картированы в хромосомах 2A, 3A, 5A, 1B, 4B, 4D, 6D и 7D (Keller et al., 1999; Xiao et al., 2015). Для числа проводящих пучков были зарегистрированы QTL в хромосомах 1A, 2D, 5D и 7D (Shah et al., 2017). Результаты картирования также свидетельствуют, что локусы с высоким фенотипическим эффектом в отношении толерантности к полеганию колокализуются с QTL, которые ответственны за высоту растения, диаметр и прочность стебля.

Для изучения генетической архитектуры такого сложного признака, как полегание, необходимы масштабные фенотипические и генотипические эксперименты с использованием популяций большого размера. По последним данным (Singh et al., 2019), генетическая основа полегания была исследована с помощью нового методического подхода высоковоспроизводительного фенотипирования (HTP, high-throughput phenotyping). Применение методов геномной селекции и геномного прогнозирования позволило идентифицировать ключевой геномный район в хромосоме 2A и минорные локусы в других

хромосомах, совпадающие по локализации с QTL, картированными ранее в других исследованиях.

С помощью современной микроскопической техники установлено, что прочность стебля обеспечивается комплексом анатомических признаков: численностью и взаимным расположением проводящих пучков, топографическим положением в стебле механических тканей и их параметрами (Лазаревич, Мыхлык, 2014). Выполненная часть стебля представлена эпидермисом, первичной корой и центральным цилиндром, состоящим из периферического кольца склеренхимы, проводящих пучков и запасающей паренхимы. В сердцевине паренхимы у мягкой пшеницы имеется полость – медуллярная лакуна, которая образуется в результате разрушения сердцевины при удлинении стебля (Носатовский, 1965; Емельянова, Резниченко, 1970).

Проводящие пучки паренхимы и первичной коры вместе составляют проводящую систему растения и одновременно

входят в состав механической ткани. При изгибе или ломкости стебля в результате полегания происходит повреждение сосудистых проводящих пучков. Несмотря на отсутствие однозначных достоверных корреляций между числом проводящих пучков и устойчивостью к полеганию, при изучении анатомической структуры стебля видов и сортов яровой пшеницы, различающихся по полеганию, отмечена разница в количестве сосудисто-волокнистых пучков в междуузлиях (Ageeva et al., 2019). Увеличенное число сосудистых пучков наблюдалось у сортов, устойчивых к полеганию.

По мнению С.В. Лазаревича (1999), устойчивости к полеганию способствует ритмическое чередование крупных и малых пучков и наличие у крупных пучков склеренхимных обкладок. В случае узкого слоя склеренхимы формируются растения с тонким и ломким стеблем.

Устойчивость к полеганию представляет собой комплекс тесно взаимодействующих между собой признаков, поэтому важен не только широкий слой склеренхимной ткани, но и большое содержание в нем лигнина и целлюлозы (Shah et al., 2017). На сегодняшний день отсутствует достаточная информация о генетическом контроле содержания целлюлозы у пшеницы, за исключением результатов S. Kaur с коллегами (Kaur et al., 2017), которые с помощью полногеномного поиска ассоциаций выявили девять маркеров SNP, с высокой достоверностью связанных с генами, кодирующими  $\beta$ -тубулин, ауксин-индуцируемый белок и трансмембранный белок с неизвестной функцией. Предполагается, что эти гены могут быть вовлечены в биосинтез целлюлозы и влиять на прочность стебля.

Лигнин – важный структурный компонент вторичной клеточной стенки, который связан и с ростом растения, и с прочностью стебля. У пшеницы наблюдается значительная корреляционная связь между устойчивостью к полеганию и содержанием лигнина в стебле. D. Peng с коллегами в своем исследовании установили, что сорта с высоким содержанием лигнина могут быть использованы в качестве источников с целью создания образцов,

толерантных к полеганию (Peng et al., 2014). Кроме того, в совокупности увеличение содержание лигнина и гемицеллюлозы увеличивает прочность стебля. Сорта с низким содержанием этих компонентов более склонны к полеганию (Zheng et al., 2017).

Еще одним важным структурным компонентом, обеспечивающим прочность стебля у пшеницы, является кремний (Иванченко, Резанова, 2016; Shah et al., 2017). Биологический активный кремний укрепляет эпидермис, кору и сосудисто-проводящие ткани, тем самым существенно повышая пластичность, упругость, прочность стебля, листьев и защитные функции растений (Иванченко, Резанова, 2016). Это происходит за счет того, что кремний значительно увеличивает содержание целлюлозы и лигнина в клетках склеренхимы. Он накапливается в эпидермальных тканях и коронарных клетках, обеспечивая их механическую прочность и жесткость (Shah et al., 2017; Zhang et al., 2017; Khobra et al., 2019). В тканях зерновых культур двуокись кремния составляет более половины остальных микроэлементов, поглощаемых из почвы. Зерновые поглощают кремния в 10–20 раз больше, чем бобовые. В течение вегетационного периода количество кремния растет, достигая максимума к его завершению (Козлов и др., 2015; Walsh et al., 2018).

Отсутствие необходимого количества других микроэлементов также может оказывать влияние на прочность стебля. Дефицит фосфора вызывает снижение толщины стенки и физической прочности стебля. Этот элемент способствует укреплению корневой системы, играет главную роль в переносе энергии, в дыхании и фотосинтезе. Недостаток калия приводит к уменьшению диаметра стебля, поскольку он участвует в лигнификации клеточной стенки и колленхимы (Емельянова, Резниченко, 1970; Shah et al., 2017).

### Заключение

Таким образом, степень устойчивости к полеганию растений зависит от многих внешних и внутренних факторов. Для снижения риска возникновения полегания необходимо учитывать не только анатомо-морфологические и физиологические особенности сорта, такие как длина и толщина стебля, длина междуузлий, содержание лигнина и целлюлозы и др., но и климатические особенности регионов, на территории которых культивируются генотипы. Немаловажно учитывать такие параметры, как время и плотность посева, внесение удобрений и регуляторов роста растений. Связь полегания с высотой стебля и другими анатомо-морфологическими параметрами констатируется во многих научных работах, однако влияние большинства параметров пока до конца не изучено. В свете использования новых биотехнологических методов и результатов секвенирования генома пшеницы и других злаков необходимо продолжать работы по идентификации целевых локусов для установления более точной взаимосвязи между полеганием и другими агрономическими признаками. При осуществлении селекционного процесса, начиная с оценки и подбора родительских пар и заканчивая исследованием новых гибридных форм, следует комплексно подходить к проблеме, решая ее с применением всех

возможных подходов в зависимости от особенностей места выращивания и уровня требований к получаемой продукции.

***Вопросы для самоконтроля:***

1. Охарактеризовать стеблевое полегание пшеницы.
2. Какие факторы вызывают полегание?
3. В чем состоит влияние морфологических и анатомических параметров стебля на полегание?
4. Охарактеризовать устойчивость к полеганию стебля как комплекс генетических и структурно-генетических факторов.

## 2. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПОДГОТОВКЕ К ТЕКУЩЕЙ АТТЕСТАЦИИ

Универсальная система оценивания результатов обучения включает в себя следующие оценки: 1) «отлично», «хорошо», «удовлетворительно», «неудовлетворительно»; 2) «зачтено», «не зачтено»; 3) 100-балльную (процентную) систему и правило перевода оценок в пятибалльную систему (таблица 3).

**Таблица 3 – Система оценок и критерии выставления оценки**

Критерий	Система оценок	2	3	4	5
		0-40 %	41-60 %	61-80 %	81-100 %
	«неудовлетворительно»	«удовлетворительно»	«хорошо»	«отлично»	
	«не зачтено»		«зачтено»		
<b>1. Системность и полнота знаний в отношении изучаемых объектов</b>	Обладает частичными и разрозненными знаниями, которые не может научно корректно связывать между собой (только некоторые из них может связывать между собой)	Обладает минимальным набором знаний, необходимых для системного взгляда на изучаемый объект	Обладает набором знаний, достаточным для системного взгляда на изучаемый объект	Обладает полнотой знаний и системным взглядом на изучаемый объект	
<b>2. Работа с информацией</b>	Не в состоянии находить необходимую информацию либо в состоянии находить отдельные фрагменты информации в рамках поставленной задачи	Может найти необходимую информацию в рамках поставленной задачи	Может найти, интерпретировать и систематизировать необходимую информацию в рамках поставленной задачи	Может найти, систематизировать необходимую информацию, а также выявить новые, дополнительные источники информации в рамках поставленной задачи	
<b>3. Научное осмысление изучаемого явления, процесса, объекта</b>	Не может делать научно-корректных выводов из имеющихся у него сведений, в состоянии проанализировать только некоторые из имеющихся у него сведений	В состоянии осуществлять научно-корректный анализ предоставленной информации	В состоянии осуществлять систематический и научно-корректный анализ предоставленной информации, вовлекает в исследование	В состоянии осуществлять систематический и научно-корректный анализ предоставленной информации, вовлекает в исследование новые,	

Критерий	Система оценок	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
		<b>0-40 %</b>	<b>41-60 %</b>	<b>61-80 %</b>	<b>81-100 %</b>
		<b>«неудовлетворительно»</b>	<b>«удовлетворительно»</b>	<b>«хорошо»</b>	<b>«отлично»</b>
		<b>«не зачтено»</b>	<b>«зачтено»</b>		
				новые, релевантные задаче данные	релевантные поставленной задаче данные, предлагает новые ракурсы поставленной задачи
<b>Освоение стандартных алгоритмов решения профессиональных задач</b>	В состоянии решать только фрагменты поставленной задачи в соответствии с заданным алгоритмом, не освоил предложенный алгоритм, допускает ошибки	В состоянии решать поставленные задачи в соответствии с заданным алгоритмом	В состоянии решать поставленные задачи в соответствии с заданным алгоритмом, понимает основы предложенного алгоритма	Не только владеет алгоритмом и понимает его основы, но и предлагает новые решения в рамках поставленной задачи	

Для оценки результатов освоения дисциплины используются: оценочные средства поэтапного формирования результатов освоения, оценочные средства для промежуточной аттестации по дисциплине. К оценочным средствам поэтапного формирования результатов освоения дисциплины относятся: тестовые задания по отдельным темам (по очной форме обучения), задания по контрольной работе (по заочной форме обучения), задания и контрольные вопросы по лабораторным работам. К оценочным средствам для промежуточной аттестации по дисциплине, проводимой в форме зачета, соответственно относятся вопросы для зачета.

Тестовые задания используются для оценки освоения всех тем дисциплины студентами очной формы обучения – знания основных понятий, методов, закономерностей фитогеографии, разнообразия растений Земли. Тестирование обучающихся проводится на занятиях после рассмотрения на лекциях соответствующих тем.

Задание по контрольной работе, выполняемой студентами заочной формы обучения, предусматривает ответы на вопросы по темам дисциплины. Оценка контрольной работы определяется количеством допущенных в ней ошибок: «отлично» – ошибок нет, «хорошо» – не более двух фактических ошибок, «удовлетворительно» – при трех фактических ошибках, «неудовлетворительно» – более трех фактических ошибок. Для зачета по контрольной работе достаточно получения оценки «удовлетворительно».

Типовые задания для контрольной работы по дисциплине представлены в приложении А.

Промежуточная аттестация проводится в форме экзамена. К экзамену допускаются студенты, получившие положительную оценку по результатам лабораторного практикума. Для получения положительной оценки на экзамене студент обязан посещать занятия, проявлять активность в аудитории, выполнять выдаваемые ему задания, защитить лабораторные работы. Процентный вклад в итоговый результат этих составляющих следующий: посещаемость – 15 %, выполнение индивидуальных заданий – 10 %, выполнение лабораторных работ – 15 %, официальный экзамен – 60 %.

## **БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК**

### **Основная литература**

1. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур / Е. И. Кошкин. – Москва: Дрофа, 2010. – 638 с.
2. Кузнецов, В. В. Физиология растений / В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. – Москва: Высшая школа, 2005. – 736 с.
3. Чиркова, Т. В. Физиологические основы устойчивости растений / Т. В. Чиркова. – Санкт-Петербург: Изд-во СпбГУ, 2002. – 240 с.

### **Дополнительная литература**

1. Лукаткин, А. С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс / А. С. Лукаткин. – Саранск: Изд-во Мордовского ун-та, 2002. – 196 с.
2. Тарчевский, И. А. Сигнальные системы клеток растений / И. А. Тарчевский. – Москва: Наука, 2002. – 294 с.
3. Трунова, Т. И. Растения и низкотемпературный стресс / Т.И. Трунова. – Москва: Наука, 2007. – 64 с.
4. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур / А. В. Титов, Т. В. Акимова, В. В. Таланова [и др.]. – Москва: Наука, 2006. – 144 с.
5. Частная физиология полевых культур / под ред. Е. И. Кошкина. – Москва: КолосС, 2005. – 304 с.

Базы данных, информационно-справочные и поисковые системы:

- полнотекстовая база данных иностранных журналов Doal
- Электронная библиотека СГАУ - <http://library.sgau.ru>
- НЕБ - <http://elibrary.ru>
- <http://molbiol.ru>
- Онлайн-энциклопедия <http://fizrast.ru/>
- Журнал «Стресс-физиологии» <http://www.jspb.ru/scope.htm>
  - Каталог информационных баз данных по биологии <http://www.infobiogen.fr/services/dbcat>

### **ИНФОРМАЦИОННЫЕ ТЕХНОЛОГИИ, ПРОГРАММНОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ И ИНТЕРНЕТ-РЕСУРСЫ ДИСЦИПЛИНЫ**

#### **1. Система программирования**

- компьютерная программа «Планирование системы растениеводства»;
- базы данных: «Гарант», «КонсультантПлюс».

#### **2. Интернет-ресурсы (ссылки на учебники и учебные пособия):**

- поисковые системы: Яндекс, Rambler, Google, Mail.ru, Agropoisk.ru;
- научная электронная библиотека e-libray.ru;
- сельскохозяйственная электронная библиотека знаний (СЭБиЗ): <http://www.cnshb.ru/akdil/default.htm>

Локальный электронный методический материал

Ольга Михайловна Бедарева

ПАТОФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

*Редактор Е. Билко*

Уч.-изд. л. 5,5. Печ. л. 4,7

Издательство федерального государственного бюджетного  
образовательного учреждения высшего образования  
«Калининградский государственный технический университет».  
236022, Калининград, Советский проспект, 1