

1. ВВЕДЕНИЕ

На растения может действовать множество экстремальных факторов (стрессоров), вызывающих снижение урожайности на 50% и более. Воздействие абиотических (засуха, засоление, холод, мороз, тяжелые металлы и др.) и биотических (патогены) факторов приводит к целому ряду неспецифических ответных реакций, что и позволило называть его адаптационным синдромом или стрессом (Селье, 1972; Александров, 1985; и др.). Указанные выше реакции являются результатом «включения» стрессорами неспецифических сигнальных систем в клетке.

Одна из основных задач современной биологии состоит в изучении особенностей существования организма в зависимости от экологических факторов.

В результате действия практически всех неблагоприятных факторов внешней среды – загрязнение воздуха токсичными соединениями, такими как озон, оксиды серы и азота, тяжелые металлы, низкие и высокие температуры, свет высокой интенсивности, ультрафиолетовое излучение, гербициды, патогены и др. в растениях возникает окислительный стресс. Можно сказать, что окислительный стресс является компонентом большинства других стрессов. Окислительный стресс возникает в ответ на образование в растениях активных форм кислорода (АФК), которые образуются в результате неполного восстановления O_2 . Растения образуют АФК и в процессе нормальной жизнедеятельности, значит они регулируют их содержание, избегая накопления опасных соединений. Эволюционно в растениях сформировались антиоксидантные системы.

В настоящее время необходимы знания особенностей влияния на растительный организм различных неблагоприятных воздействий для понимания возможностей регулирования роста и развития растений в меняющихся условиях среды обитания

Повышение устойчивости растений селекционно-генетическими и агротехническими средствами – важнейшая теоретическая и практическая проблема.

В учебном пособии систематизированы современные представления о стратегиях приспособления растений. Особое внимание уделено физиолого-генетическим основам устойчивости растений.

При освоении курса «Физиология устойчивости агроценозов» Вы будете изучать:

- ✓ характер повреждающих воздействий, физиолого-биохимические изменения в растениях при действии стрессоров и защитно-приспособительные возможности растений;
- ✓ характеристики сигнальных систем растений;
- ✓ адаптационные стратегии растений;
- ✓ виды и системы надежности живых систем;
- ✓ способы обеспечения надежности на молекулярном, клеточном,

организменном уровнях биологической организации;

- ✓ причины образования и характеристика активных форм кислорода и окислительный стресс;
- ✓ характер функциональных изменений в растениях при действии АФК;
- ✓ защитную роль антиоксидантных систем.

После изучения учебной дисциплины Вы приобретете следующие знания и навыки:

- ✓ знание общих и специфических защитных реакций растений на действие различных стрессоров;
- ✓ уметь прогнозировать стратегию растений в приспособлении к изменению условий среды;
- ✓ владеть агротехническими, селекционными и биотехнологическими методами повышения устойчивости;
- ✓ владеть методами детоксикации АФК.

Беларусь располагается в зоне не устойчивого земледелия, для которой характерны недостаток или избыток осадков, низкие зимние или высокие летние температуры, засоленность или заболоченность, закисленность почв и др. В этих условиях урожайность сельскохозяйственных культур во многом определяется их устойчивостью к неблагоприятным факторам среды конкретного сельскохозяйственного региона.

Адаптация растений к конкретным условиям среды обеспечивается за счет физиологических механизмов (физиологическая адаптация), а у популяции организмов (вида) – благодаря механизмам генетической изменчивости, наследственности и отбора (генетическая адаптация). Факторы внешней среды могут изменяться закономерно и случайно. Закономерно изменяющиеся условия среды (смена сезонов года) вырабатывают у растений генетическую приспособленность к ним. Повышение устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды селекционными и агротехническими средствами – важнейшая и теоретическая проблема.

2. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ УСТОЙЧИВОСТИ

Каждое растение в меняющихся условиях среды обладает способностью адаптации в пределах, обусловленных его генотипом.

Это свойство отличает устойчивые сорта сельскохозяйственных культур. Как правило, небольшие и кратковременные изменения факторов внешней среды не приводят к существенным нарушениям физиологических функций растений, что обусловлено их способностью сохранять относительно

стабильное состояние при изменяющихся условиях внешней среды, т.е. поддерживать гомеостаз.

Отдельные внешние воздействия различной напряженности могут суммироваться, достигая порогового значения. Это явление имеет большое приспособительное значение - оно позволяет экономно расходовать энергию, затрачивая ее лишь в ответ на раздражитель достаточной силы.

При действии раздражителей, достигших порогового значения, снижение физиологических процессов и функций может достигать критических уровней, не обеспечивающих реализацию генетической программы онтогенеза. При этом нарушаются энергетический, белковый обмен, системы регуляции и другие жизненно важные функции растительного организма. В растении возникает напряженное состояние, отклонение от нормы - стресс.

Стресс - это совокупность всех неспецифических изменений, возникающих в организме под влиянием любых сильных внешних воздействий (стрессоров), включающих перестройку защитных сил организма.

Основные группы стрессоров		
Абиотические	Биотические	Антропогенные
1. Недостаточная или избыточная влажность; 2. Освещенность; 3. Температура; 4. Механические воздействия 5. Радиоактивное излучение и др	1. Поражение возбудителями болезней; 2. Поражение вредителями; 3. Конкуренция с другими растениями; 4. Влияние животных и т.д.	1. Действие ксенобиотиков - гербицидов, инсектицидов, фунгицидов; 2. Влияние промышленных отходов; 3. Засоление, подкисление, иссушение почвы

Действие одного и того же фактора с одним и тем же уровнем интенсивности может вызвать или не вызвать стресс у растения, что зависит от его сопротивляемости. При медленном развитии неблагоприятных условий растение лучше приспосабливается к ним (в большей степени проявляются специфические механизмы устойчивости), чем при кратковременном, но сильном воздействии (проявляются неспецифические механизмы).

Устойчивость растений к стрессовому воздействию зависит и от фазы онтогенеза. Наиболее устойчивы растения, находящиеся в состоянии покоя (в виде семян, луковиц и др.). 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.

Резкие и длительные воздействия факторов приводят к нарушению многих функций растений, а часто и к гибели организма. Чем меньше отклонение функции от нормы и чем быстрее она возвращается к норме после снятия воздействия, тем выше устойчивость растения к данному фактору.

Устойчивость характеризуется амплитудой отклонения функции от оптимального состояния растения, временем ее возвращения к норме, а также пределами переносимых колебаний факторов внешней среды.

Устойчивость растений к неблагоприятным условиям достигается тремя основными способами:

1. С помощью механизмов, которые позволяют избежать неблагоприятных воздействий:

- короткий период вегетации (эфемеры);
- состояние покоя – однолетние растения зимуют в виде семян, многолетние – в виде корневищ, луковиц, плодовые деревья и кустарники сбрасывают листья;

2. Посредством специальных структурных приспособлений:

- особенности анатомического строения (кутикула, корка, механические ткани и т.д.);
- специальные органы защиты (жгутые волоски, колючки);
- двигательные и физиологические реакции;
- выработка защитных веществ (фитонциды, смолы, токсины, защитные белки).

3. Благодаря физиологическим свойствам, позволяющим растениям преодолеть негативное влияние неблагоприятных факторов.

Реакция растений на неблагоприятные условия всегда комплексная, так как происходят изменения как биохимических, так и физиологических процессов.

Растения в отличие от животных обычно отвечают на действие стрессоров не активацией метаболизма, а, наоборот, снижением своей функциональной активности.

На молекулярном уровне для ликвидации возникших повреждений служат системы **репарации** (восстановления) - ферментативная репарация поврежденной ДНК.

На клеточном уровне механизмы стресса изучали Д.Н.Насонов и В.Я.Александров (учение о паранекрозе). Они установили, что на повреждающее воздействие, какой бы природы оно ни было, клетка отвечает комплексом неспецифических ответных реакций:

- уменьшением степени дисперсности цитоплазмы, т.е. увеличением размеров ее частиц;
- повышением вязкости цитоплазмы;
- увеличением общей проницаемости;
- повышением у цитоплазмы и ядра сродства к красителям. На этом показателе основано диагностирование жизнеспособности семян;
- нарушением электрического потенциала на клеточной мембране.

На организменном уровне к клеточным механизмам адаптации добавляются новые, отражающие взаимодействие органов в целом растения, усугубляется конкуренция между органами за физиологически активные вещества и трофические факторы. Эти отношения построены на силе аттрагирующего (притягивающего) действия. Подобный механизм позволяет растениям в неблагоприятных условиях сформировать и сохранить минимум генеративных органов. Резко ускоряются процессы старения и опадения нижних листьев, а питательные вещества из них направляются в молодые органы (реутипизация); осуществляется замена поврежденных или утраченных частей (регенерация). В растениях возрастает содержание этилена и АБК, снижающих обмен веществ.

На популяционном уровне в стрессовую реакцию включаются естественный и искусственный (в селекционном процессе) отборы. При длительном и сильном воздействии стрессоров семенное потомство образуют лишь генетически более устойчивые растения и общий уровень устойчивости в популяции возрастает.

3. ФИЗИОЛОГИЯ СТРЕССА И УСТОЙЧИВОСТИ

В связи с существенными изменениями климата в последние годы Республика Беларусь оказалась в зоне неустойчивого земледелия, для которых характерны недостаток или избыток осадков, низкие зимние или высокие летние температуры, переуплотнение, заболоченность, закисленность почв и др. Кроме того, в настоящее время серьезно ухудшается экологическая ситуация в результате антропогенной деятельности: промышленными выбросами загрязняются воздух и вода, повышается уровень радиации. В этих условиях урожайность сельскохозяйственных культур во многом определяется их устойчивостью к неблагоприятным факторам среды конкретного сельскохозяйственного региона.

3.1. Характер повреждающих воздействий

В процессе онтогенеза растения испытывают воздействие различных экологических факторов, среди которых выделяются: абиотические – недостаточная или избыточная влажность, освещенность, температура, механические воздействия, радиоактивное излучение, засоленность почвы и др., биотические – поражение возбудителями болезней и вредителями, конкуренция с другими растениями и т.д. и антропогенные – действие ксенобиотиков – гербицидов, инсектицидов, фунгицидов; влияние промышленных отходов, засоление, подкисление, иссушение почвы; загрязнения атмосферы – окислы азота, соединения серы, озон, избыточная концентрация CO₂.

Адаптация растений к конкретным условиям среды может обеспечиваться физиологическими механизмами (физиологическая

адаптация), а в популяции организмов (вида) – механизмами генетической изменчивости, наследственности и отбора (генетическая адаптация). Факторы внешней среды могут изменяться закономерно и случайно. Закономерно изменяющиеся условия среды (смена сезонов года) вырабатывают у растений генетическую приспособленность к этим условиям. Чем выше способность растения изменять свой метаболизм в соответствии с окружающей средой, тем шире его норма реакции и выше способность к адаптации. Это свойство отличает устойчивые сорта сельскохозяйственных культур.

Как правило, несильные и кратковременные изменения факторов внешней среды не приводят к существенным нарушениям физиологических функций растений, что обусловлено их способностью сохранять относительно стабильное состояние при изменяющихся условиях внешней среды, т.е. поддерживать гомеостаз.

Отдельные внешние воздействия различной напряженности могут суммироваться, достигая порогового значения. Явление суммации раздражения имеет большое приспособительное значение – оно позволяет растениям экономно расходовать энергию, затрачивая ее лишь в ответ на раздражитель достаточной силы. При действии на растение неблагоприятных факторов в нем возникает напряженное состояние, отклонение от нормы – стресс, мобилирующий защитные силы организма. Фактор, способный вызвать в организме повреждение или даже привести к гибели, называют стрессорным фактором или стрессором. Сила стресса зависит от скорости нарастания неблагоприятной ситуации. При медленном развитии неблагоприятных условий организм легче приспосабливается к ним (в большей степени проявляются специфические механизмы устойчивости), чем при кратковременном, но сильном действии (проявляются неспецифические механизмы).

Устойчивость растений к стрессовому воздействию зависит и от фазы онтогенеза. Наиболее устойчивы растения, находящиеся в состоянии покоя (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.

Резкие и длительные воздействия факторов приводят к нарушению многих функций растений, а часто и к гибели организма. Чем меньше отклонение функции от нормы и чем быстрее она возвращается к норме после снятия воздействия, тем выше устойчивость растения к данному фактору.

Устойчивость характеризуется амплитудой отклонения функции от оптимального состояния растения, временем ее возвращения к норме, а также пределами переносимых колебаний факторов внешней среды .

2.2. Адаптационные стратегии и механизмы устойчивости

Реакция растений на неблагоприятные условия всегда комплексная, поскольку происходят изменения как биохимических, так и физиологических процессов.

Растения, в отличие от животных, обычно отвечают на действие стрессоров не активацией метаболизма, а, наоборот, снижением своей функциональной активности.

На молекулярном уровне для ликвидации возникших повреждений служат системы репарации (восстановления) – ферментативная репарация поврежденной ДНК.

На клеточном уровне механизмы стресса изучались Д. Н. Насоновым и В. Я. Александровым (учение о паранекрозе). Они постулировали, что в ответ на повреждающее воздействие, достигшее пороговой силы, клетка отвечает комплексом неспецифических ответных реакций: уменьшение степени дисперсности цитоплазмы, т.е. увеличение размеров ее частиц; повышение вязкости цитоплазмы; увеличение общей проницаемости; повышение у цитоплазмы и ядра сродства к витальным (прижизненным) красителям; нарушение электрического потенциала на клеточной мембране.

В основе почти всех повреждающих воздействий лежит денатурация белков, т. е. утрата ими нативной пространственной структуры, поэтому повышение устойчивости белков или накопление сахаров, обладающих защитным действием, обеспечивает неспецифичную устойчивость к разнообразным повреждающим воздействиям.

На организменном уровне к клеточным механизмам адаптации добавляются новые, отражающие взаимодействие органов в целом растении, усугубляются конкурентные отношения между органами за физиологически активные вещества и трофические факторы. Эти отношения построены на силе аттрагирующего (притягивающего) действия. Подобный механизм позволяет растениям в неблагоприятных условиях сформировать и сохранить минимум генеративных органов. Резко ускоряются процессы старения и опадения нижних листьев, а питательные вещества из них направляются в молодые органы (реутилизация); осуществляется замена поврежденных или утраченных частей (репарация). В растениях возрастает содержание этилена и АБК, снижающих обмен веществ.

На популяционном уровне в стрессовую реакцию включается естественный и искусственный (в селекционном процессе) отбор. При длительном и сильном воздействии стрессоров семенное потомство образуют лишь генетически более устойчивые растения и общий уровень устойчивости в популяции возрастает.

Тот или иной набор защитных механизмов имеется у любого растения независимо от его приспособленности (рис.).

Однако степень сопротивляемости растений фактору оказывается решающей в их стрессовой реакции

У неустойчивых растений такие реакции, быстро вступая в действие, оказываются



кратковременными и неспособными предохранять организм от гибели. Приспособление устойчивых растений, в отличие от неустойчивых, происходит постепенно, но при этом обеспечивается более длительное поддержание

равновесного состояния обмена веществ.

При усилении действия стрессоров увеличивается частота нарушений в работе систем жизнеобеспечения, что свидетельствует о снижении надежности организма. Рассмотрению понятия надежности и созданию теории надежности стало уделяться внимание лишь в последние десятилетия. Важная роль в изучении этих вопросов у растений принадлежит Д. М. Гродзинскому.

Надежность живых систем обеспечивается их гибкостью, целесообразностью, возможностью регуляции, полифункциональностью. Дикие растения отличаются от культурных природной надежностью. В процессе селекции на высокую урожайность человек лишает растение многих преимуществ, которыми наделила их природа. Поэтому у культурных растений природная надежность заменена системой надежности, обеспечиваемой человеком.

Различают несколько видов надежности. Стабилизирующая надежность характеризует высокую степень безотказности функционирования отдельных систем клетки. Восстанавливающая надежность обеспечивается системами, обнаруживающими и устраняющими нарушения физиологических функций. С помощью адаптационных систем осуществляется приспособление организма к изменяющимся условиям существования в онтогенезе растений.

Системы надежности необходимо рассматривать на разных уровнях биологических систем: на субклеточном, клеточном, на уровне организма, ткани, в фитоценозе.

На всех уровнях иерархии способы обеспечения надежности одни и те же – это резервирование (избыточность структурных или функциональных возможностей клетки), гетерогенность компонентов и репарация.

На субклеточном уровне повышению надежности растительного организма способствует резервирование и дублирование генетического материала (двойная спираль ДНК, увеличение пloidности). Гетерогенные полипептиды образуются благодаря разнообразным молекулам информационной РНК. Восстановлению нарушенных функций помогает механизм поиска повреждений – коррекции ДНК.

Надежности функционирования клетки способствуют многообразные обходные пути метаболизма, пространственное разобщение запасных веществ и т.д. Репарация нарушений в клетке достигается устранением возникших сбоев обновлением белка или синтезом стрессовых белков. Способы проявления надежности на уровне организма выражаются и в развитии замещающих побегов, пробуждении пазушных почек, в одновременной закладке большего, чем требуется для смены поколений, числа побегов, цветков, семян, колосков.

Для решения проблем надежности, так же как это было отмечено для стресса и устойчивости, используются общие пути и принципы, хотя механизмы обеспечения ее на каждом из уровней организации многообразны.

Формирование механизмов адаптации происходит в процессе эволюции. Способность к адаптации у растений наследственно закреплена и присутствует у них независимо от того, находятся растения или нет в стрессовых условиях.

В ответ на повторяющиеся в невысоких дозах стрессовые воздействия в растениях формируются ответные реакции, затрагивающие изменения в экспрессии генов, метаболизме, физиологических функциях, то есть происходит акклимация. В процессе акклимации растения приобретают устойчивость к действию стрессора. Акклимация происходит при жизни организма и не наследуется. Вместе с тем она генетически predeterminedлена пределами нормы реакции.

Примером акклимации растений служит закаливание. Зная адаптивные механизмы растений, можно целенаправленно влиять на повышение устойчивости в ходе онтогенеза путем закаливания. При закаливании проявляется неспецифическая устойчивость, поэтому закаливание по отношению к одному фактору способствует повышению устойчивости к некоторым другим стрессорам. П. А. Генкель назвал это явление сопряженной устойчивостью. Например, закаливание озимой пшеницы к низкой температуре ведет к возрастанию ее устойчивости и к недостатку кислорода, который испытывают растения при образовании на озимых посевах ледяной корки. Хорошо известна положительная роль солевой обработки в повышении устойчивости растений к высокой температуре, засухе и даже затоплению, что объясняется нормализацией водного режима, который обычно нарушается при всех этих воздействиях. При использовании метода закаливания в практических целях важно представлять себе весь комплекс изменений, в ходе которых формируется устойчивость организма в естественных условиях обитания.

2.3. Системы регуляции в условиях стресса

При воздействии стрессоров и приспособлении растений к этому воздействию происходит перестройка обмена веществ и активизация резервных возможностей организма. Это возможно благодаря

существованию у растений систем регуляции на разных уровнях биологической организации (рис. 2).

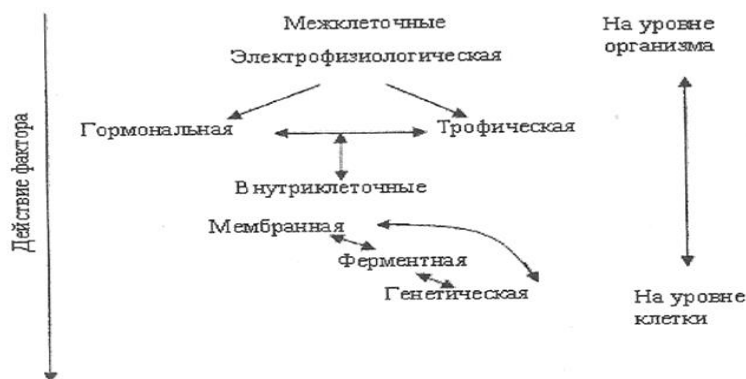


Рис. 2. Системы регуляции у растений

Для координации функциональной активности клеток в неблагоприятных условиях у растений существуют механизмы регуляции, включающие связанные между собой генетическую, ферментативную и мембранную системы. Взаимодействие органов растения осуществляется благодаря слаженной работе гормональной, трофической и электрофизиологической систем.

Сигнальная трансдукция

Обязательным условием работы систем регуляции является восприятие (рецепция), передача и преобразование (трансдукция) внешних сигналов. Это осуществляется рецепторами белковой природы, расположенных в плазмалемме.

Известно три основных типа рецепторов: рецепторы, сопряженные с G-белками, рецепторы – ионные каналы и рецепторы, ассоциированные с ферментами.

Передача и преобразование сигналов от рецепторов к внутриклеточным мишеням происходит с помощью нескольких белковых компонентов, совокупность которых называется каскадом передачи сигналов. Помимо белковых посредников в передачу сигналов вовлекаются и относительно небольшие молекулы, служащие вторичными сигналами. Это вторичные посредники, или мессенджеры. Роль вторичных мессенджеров в клетке играют ионы кальция, характеризующиеся небольшой по сравнению с биополимерами молекулярной массой, а поэтому высокой скоростью диффундирования в цитоплазму. Сигналы индуцируют открытие кальциевых каналов, концентрация кальция в цитозоле резко возрастает, что стимулирует активность почти всех участвующих в регуляции ферментов.

Часто кальций действует как посредник только после взаимодействия с кальмодулином – растворимым цитозольным белком. Кальмодулин состоит из двух субъединиц, связанных α -спиралью. В каждой субъединице находятся два центра связывания кальция. Взаимодействие кальция со всеми центрами приводит к изменению конформации кальмодулина, в результате он образует комплекс с протеинкиназами, которые, в свою

очередь, активируются.

Выделяют два уровня восприятия и передачи сигналов – уровень целого организма и клеточный уровень. Существует регуляция межклеточных взаимодействий, которая обуславливается рецепторами клеточных мембран. В целом в многоклеточном организме существует определенное равновесие между процессами пролиферации (нормальной регенерации) клеток и естественной гибелью – апоптозом. При стрессовых воздействиях это равновесие может быть нарушено, что приводит к преобладанию апоптоза и дегенерации тканей.

Генетическая регуляция

Воспринятый клеткой сигнал передается в ядро, где формируется ответ клетки. Выделяют несколько уровней регуляции клеточного ответа – транскрипция, трансляция, уровень зрелых белков.

Наиболее часто встречается такой механизм регуляции транскрипции, как специфическое взаимодействие белковых транскрипционных факторов цитоплазмы с регуляторными участками ДНК, который может развиваться по трем направлениям. Во всех трех вариантах связывание активного транскрипционного фактора с регуляторным участком ДНК происходит быстро и запускает или усиливает процесс транскрипции ранних генов, то есть генов, ответственных за быстрые ответы клетки. Возникающие информационные РНК определяют синтез белков, которые становятся новыми транскрипционными факторами и стимулируют поздние гены, активность которых реализуется в течение нескольких часов и суток.

Рассмотренные пути восприятия и трансдукции сигналов возникают и при действии стрессовых факторов.

Метаболическая регуляция на примере регуляции рН

Метаболическая система регуляции основана на изменении активности ферментов. Поскольку активность ферментов зависит от рН, а влияние стрессоров приводит к снижению рН цитоплазмы, регуляция внутриклеточного рН в условиях стресса приобретает особое значение.

У растений за эту регуляцию отвечают два механизма: биофизический – электрогенная АТФ-зависимая протонная помпа и биохимический – рН-чувствительные процессы карбоксилирования и декарбоксилирования органических кислот, в ходе которых продуцируется или потребляется протон.

Мембранная система регуляции

Мембранная регуляция осуществляется благодаря изменениям в мембранном транспорте, связыванию или освобождению ферментов и регуляторных белков и путем изменения активности мембранных ферментов.

К числу причин большей стабильности клеточных мембран устойчивых растений могут быть отнесены: адаптивные перестройки в составе мембран, торможение распада их компонентов и поддержание режима кальциевого режима клетки. По всей вероятности, эти реакции взаимосвязаны благодаря мембранной системе регуляции.

Поскольку мембраны устойчивых растений меньше повреждаются при действии стрессоров, можно ожидать, что системы регуляции проницаемости и поддержания гомеостаза работают у них эффективнее, чем у неустойчивых. Подобные данные получены для растений, устойчивых к высокой и низкой температурам, засухе, инфекции, гипоксии и аноксии.

Изменение проницаемости мембран при действии стрессоров используют при разработке экспресс-методов диагностики, например, определения интенсивности выхода из тканей электролитов. Использование веществ, стабилизирующих мембраны (соли Са, антиоксиданты), снижает проницаемость мембран, способствует повышению устойчивости растений.

Гормональная система регуляции

Гормональная система регуляции – одна из наиболее важных регуляторных систем, которая контролирует жизнь каждого растения на всем протяжении онтогенеза не только в нормальных условиях существования, но и при различных стрессовых воздействиях. Обычно под влиянием стрессоров тормозится рост растений, снижается содержание ауксинов, гиббереллинов и цитокининов, но возрастает количество ингибиторов – АБК, этилена, жасмоновой кислоты. АБК и этилен называют стрессовыми гормонами.

Действие АБК распространяется практически на все процессы клеточного метаболизма. АБК играет важную роль в ответе растения на действие низких температур, засоление, обезвоживание, гипо- и аноксию.

Этилен также синтезируется в ответ на действие различных стрессоров: патогенов грибкового, бактериального и вирусного происхождения, неблагоприятного температурного режима, засухи, корневой гипоксии, загрязнения тяжелыми металлами. Он свободно диффундирует и быстро (через 1 минуту) улетучивается, но успевает связаться с расположенными в плазмалемме рецепторами. Система трансдукции сигнала включает ГТФ-связывающие белки, протеинкиназы и кальций. Действие этилена связано с регуляцией процессов, происходящих в клеточной стенке, экспрессии генов апоптоза, стрессовых белков, с взаимодействием с другими фитогормонами.

Трофическая система регуляции

Взаимодействие с помощью питательных веществ – наиболее простой способ связи между клетками, тканями и органами. Образовавшиеся в процессе фотосинтеза ассимиляты поступают в корни и другие органы растений. Корни используют ассимиляты, а часть трансформированных органических веществ передвигается вверх по стеблю.

В последние годы проводят исследования донорно-акцепторных отношений на клеточном и молекулярном уровнях. Сахара (гексозы и сахароза) выполняют не только роль субстратов для роста, но служат также сигнальными молекулами, которые контролируют экспрессию генов, регулируя и синтез сахаров в листьях, и потребление их другими органами растений.

Поступающие в клетку гексозы участвуют в репрессии генов, кодирующих синтез ряда фотосинтетических ферментов, что приводит к

ингибированию фотосинтеза.

Активируемые стрессором и сахарами сигнальные пути включаются независимо друг от друга, но могут взаимодействовать в процессе трансдукции. Абиотические стрессоры (низкая температура, засоление, засуха) ведут к усилению гидролитических процессов, в частности гидролиза крахмала. В результате происходит накопление сахаров, что сопровождается торможением их образования в процессе фотосинтеза. В случае инфекций (биотических стрессоров) в состав выделяемых патогенами веществ входят высокомолекулярные глюкоканы – олигогликозиды, которые «узнаются» мембранными рецепторами растений.

Трофическая регуляция взаимодействует с другими системами регуляции, обеспечивающими связь всех частей растения.

Электрофизиологическая регуляция

Способность генерировать электрические потенциалы – одно из универсальных и существенных для жизнедеятельности свойств живых систем. И у неустойчивых и у устойчивых растений при действии стрессоров включаются системы регуляции. Однако у первых переключение метаболизма на новый уровень происходит очень быстро, что затрудняет регуляторное объединение защитных реакций. У приспособленных же растений в процессе эволюции сформировалась необходимая для выживания способность к постепенному и последовательному взаимодействию различных систем регуляции. Только согласованная работа всех систем регуляции способствует обеспечению длительного существования организма в неблагоприятных экологических условиях.

2.4. Окислительный стресс и антиоксидантные системы

Термин «окислительный стресс» характеризует повышение устойчивой концентрации активных форм кислорода в клетке. Сложилось представление о кислородном парадоксе – необходимости использовать кислород для эффективного получения энергии, хотя он токсичен для живой материи.

2.4.1. Активные формы кислорода: их реакционная способность и значение

Активные формы кислорода (АФК) – это совокупность короткоживущих взаимопревращающихся реакционно-способных форм кислорода, возникающих в результате его электронного возбуждения или окислительно-восстановительных превращений. Среди них выделяют две группы – свободные радикалы и перекиси, которые различаются по времени жизни. Нестабильные свободные радикалы активно окисляют любые органические соединения, тогда как перекиси способны диффундировать и вызывать повреждения вдали от места образования. Даже в своем основном (триплетном) состоянии молекула кислорода выделяется среди других подобных элементов, поскольку является бирадикалом, т.е. обладает двумя неспаренными электронами с параллельными спинами. Данное свойство делает молекулу кислорода

парамагнитной, а также затрудняет реакции с органическими соединениями среди которых пары электронов с параллельными спинами встречается крайне редко.

АФК образуются в организме в реакциях одно-, двух- и трехэлектронного восстановления кислорода в результате само- и ферментативного окисления соединений, а также в фотоиндуцированных реакциях. Среди АФК кроме свободно-радикальных частиц, обозначаемых символом «*» – супероксидного анион-радикала ($O_2^{\cdot-}$), гидроксильного радикала (HO^{\cdot}), перекисных радикалов (RO_2^{\cdot}) и др., различают и нейтральные молекулы, такие как пероксид водорода (H_2O_2), синглетный кислород (1O_2), озон (O_3) и др.

Полное восстановление молекулы кислорода до воды в дыхательной цепи требует четырех электронов, формирование же АФК происходит при неполном одноэлектронном восстановлении, в результате которого образуются свободные радикалы (рис. 3).

Восприятие избыточной энергии (22 ккал/моль) молекулярным кислородом приводит к изменению спина одного из неспаренных электронов. Образовавшийся синглетный кислород 1O_2 имеет время жизни до 4 μs в водной среде и до 100 μs в неполярных средах. Это одна из наиболее реакционно-способных форм активированного кислорода, окисляющего большинство органических молекул с образованием гидроперекисей ($RH + ^1O_2 \rightarrow ROOH$). Синглетный кислород (1O_2) генерируется при изменении спина одного из электронов, находящихся на π -орбиталях O_2 и в основном синтезируется в фотоиндуцированных реакциях при участии хлорофиллов, других порфиринов, флавинов. Образование 1O_2 возможно также в реакциях дисмутации $O_2^{\cdot-}$, HO^{\cdot} , HO_2^{\cdot} и при работе ферментов (СОД, каталазы, пероксидазы).



Рис. 3. Схема возникновения высокорекреационных форм кислорода в растительных клетках

Супероксидный анион ($O_2^{\cdot-}$) – среднеактивная молекула с временем полураспада до 4 μs , не может пересекать мембраны. Способен выступать и как восстановитель и как окислитель, окисляя соединения серы, НАДФН и др. Он альтернативно восстанавливает хиноны, цитохром с и комплексы

металлов Fe^{3+}/Cu^{2+} , влияя на активность металлосодержащих ферментов.

HO_2^{\cdot} – гидроперекисный радикал, образующийся протонированием супероксидного аниона в водной среде, способен пересекать мембраны, забирать протоны у полиненасыщенных жирных кислот и липидных перекисей, способствуя и инициируя реакции перекисного окисления липидов.

Перекись водорода (H_2O_2) – среднеактивная молекула с временем полураспада 1 μ s, может диффундировать на значительное расстояние от места образования. Инактивирует белки за счет окисления их тиоловых групп. Белки цикла Кальвина и Cu/Zn-супероксиддисмутаза (Cu/Zn-SOD) инактивируются перекисью. Собственная реактивность перекиси водорода невелика, зато достигается дополнительный эффект за счет новообразованных гидроксильных радикалов. В отсутствие металлов переменной валентности пероксид достаточно стабилен. В то же время благодаря относительно продолжительному времени жизни и растворимости в липидном бислое, пероксид может легко диффундировать через мембраны. Роль пероксида определяется не столько собственной химической реактивностью, хотя он и не инициирует ПОЛ, сколько участием в образовании более токсичных АФК.

HO^{\cdot} – гидроксильный радикал, наиболее реакционно-способный из АФК, образуется из перекиси водорода в реакциях Фентон и Хабера-Вейсса даже при наличии следовых количеств Fe^{2+} . Поскольку время полураспада этого соединения всего 10^{-9} с, нет ферментативных механизмов защиты от HO^{\cdot} . Гидроксильный радикал делает антиоксидантные ферменты более уязвимыми для протеолиза.

Атомарный кислород ($O_2^{\cdot-}$) и O_3 (озон) появляются вследствие восприятия молекулярным кислородом энергии световых лучей в УФ области (160–240 нм). Поглощенный фотон вызывает диссоциацию молекулы кислорода, затем спонтанно протекает реакция образования озона. Образование озона также сопровождается ряд реакций, основным продуктом которых является O_2 .

Основными источниками АФК являются реакции одноэлектронного восстановления кислорода, в том числе возникающие при взаимодействии с электрон-транспортными цепями (ЭТЦ) хлоропластов и митохондрий; водорасщепляющий комплекс при ФС-II; реакции, производимые липоксигеназой, мембранно-связанной Fe^{3+} -редуктазой, оксалаксидазой, а также облучение и химические реакции (синтетические, реакции Фентон и Хабера-Вейсса), процессы фотодыхания (рис.4).

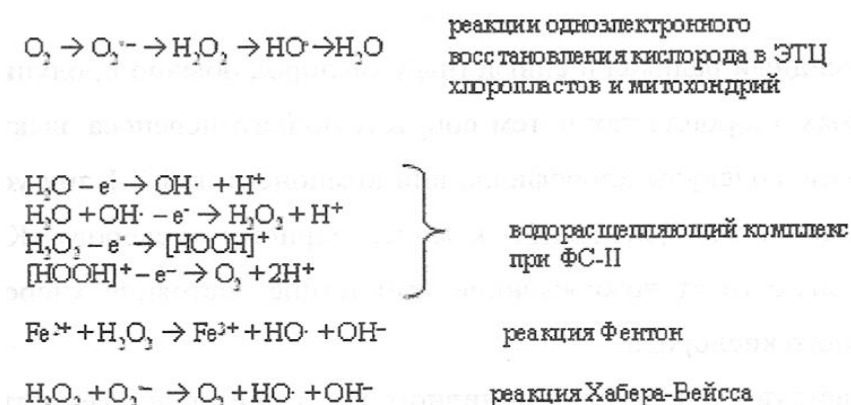


Рис 4. Основные пути образования АФК в клетке

АФК образуются при нормальном метаболизме клетки. В настоящее время известно много процессов, для которых необходимо участие АФК. Положительная роль АФК проявляется в синтезе биологически активных веществ, лигнина, в содействии росту и растяжению клеток, подавлении патогенной атаки, сигнальной роли некоторых веществ, участии в катаболизме.

Кроме того, не только сами АФК, но и продукты свободнорадикального окисления в норме участвуют в регулировании проницаемости мембран, роста, пролиферации и состава липидов, α - и β -окисление жирных кислот являются энергетически необходимыми процессами, тогда как оксигеназные реакции активируют сигнальные пути. При разложении липидов (C_{18}) оксигеназами образуются C_6 и C_{12} соединения. C_{12} соединения, к которым относятся травминовая кислота, травмин, жасмоновая кислота и метилжасмонат, играют важную регуляторную роль. Гидрокси- и эпоксижирные кислоты способствуют защите от инфекций грибной и бактериальной природы.

Супероксидный радикал и синглетный кислород обычно продуцируются в освещенных хлоропластах путем сопутствующего переноса электронов от возбужденной молекулы хлорофилла или компонентов ФС-I при условии высоких отношений НАДФН/НАДФ к молекулярному кислороду. Каротиноиды эффективно гасят возбужденное триплетное состояние хлорофилла и/или синглетного кислорода.

АФК участвуют в регуляции липидного состава и проницаемости мембран, устьичных движений, способствуют синтезу многих веществ, в частности, фитогормонов и физиологически активных соединений – этилена, салициловой кислоты, жасмоната и других. Выявлено их значение для синтеза клеточной стенки и кросс-связывания, полимеризации лигнина и суберина.

АФК участвуют в поддержании окислительно-восстановительной среды клетки и тиолового статуса белков, тем самым регулируя многочисленные процессы. Предполагается, что они контролируют митоз, дифференцировку пластид, аппарата Гольджи и необходимы для нормального роста, развития и морфогенеза растений.

АФК стимулируют накопление в клетке вторичных посредников – циклических нуклеотидов: цАМФ и цГМФ, вызывают накопление ионов Ca^{2+} в цитозоле и стимуляцию фосфорилирования белков посредством активации протеинкиназ, протеинтирозинкиназ и ингибирования протеинфосфатаз (Кулинский, 1999). Установлено, что АФК и липидные гидроперекиси в низких концентрациях изменяют экспрессию генов (в том

числе и генов раннего ответа).

АФК и сами могут выполнять функцию вторичных посредников, стимулируя активацию защитных генов при воздействии различного рода стрессовых факторов. Кроме того, они принимают непосредственное участие в формировании системной приобретенной и перекрестной устойчивости.

АФК вовлечены в фитоиммунологическую защиту против инфекции: они являются непосредственной причиной торможения развития или повреждения патогенных микроорганизмов. Одной из наиболее быстрых реакций на инфекцию является окислительный взрыв – быстрая временная гиперпродукция активных форм кислорода, участвующих в повреждении и уничтожении чужеродных клеток. Кроме того, АФК представляют собой именно те агенты, которые вызывают индукцию защитных генов и синтез разнообразных белков, определяющих устойчивость к патогенам.

ПОЛ на определенном уровне совершенно необходимо для обновления фосфолипидов мембран, регуляции транспорта через мембрану, синтеза различных веществ (спирты, кетоны, альдегиды, дильдегиды, эпоксиды, полимеры, фураны и др). Дальнейшее окисление первичных продуктов перекисного окисления – гидропероксидов – может привести к образованию физиологически активных соединений, в частности, этилена, питокининов, жасмоновой кислоты и др.

Таким образом, АФК играют заметную роль в нормальном метаболизме клеток. В норме концентрации АФК в клетках не высоки: концентрация $O_2^{\cdot-}$ составляет 10^{-11} М, H_2O_2 – 10^{-8} М, HO^{\cdot} – меньше 10^{-11} М. Однако действие разных стрессоров (УФ-свет и другие формы радиации, гербициды, патогены, механические повреждения, аноксия, озон, температурный и другие стрессы) может приводить к избытку АФК, превышающему возможности системы гашения, что обуславливает необходимость добавочной защиты. Например, закрывание устьиц в условиях засухи ограничивает доступность CO_2 для фотосинтетической ассимиляции углерода. В этих условиях, как и на интенсивном солнечном свете, избыточное образование супероксида в хлоропластах может приводить к фотоингибированию и фотоокислению.

Все вышеприведенные воздействия на растения имеют обратную связь с хлоропластом. Независимо от метаболического участка в растении, на который влияет какой-либо стрессор, всегда происходят фотосинтетическая активация кислорода и/или фотодинамические процессы, приводящие к образованию АФК.

2.4.2. Компартиментация АФК в клетке

Супероксидный анион-радикал возникает непосредственно в ходе работы фотосинтетической ЭТЦ (реакция Мелера). Основным участком фотовосстановления O_2 в хлоропластах является ФС-I, а главным восстановителем считается ферредоксин (Fd) (или ферредоксин-НАДФН-редуктаза). Установлено, что в ФС-I образуется в основном $O_2^{\cdot-}$, в то время

как в ФС-II – O_2^- и H_2O_2 .

В хлоропластах происходит также активное образование синглетного кислорода 1O_2 , возникающего за счет взаимодействия O_2 с возбужденным хлорофиллом (Красновский, 1994). 1O_2 легче вступает в реакции с другими молекулами, чем кислород в обычном состоянии. По некоторым данным 1O_2 является основным инициатором ПОЛ в тилакоидных мембранах (Иванов, 1998). Генерация АФК в хлоропластах происходит также в темновых реакциях при участии РБФК.

Митохондрии являются минорными участками активации кислорода и способны продуцировать O_2^- и пероксид водорода при окислении различных субстратов, причем большая часть H_2O_2 образуется в реакции дисмутации O_2^- .

Возникновение супероксида происходит в цепи дыхательных переносчиков, в основном за счет убихинона, флавинов и Fe-содержащих белков. В ходе окислительного фосфорилирования при нормальных условиях около 5% кислорода преобразуется в АФК; их генерация существенно увеличивается при снижении концентрации АДФ, поскольку из-за уменьшения потребления кислорода возрастает его концентрация и повышается степень восстановленности переносчиков в ЭТЦ.

Плазматические мембраны содержат НАД(Ф)Н-оксидазы, которые относительно специфичны к своим акцепторам электронов и переносят электроны с цитоплазматического НАД(Ф)Н на кислород апопласта. Супероксид и его производные наиболее интенсивно продуцируются в присутствии автоокислительных акцепторов, таких как хиноны; в данном случае АФК могут функционировать в качестве клеточных мессенджеров.

Значительную роль в образовании АФК и активации процесса ПОЛ на плазмалемме играют липоксигеназы, которые катализируют образование гидроперекисей из ненасыщенных жирных кислот путем присоединения к ним молекулы O_2 . Указанные гидроперекиси могут легко распадаться с образованием свободных радикалов. В некоторых случаях возникновение RO_2^\cdot , O_2^- и других АФК обнаружено в самой липоксигеназной реакции. Все эти радикалы являются источниками окислительного повреждения мембраны.

Микротельца – пероксисомы и глиоксисомы, в отличие от митохондрий или хлоропластов, являются компартментами с одиночной мембраной, содержащей ксантиноксидазу, которая образует O_2^- и H_2O_2 , а также гликолатоксидазу и β -оксидазу жирных кислот, продуцирующие H_2O_2 . Регуляторную роль может играть ингибирование ксантиноксидазы некоторыми флавоноидами. В детоксикацию АФК включены Cu, Zn-СОД и Mn-СОД, каталаза, пероксидаза.

В глиоксисомах функционирует оксидазная форма ксантиноксидазы. В пероксисомах образование АФК происходит в ходе β -окисления жирных кислот, энзиматических реакций флавиновых оксидаз и гликолатоксидазной реакции фотодыхания. В матриксе органелл находится ксантиноксидаза, в определенных условиях генерирующая большие количества O_2^- .

В генерации АФК апопласта (O_2^- и H_2O_2) принимает участие пероксидаза клеточной стенки, продуцирующая O_2^- при расходовании НАДН в Mn^{2+} -зависимой реакции. НАДФН-оксидаза отвечает за поставку H_2O_2 для пероксидаз в процессах лигнификации клеточной стенки. Кроме того, в клеточной стенке найдены аминоксидазы, продуцирующие H_2O_2 . Определенный вклад в генерацию АФК в клетке вносит ядерная мембрана, в которой O_2^- образуется за счет окисления НАДФН. Образование АФК возможно в цитозоле при автоокислении и ферментативных реакциях с участием каталазы, пероксидазы и других ферментов.

2.4.3. Повреждающее действие АФК на биомолекулы растительной клетки

Повреждаются молекулы липидов, нуклеиновых кислот, белков. Взаимодействуя с ними, АФК вызывают образование органических гидропероксидов типа ROOH (LOOH). Изменения макромолекул под действием АФК называются окислительными модификациями (ОМ) макромолекул. Органические гидропероксиды характеризуются высокой реакционной способностью и превращаются в спирты, альдегиды, эпоксиды и другие окисленные органические соединения. Образование ROOH называют перекисным окислением.

Одной из главных мишеней действия АФК в стрессовых условиях является ДНК. При этом повреждаются основания и дезоксирибоза, а также появляются ковалентные сшивки и разрывы. Предполагается, что в разрушении молекулы участвует преимущественно гидроксильный радикал, в то время как супероксид и пероксиды практически не реагируют с ДНК. Окисление нуклеиновых кислот возможно не только путем прямого действия АФК, но и через активацию ими Ca^{2+} -зависимых эндонуклеаз.

Взаимодействуя с органическими веществами, АФК, главным образом HO^{\bullet} , образует гидропероксиды (ROOH) ДНК, белков, липидов. Образование ROOH называют перекисным окислением (пероксидацией). В липидах (L), в основном в полиненасыщенных жирных кислотах, АФК вызывают цепные реакции с накоплением липидных радикалов (L^{\bullet}), пероксидов (LOO^{\bullet}), гидропероксидов (LOOH) и алкосилов (LO^{\bullet}). Продукты взаимодействия производных кислорода – окиси азота (NO и особенно его радикала (NO^{\bullet})) с O_2 вызывают окисление аминов, тиолов и других молекул. Взаимодействие NO^{\bullet} с O_2^- приводит к генерации крайне токсичного и мощного оксиданта – пероксинитрита (ONOO-), а также HO^{\bullet} .

АФК причастны к окислительной деструкции хлорофилла и других компонентов фотосинтетического аппарата. Кроме непосредственного действия на клетку АФК могут инициировать реакции перекисного окисления липидов мембран хлоропластов, причем преимущественно ненасыщенных жирных кислот (НЖК).

Главные эффекты перекисного окисления включают окисление НЖК мембран и взаимодействие с белковыми молекулами мембран. Основным типом изменения белков является окисление их сульфгидрильных групп. В

результате образуются сульфгидрильные радикалы, которые затем взаимодействуют с образованием дисульфидов, либо окисляются кислородом с образованием производных сульфоновой кислоты. В результате происходит инактивация ферментов, а также отмечается появление дефектов в липидном слое мембран и соответственно увеличение ионной проницаемости липидного бислоя и утечка электролитов. Кроме того, уменьшается стабильность мембран, особенно сопрягающих мембран (хлоропластов и митохондрий) и плазмалеммы. Таким образом ПОЛ нарушает процессы фото- и окислительного фосфорилирования, синтез АТФ в митохондриях и хлоропластах, и клетка оказывается в условиях энергетического голода. Одновременно в цитоплазму выходят ионы Ca^{2+} , которые повреждают клеточные структуры и могут вызвать гибель клетки. Активация ПОЛ на плазмалемме также вызывает нарушение ее функций, приводит к изменению всей клеточной жизнедеятельности или даже к гибели клеток.

2.4.4. Антиоксидантные системы» Механизмы детоксикации АФК

Растения обладают достаточной устойчивостью к окислительным повреждениям, которые возникают лишь при резком изменении физиологического состояния организма. Это обусловлено существованием в растительной клетке эффективных антиоксидантных систем (АОС), способных обеспечить защиту как от кислородных радикалов, так и от синглетного кислорода.

Антиоксиданты – это широкий класс веществ, в который входят соединения, снижающие активность радикальных окислительных процессов по следующим механизмам:

- ингибирование радикальных форм активных кислородных метаболитов, способных инициировать образование органических радикалов;
- изменение структурной организации субстрата, замедляющее окисление;
- прерывание окислительной цепи посредством взаимодействия с органическими радикалами;
- снижение концентрации кислорода;
- связывание или окисление ионов металлов переменной валентности, инициирующих разложение перекисей и образование радикалов;
- перевод перекисей в стабильные продукты окисления: спирты, альдегиды, кетоны и др.

Выделяют также антиоксиданты вторичной защиты, которые обеспечивают восстановление от повреждений из-за действий АФК. Сюда относятся процессы репарации ДНК, гидролитические ферменты, осуществляющие «выщепление» окисленных липидов из мембраны, протеолиз поврежденных белков. комплекс реакций, связанных с метаболизацией продуктов ПОЛ. Детоксикация в широком смысле также включает замещение поврежденных молекул, таких как ДНК, белки и

мембранные липиды, комплексной системой интегрированных репарирующих ферментов и процессов замещения. Однако непрерывная работа этих процессов репарации приведет к их инактивации, так как они функционируют также и в качестве мишеней АФК.

Наиболее удобно характеризовать группы антиоксидантов в зависимости от их молекулярных масс, причем первую группу составляют низкомолекулярные соединения, а вторую – высокомолекулярные ферменты, белки и пептиды, способные связывать ионы металлов переменной валентности.

К низкомолекулярным оксидантам относятся разнообразные соединения – глутатион, аскорбат, токоферолы, каротиноиды, полиамины, некоторые аминокислоты и др. Отличительной особенностью большинства эндогенных низкомолекулярных антиоксидантов является нелинейная зависимость между их концентрацией и степенью ингибирования свободнорадикальных процессов.

Антиоксиданты (АО) можно подразделить на две группы, водорастворимые протектанты и антиоксиданты липидной фазы.

Из водорастворимых антиоксидантов наиболее эффективными являются глутатион и аскорбиновая кислота, обнаруженные практически во всех участках клетки, но в особенно больших концентрациях в хлоропластах и апопласте. Защитное действие глутатиона связано с окислением его SH-группы, приводящим к димеризации в дисульфид. Антиоксидантные свойства аскорбата основаны на функционировании одноэлектронных циклических переходов между гидро-, семидегидро- и дегидроаскорбатными формами, чему способствуют подвижность протонов. Скорость этих превращений зависит от металлов переменной валентности, других пар окислитель–восстановитель и pH среды.

Антиоксидантный эффект аскорбиновой кислоты и глутатиона главным образом реализуется посредством их участия в работе ферментативных антиоксидантов, особенно ферментов аскорбат-глутатионового цикла. Кроме того, они способны непосредственно ингибировать АФК, легко перехватывая O_2^- , HO^\bullet , RO_2^\bullet , 1O_2 , O_2^- , HO_2^\bullet и др. Аскорбиновая кислота (витамин С) и восстановленный глутатион (GSH), являясь гидрофильными антиоксидантами, находятся в водной фазе клетки, в хлоропластах, митохондриях и других структурах, а также в межмембранном пространстве клеточных органелл. Как восстанавливающий агент, аскорбиновая кислота способна напрямую реагировать с супероксид- и гидроксильным радикалами, однако основная ее функция в процессе ПОЛ состоит в регенерации токофероксильного радикала: $TO^\bullet + АКН \rightarrow ТОН + A^\bullet$ (АКН – аскорбиновая кислота, A^\bullet – радикал монодегидроаскорбиновой кислоты). Дальнейшее окисление монодегидроаскорбата приводит к образованию дегидроаскорбата. Окисленные формы аскорбиновой кислоты восстанавливаются в ферментативных реакциях монодегидроаскорбат- и дегидроаскорбатредуктазами.

Глутатион, являясь полифункциональным соединением, представляет

собой основной восстановитель клетки. Как и аскорбиновая кислота, он восстанавливает токофероксильные радикалы, а также участвует в обезвреживании вторичных метаболитов окислительного обмена.

Кроме непосредственно антиоксидантного действия, глутатион и аскорбат выполняют многочисленные функции в регуляции метаболизма растений, в частности, участвуют в поддержании окислительно-восстановительного потенциала.

Антиоксиданты липидной фазы представлены двумя основными классами низкомолекулярных соединений. К первому относят фенольные токоферолы и близкие к ним по строению убихиноны и витамин К. Гидрофобные антиоксиданты предохраняют от разрушения мембраны. Так, локализуясь в мембранах α -токоферол (витамин Е) вызывает обрыв цепей свободнорадикального окисления путем взаимодействия с пероксильными и алкоксильными радикалами. Таким способом токоферол нейтрализует свободные радикалы мембранных липидов, перехватывая и устраняя их. Углеводородная цепь токоферола, встраиваясь в мембрану, образует ассоциации с ненасыщенными жирными кислотами мембранных липидов. Токоферол взаимодействует с O_2^- и 1O_2 . Кроме того, токоферолы снижают проницаемость мембран, а также связывают свободные жирные кислоты, избыток которых дестабилизирует мембранную структуру.

Помимо токоферола высокую антиокислительную активность проявляют другие фенольные соединения, в частности полифенолы, служащие донорами водорода. Многие из них способны связывать металлы переменной валентности, которые служат катализаторами свободнорадикального окисления. Из полифенолов наиболее известны как антиоксиданты различные флавоноиды.

К липофильным антиокислителям относятся каротиноиды, которые наиболее эффективны в тушении избыточной энергии триплетных хлорофиллов и синглетного кислорода. Воспринимая энергию возбуждения, они рассеивают ее в виде тепла, предотвращая тем самым возможность образования синглетного кислорода. Кроме того, каротиноиды могут взаимодействовать с органическими радикалами жирных кислот, действуя при этом в качестве не доноров водорода, а «ловушек» радикалов. В итоге цепь окисления обрывается. Антиокислительное действие каротиноидов видимо дополняет действие токоферолов, поскольку каротиноиды эффективны в субклеточных фракциях с низким уровнем кислорода, а токоферолы – с более высоким. Возможны и прямые взаимодействия между каротиноидами и токоферолами.

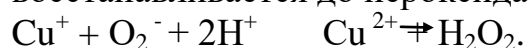
Основную роль в снижении уровня АФК играют ферменты АОС: СОД, каталаза, пероксидаза, глутатионтрансфераза, фосфолипидгидропероксидаза и др.

СОД препятствует накоплению супероксида кислорода. СОД растений содержит в активных центрах ионы меди, цинка, железа или марганца. Cu-Zn-СОД локализована в основном в цитоплазме, хлоропластах и пероксисомах эукариот, Mn-СОД – в митохондриальных мембранах, а Fe-

СОД – в хлоропластах большинства растений. Механизм взаимодействия СОД с супероксидным радикалом точно не выяснен. Предполагается, что сначала одна молекула супероксида взаимодействует с активным центром фермента, при этом металл, входящий в активный центр, восстанавливается, а супероксидный радикал окисляется до молекулярного кислорода:



Затем при участии второй молекулы супероксидного радикала происходит обратное окисление металла, при этом супероксид восстанавливается до пероксида водорода:



В детоксикации пероксида водорода: $2\text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$, важную роль играют Fe-содержащие ферменты: каталаза и различные пероксидазы. Активность каталазы связана в основном с митохондриями, цитоплазмой и пероксисомами. В отличие от пероксидаз, которые функционируют только при относительно низком уровне пероксида, каталаза способна эффективно работать при высокой его концентрации.

Пероксидазы – обширная группа ферментов, катализирующих реакции окисления органического и неорганического субстрата с использованием пероксида водорода или органических пероксидов в качестве акцепторов электронов. Функции пероксидаз разнообразны. Они участвуют в синтезе лигнина, связаны с процессами роста и растяжения, участвуют в катаболизме ауксина и т. д. К важным функциям пероксидаз относится участие их в защите растения-хозяина от патогена, катализ окисления фенолов до хинонов, а также образование супероксида-аниона и пероксида водорода (оксидазная функция). Антиоксидантную защиту, связанную с восстановлением пероксида водорода, осуществляют главным образом глутатионпероксидаза и аскорбатпероксидаза. Кроме того, в вакуолях растений, а также у организмов с низкой активностью аскорбатпероксидазы детоксикация пероксидов эффективно обеспечивается гваяколпероксидазой.

Глутатионпероксидаза, локализованная в цитоплазме, плазмалемме и матриксе митохондрий, разрушает пероксид водорода и органические гидропероксиды свободных жирных кислот, нуклеотидов, нуклеиновых кислот, белков: $\text{H}_2\text{O}_2 + 2\text{GSH} \rightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{GSSG}$; $\text{ROOH} + 2\text{GSH} \rightarrow \text{ROH} + \text{H}_2\text{O} + \text{GSSG}$. Среди глутатионпероксидаз выделяют связанную с мембранами селензависимую форму, катализирующую в основном редукцию гидропероксидов фосфолипидов. Эта фосфолипидгидроксипероксид-глутатионпероксидаза восстанавливает ROOH жирных кислот в составе фосфолипидов. В строме хлоропластов образуется много пероксида водорода, и в его элиминировании участвует несколько сопряженных ферментативных систем.

Пероксид водорода разрушается аскорбатпероксидазой, две формы которой локализованы в хлоропластах, а две другие – в мембранах глиоксисом и в цитоплазме. Окисленный аскорбат восстанавливается аскорбатредуктазой, в реакции участвует восстановленный глутатион. В свою очередь, глутатион регенерируется глутатионредуктазой, в результате

образуется GSH из GSSG путем НАДФН-зависимого восстановления: $GSSG + НАДФН + H^+ \rightarrow 2GSH + НАДФ^+$. Эта реакция уменьшает или даже предупреждает прогрессирование ПОЛ и окислительный распад нуклеиновых кислот и белков. Глутатионтрансфераза восстанавливает только ROOH, причем один из ее изоферментов находится в хроматине и восстанавливает ROOH ДНК в ядре.

Гваяколпероксидазы, или «классические пероксидазы», катализируют окисление большого набора ароматических соединений с использованием пероксида водорода или органических пероксидов в качестве акцепторов электронов. Помимо участия гваяколпероксидаз в процессах лигнификации, распада ауксина и др., им отводят важную роль и в защите клетки от окислительного стресса. Например, в вакуолях или клеточной стенке, не имеющих аскорбатпероксидаз, но содержащих в достаточно высоких концентрациях фенолы и аскорбиновую кислоту, может функционировать комплекс гваяколпероксидаза-фенолы-аскорбиновая кислота. При этом фенолы окисляются гваяколпероксидазой, а затем восстанавливаются аскорбиновой кислотой, в результате происходит детоксикация продуктов окисления фенолов. Таким образом, в клеточных стенках и вакуолях происходит эффективное обезвреживание пероксида водорода, что предотвращает возможность проникновения его в другие субклеточные структуры.

При дефиците низкомолекулярных антиоксидантов: глутатиона, витаминов E и C, накапливаются АФК и нарастает содержание окисленных веществ, т. е. окислительный стресс возникает не только при избытке АФК и оксидативных модификаций макромолекул, но и при недостатке АОС (не только абсолютного, но и относительного). Следовательно, окислительный стресс – это сдвиг к преобладанию прооксидантов над антиоксидантами.

Соотношение прооксидантов и антиоксидантов лежит в основе внутриклеточной редоксрегуляции. Эта концепция подразумевает признание регуляторных функций АФК и АОС. Итак, в регуляции биологических процессов, по всей вероятности, следует выделить новую форму контроля – редокс-регуляцию, или контроль соотношения прооксидантов и антиоксидантов, что, по сути, и определяет, будет прогрессировать оксидативный стресс или удастся его блокировать.

Образование АФК и последующие оксидативные изменения органических веществ представляют собой неспецифические реакции.

У растений, устойчивых к различным воздействиям, процессы генерации АФК обычно заторможены, что во многом определяется активным функционированием у них систем детоксикации. Возможно, именно с этим связана в значительной мере и большая стойкость мембран устойчивых растений к стрессорам.

С окислительным стрессом связывают повреждения растений под действием ксенобиотиков, тяжелых металлов и алюминия, засоления, высоких интенсивностей света и ультрафиолетового облучения, засухи, дефицита элементов минерального питания, гипоксии и аноксии,

загрязнителей атмосферы (SO_2 , H_2S , CO , озона и др.), гипо- и гипертермии.

Известны следующие механизмы измерения АФК: определение активности антиоксидантных ферментов; определение концентрации АФК: супероксид-ионов, перекиси водорода и др.; измерение концентрации маркеров окислительного стресса: малонового альдегида (ПОЛ), окисленного гуанозина и др.; гистохимические методы определения локализации АФК; прямое измерение концентрации АФК методом парамагнитного резонанса; масс-спектрометрические методы измерения количества АФК в клетке.

В последние годы активно обсуждаются следующие возможности направленного воздействия на устойчивость посредством усиления антиоксидантной защиты (Лукаткин, 2004):

- прямая обработка природными и синтетическими антиоксидантами различных классов, например, маннитом, который защищает хлоропластные ферменты от гидроксильного радикала или селеном, защищающим растения от индуцированного УФ-В окислительного стресса;

- обработка аналогами фитогормонов и салициловой кислоты, обладающими антиоксидантными свойствами;

- действие оксидантов – H_2O_2 , параквата и других индуцирующих экспрессию генов антиоксидантных ферментов повышает устойчивость к последующему окислительному стрессу;

- создание трансгенных растений, сверхэкспрессирующих чужеродные ферменты – Mn-SOD в митохондриях и хлоропластах, глутатион-S-трансферазу, глутатон-редуктазу и других повышающих устойчивость к окислительному стрессу.

Все эти подходы, направленные на повышение уровня низкомолекулярных АО и активности антиоксидантных ферментов, в конечном итоге приводят к усилению защиты от окислительного стресса и на этой основе – к более высокой резистентности растений к абиотическим и биотическим стрессорам.

Можно рассматривать две стратегии адаптации растений к воздействию неблагоприятных факторов – избегание действия стрессора и выносливость, то есть способность в процессе адаптации перестраивать как скорость, так и направленность процесса обмена веществ для жизнедеятельности в изменившихся условиях.

В условиях стресса важную роль у растений играют разные способы обеспечения надежности на всех уровнях организации. Для координации функциональной активности клеток в неблагоприятных условиях у растений существуют механизмы регуляции, включающие связанные между собой генетическую, ферментативную и мембранную системы. Только согласованная работа всех систем регуляции способствует обеспечению длительного существования организма в неблагоприятных экологических условиях.

Окислительный стресс в растениях возникает в условиях, способствующих формированию активных форм кислорода (АФК). В

клетках возникают АФК-индуцируемые повреждения биомолекул. От образования избыточного количества АФК у растений существуют антиоксидантные системы защиты.

Окислительный стресс возникает в растениях в результате действия практически всех неблагоприятных факторов внешней среды – загрязнения воздуха токсичными соединениями, такими как озон, оксиды серы и азота, тяжелые металлы, низкие и высокие температуры, свет высокой интенсивности, ультрафиолетовое излучение, гербициды, патогены и др. Можно сказать, что окислительный стресс является компонентом большинства других стрессов. Такая универсальность в индукции окислительного стресса при действии на растения самых разнообразных стрессоров указывает на принципиально важную роль антиоксидантных систем, снижающих внутриклеточные концентрации АФК, а также систем, ликвидирующих токсические продукты взаимодействия АФК с биополимерами и повышающих устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды

3. УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К СТРЕССОВЫМ ТЕМПЕРАТУРАМ

3.1. Холодостойкость растений

Под **холодостойкостью** понимают способность растений переносить положительные температуры несколько выше 0°C.

Холодостойкость свойственна растениям умеренной зоны (ячмень, овес, лен, вика и др.). Тропические и субтропические растения повреждаются и отмирают при температурах от 0°C до плюс 10° С (огурец, кофе, хлопчатник и др.).

Для характеристики холодостойкости растений используют понятие температурный минимум (“биологический нуль”) - температура, при которой активный рост растений прекращается. Для большой группы сельскохозяйственных растений его величина составляет + 4°C.

Устойчивость растений к холоду зависит от стадии онтогенеза. Кроме того, разные органы одного растения также различаются по устойчивости к холоду (цветки более чувствительны, чем плоды и листья, а листья и корни чувствительнее стеблей).

О холодостойкости растений косвенно можно судить по такому показателю, как сумма биологических температур. Чем меньше эта величина, тем быстрее растения созревают и тем выше их устойчивость к холоду.

Растения выработали ряд механизмов, позволяющих переносить низкие положительные температуры:

- потеря тургора листьями;
- изменение их окраски (из-за разрушения хлорофилла);
- нарушение обмена нуклеиновых кислот и белков;
- нарушение функциональной активности мембран;

- нарушение поступления веществ и оттока ассимилянтов;
- снижение устойчивости к болезням.

У более холодостойких растений отмеченные нарушения выражены значительно слабее и не сопровождаются гибелью растений.

Холодостойкость растений определяется их способностью сохранять нормальную структуру цитоплазмы, изменять обмен веществ в период охлаждения и последующего повышения температуры.

Изменение уровня физиологических процессов и функций при действии низких положительных температур может служить диагностическим показателем при сравнительной оценке холодостойкости растений (видов, сортов).

Для оценки холодостойкости растений используют различные методы диагностики (прямые и косвенные):

- холодный метод проращивания семян;
- сверххранные посевы в сырую и непрогретую почву;
- учет интенсивности появления всходов;
- учет темпов роста, накопления биомассы;
- учет соотношения количества электролитов в надземной и подземной частях растения;
- оценку изменчивости изоферментного состава и др.

Известны следующие способы повышения холодостойкости растений:

- закаливание прорастающих семян и рассады;
- замачивание семян в 0,25% - ном растворе микроэлементов;
- прививка теплолюбивых растений (арбуз, дыня) на более холодоустойчивые подвои (тыква);

3.2. Морозоустойчивость растений.

Морозоустойчивость – способность растений переносить низкие отрицательные температуры.

Растения переносят условия зимы в различные периоды онтогенеза. У однолетних культур зимуют семена (яровые), раскутившиеся растения (озимые); у двулетних и многолетних - клубни, корнеплоды, луковицы, корневища, взрослые растения. Большой вклад в изучение физиологических основ морозоустойчивости внесли Н.А. Максимов, Г.А. Самыгин, И.И. Туманов и другие исследователи. Лед, образующийся в межклетниках, обезвоживает клетки и повреждает мембраны. Механическое сжатие льдом повреждает клеточные структуры. Последствия воздействия низких отрицательных температур зависят от оводненности тканей растений. Насыщенные водой ткани легко повреждаются, сухие семена могут выносить температуру до - 193°С. Низкое содержание воды предохраняет от образования льда в растениях при промораживании. Разные растения, их клетки имеют свой критический предел обезвоживания и сжатия, превышение которого, а не только снижение температуры, приводит к их гибели.

У морозоустойчивых растений имеются защитные механизмы, в основе которых лежат определенные биохимические изменения. При понижении температуры у таких растений наблюдается:

- усиление процессов синтеза веществ, защищающих ткани (криопротекторов) – прежде всего сахаров;
- увеличение в составе мембран количества ненасыщенных жирных кислот;
- снижение оводненности клеток;

Значительное влияние на повышение морозоустойчивости растений оказывают сахара. Они выполняют следующие функции:

- защищают белковые соединения от денатурации;
- повышают осмотическое давление и снижают температуру замерзания;
- увеличивают водоудерживающую способность протоплазмы клеток.

Закаливание растений, его фазы.

Способность растений переносить отрицательные температуры определяется наследственной основой данного вида (сорта) растений. Однако морозоустойчивость - не постоянное свойство растений, она зависит от условий, предшествующих наступлению морозов, от физиологического состояния растений. Растения, выращенные при относительно низких положительных температурах, более устойчивы, чем выращенные при относительно высоких осенних температурах. Свойство морозоустойчивости формируется в процессе онтогенеза растений под влиянием определенных условий среды в соответствии с генотипом растений; оно связано с резким снижением темпов роста, переходом растений в состояние покоя.

Повышение морозоустойчивости тесно связано с процессами закаливания, т.е. с постепенной подготовкой растений к воздействию низких температур.

Способностью к закаливанию обладают не все растения, а только древесные и зимующие травянистые растения северных широт, переносящие значительное понижение температуры в зимний период (минус 20°C и ниже), теплолюбивые растения (хлопчатник, рис, бахчевые культуры) при длительном пребывании при температурах чуть выше 0°C не только не становятся устойчивыми, но еще сильнее повреждаются или даже погибают, т.к. в них накапливаются ядовитые вещества, усиливающие губительное действие на растения отрицательных температур.

Способность к закаливанию у древесных и зимующих травянистых растений в период летней вегетации отсутствует и проявляется только при осенних пониженных температурах (если растение к этому времени прошло полный цикл своего развития).

Закаливание травянистых и древесных растений ухудшает избыточное азотное питание, удлиняющее период роста до поздней осени.

К закаливанию способен лишь весь организм, при обязательном наличии корневой системы. По-видимому, в корнях вырабатываются вещества, повышающие устойчивость растений к морозу.

И.И.Туманов выделяет две фазы закаливания.

Первая фаза закаливания протекает на свету, при низких положительных температурах (днем около +10 °С, в ночное время немного выше 0°С) и умеренной влажности почвы.

Вторая фаза закаливания не требует света и протекает при постепенном нарастании отрицательных температур.

Озимые злаки проходят первую фазу закаливания за 6-9 дней, древесные - за 30 дней. Вторая фаза длится около двух недель.

Процесс закаливания обратим, при этом морозоустойчивость растений снижается.

Основой решения задачи повышения морозоустойчивости является выведение морозоустойчивых сортов растений, хорошо адаптированных к климатическим условиям данного региона.

Агротехника конкретного вида растений (срок и способ посева и др.) должна в процессе закаливания максимально способствовать реализации возможной генетически детерминированной морозоустойчивости сорта.

Морозоустойчивость растений озимой пшеницы положительно коррелирует с содержанием сахаров в узлах кущения. В хороших посевах озимой пшеницы в декабре содержание растворимых углеводов составляет в листьях 18–24% (на сухое вещество), а в узлах кущения – 39–42 %. Растения, закладывающие узлы кущения глубоко (3–4 см), как правило, более морозоустойчивы, чем те, у которых узел кущения находится близко к поверхности (1–2 см). Глубина залегания узла кущения и, мощность его развития зависят от качества семян, способа посева, обработки почвы.

Устойчивость растений к морозу возрастает на постоянно известкуемых почвах при внесении под посев озимых калийно-фосфорных удобрений, микроэлементов, тогда как избыточные азотные удобрения, способствуя процессам роста, делает растения озимых более чувствительными к морозам.

3.3. Зимостойкость растений

Зимостойкость - устойчивость растений к комплексу неблагоприятных факторов перезимовки.

Непосредственное действие мороза - не единственная опасность, угрожающая растениям в течение зимы. Помимо прямого действия мороза растения повреждаются и гибнут от ряда других неблагоприятных факторов в зимнее время и ранней весной. Особенно многочисленны неблагоприятные воздействия испытывают травянистые многолетние и однолетние растения. В неблагоприятные годы гибель посевов озимых зерновых достигает 60%.

В понятие зимостойкость входит устойчивость к выпреванию, вымоканию, ледяной корке, выпиранию, повреждению зимней засухой.

Гибель растений от **выпревания** наблюдается преимущественно в теплые зимы с большим снежным покровом, особенно если снег выпадает на мокрую и талую землю. Причина гибели растений от выпревания - их истощение, снежная плесень. Устойчивость сортов озимых к выпреванию в районах с очень глубоким снежным покровом обуславливается прежде всего накоплением достаточного запаса растворимых углеводов, а также возможно меньшей интенсивностью дыхательного процесса при пониженных температурах.

Вымокание проявляется преимущественно весной в пониженных местах в период таяния снега, реже во время длительных оттепелей, когда на поверхности почвы накапливается талая вода, которая не впитывается в замерзшую почву и может затопить растения. В этом случае причиной гибели растений является резкий недостаток кислорода (анаэробные условия - гипоксия), вызывающий нарушение многих метаболических процессов.

Ледяная корка образуется на полях в районах, где частые оттепели сменяются сильными морозами. Причина гибели состоит в том, что они подвергаются сильному механическому давлению, утрачивают морозостойкость из-за прекращения аэрации, а также вследствие усиления влияния низких температур. Растения, как и в случае вымокания, переходят на анаэробное дыхание, при котором образуется спирт и другие токсические вещества.

Выпирание растений происходит, если осенью морозы наступают при отсутствии снежного покрова или если в поверхностном слое почвы мало воды (при осенней засухе), а также при оттепелях. Образующаяся на глубине прослойка льда приводит к разрыву корневой системы растений. Весной после оттаивания почвы растения остаются лежать на поверхности и погибают от иссушения.

Повреждения плодовых деревьев и кустарников от **зимней засухи** наблюдаются в условиях бесснежной или малоснежной зимы и постоянных ветров, особенно в конце зимы при значительном нагреве солнцем

Основными способами повышения зимостойкости растений являются подбор и селекция видов и сортов сельскохозяйственных культур, наиболее приспособленных к комплексу неблагоприятных условий перезимовки конкретного региона.

В селекционном процессе успешно используют оценку зимостойкости озимых зерновых культур по комплексу физиологических показателей.

3.4. Жаростойчивость растений

Высокотемпературный стресс представляет собой один из самых значимых абиотических факторов, действующих на растения. На более, чем 23% территории суши среднегодовая температура воздуха превышает 40°C в течение нескольких часов, при этом жара, как правило, сочетается с засухой, что усиливает негативное последствие стрессов. Посчитано, что

более четверти посевов находятся в зоне одновременного действия жары и засухи с урожайностью в 3-7 раз ниже ожидаемой.

Группы растений в зависимости от их температурного оптимума

Жаростойкие	Жаровыносливые	Нежаростойкие
(термофильные цианобактерии и бактерии горячих источников – переносят 75-100° С)	(растения пустынь и сухих мест обитания – суккуленты, кактусы выдерживают перегрев до 50-65°С)	(мезофиты и гидрофиты – переносят кратковременное действие температуры 40-45°С)

Сельскохозяйственные культуры относятся к последней группе по жароустойчивости, причем устойчивее, как правило, наиболее теплолюбивые растения южных широт (хлопчатник, рис, сорго и др.). При этом, чем суше место обитания и чем выше температура воздуха, тем больше жароустойчивость культуры.

Устойчивость растений к высоким температурам (перегреву) называют жароустойчивостью, или термотолерантностью. Жароустойчивость, особенно в южных районах, означает устойчивость к двум факторам: к высокой температуре и прямой солнечной радиации.



Действие высокой температуры на физиологические процессы

Высокая температура вызывает изменение структуры белков, нарушает скорость течения биохимических реакций. Это приводит к изменению активности ферментов, увеличению проницаемости мембран, нарушению гомеостаза. Высокотемпературное воздействие сказывается на текучести мембран, в результате чего происходит увеличение проницаемости мембран и выделение из клетки водорастворимых веществ. Вследствие этого наблюдается дезорганизация многих функций клеток.

В результате нарушения функций организма при действии высоких температур растение испытывает тепловой шок.

3.5. Засухоустойчивость растений

В результате длительного отсутствия дождей, которое сопровождается высокой температурой воздуха возникает засуха. Наибольший вред она причиняет в весеннее и летнее время, когда идут рост и формирование генеративных органов растений.

Атмосферная засуха характеризуется высокой температурой и низкой относительной влажностью воздуха (10-20%). Обычна весной. Ее можно вызвать и избыточным увлажнением почвы при искусственном орошении. У растений усиливается транспирация, при хорошем развитии корневой системы не причиняет им большого вреда.

Почвенная засуха возникает после продолжительной атмосферной засухи и более опасна для растений. Наблюдается в середине или конце лета. Вызывает нарушение водного режима растений в связи с уменьшением (или исчезновением) доступной для растений воды в почве, что отражается на всех физиологических функциях, особенно резко снижается фотосинтез.

Растения используют три основных способа защиты от засухи:

- предотвращение излишней потери воды клетками (избегание высыхания);
- перенесение высыхания;
- избегание периода засухи.

Засухоустойчивость - способность растений переносить длительные засушливые периоды, значительный водный дефицит. При этом необходимо учитывать местообитание растений, продолжительность

Устойчивость к засухе выражается в том, что растения способны регулировать интенсивность транспирации за счет работы устьичного аппарата, сбрасывания листьев и даже завязей. Для более засухоустойчивых видов и сортов характерны развитая корневая система, достаточно высокое корневое давление, значительная водоудерживающая способность тканей, обусловленная накоплением в вакуолях осмотически активных веществ (углеводов, органических кислот, ионов минеральных веществ). Изучение приспособлений листьев к затрудненным условиям водоснабжения (В.Р.Заленский, 1904) показало, что анатомическая структура листьев растений закономерно изменяется в зависимости от ярусности. Растения в более засушливых условиях отличаются меньшими размерами, формируют ксероморфную структуру листьев как одно из анатомических приспособлений к недостатку воды.

Для защиты от засухи выращивают засухоустойчивые виды и сорта растений, специальные приемы предпосевной обработки семян и орошение.

4.2. ПЕРЕУВЛАЖНЕНИЕ КАК ИСТОЧНИК СТРЕССА

В среднем около 10 % всех посевных площадей в мире подвержено частичному или полному затоплению, составляющему зачастую до 20 % в отдельных регионах Восточной Европы (ФАО 2002). Это приводит к заметному недобору урожая, уступающему по величине лишь потерям при засухе. Избыточное переувлажнение почвы вызывает условия гипоксии или аноксии, т. е. временный дефицит или отсутствие кислорода в корнеобитаемой зоне. Наиболее часто в условиях дефицита кислорода оказываются озимые хлеба (пшеница, рожь, ячмень).

Чем опасно переувлажнение почвы? Диффузия газов через почвенные поры, заполненные водой, сильно тормозится, в результате чего не удовлетворяются потребности корней в O_2 и они повреждаются. Максимальное содержание O_2 в воде в состоянии равновесия с воздухом составляет около 3% от его содержания в воздухе в аналогичных условиях. Это небольшое количество быстро потребляется уже на ранних этапах затопления аэробными микроорганизмами и корнями. Кроме того, дефицит O_2 при затоплении приводит к накоплению газов, таких как этилен или CO_2 , образуемых корнями и почвенными микроорганизмами, что оказывает влияние на рост и функционирование корней. Факультативные анаэробы химически восстанавливают нитраты в нитриты, окислы азота в газообразный азот, и это делает нитраты недоступными для корней. Поскольку интенсивность процессов восстановления в почве возрастает, факультативные анаэробы восстанавливают окислы Mn^{4+} и Fe^{3+} с образованием хорошо растворимых соединений Mn и Fe , которые могут поглощаться корнями и затем взаимодействовать с ферментами, изменяя их активность, и повреждать мембраны. Если затопление длительное, анаэробные бактерии могут превратить SO_4^{2-} в H_2S , представляющий яд для дыхательных ферментов. Кислые почвы с низким содержанием железа содержат особенно много свободного и недиссоциированного H_2S .

Стратегии адаптации растений к анаэробному стрессу

В литературе наиболее активно обсуждаются две главные «стратегии» адаптации растений к анаэробному стрессу (Вартапетян, 2006):

- избегание анаэробноза путем дальнего транспорта кислорода, т.е. кажущаяся толерантность;
- метаболическая адаптация, т.е. истинная толерантность, которая осуществляется благодаря основательной перестройке, главным образом, белкового, углеводного и энергетического обмена.

Наиболее распространенным и эффективным способом избегания анаэробноза в условиях затопления является формирование сквозных воздушных полостей, аэренхимы в корнях, стеблях и листьях, способствующих путем диффузии или массового потока легкому транспорту O_2 из аэрируемых надземных органов в органы, локализованные в анаэробной среде.

Формирование аэренхимы в надземных и подземных органах у гидрофитов, обитающих на затопленных почвах, и мезофитов, растущих

на сухих почвах (кукуруза, пшеница, подсолнечник, клевер), способствуя более экономной трате O_2 и его транспорту из аэрируемых надземных частей растений в корни и корневища, одновременно снабжает кислородом и прикорневую зону в результате диффузии O_2 из корней в ризосферу. Этот кислород участвует в детоксикации восстановленного железа, марганца, сероводорода, которые накапливаются в анаэробной среде почвы, а также в нитрификации азота и в азотфиксации. Наличие аэренхимы способствует удалению с восходящим током ряда летучих продуктов (C_2H_4 , CO_2 , CH_4), которые также накапливаются в затопленных переувлажненных почвах. Так, ежегодно из рисовых полей в атмосферу выделяется около 25-60 млн, т метана, внося заметный вклад в глобальное потепление климата.

Именно этилен, концентрация которого заметно повышается при затоплении почвы и дефиците кислорода, является сигнальной молекулой - триггером последующих событий, приводящих к образованию аэренхимы. Снижение содержания O_2 в ризосфере сказывается, прежде всего, на его содержании в стеле, где анаэробные условия наступают раньше, чем в коре корня. В стеле корня индуцируется активность фермента, участвующего в синтезе предшественника этилена - 1 - аминоциклопропан-1 - карбоновой кислоты (АПК). В присутствии незначительных количеств молекулярного кислорода в коре корней (3,0-12,5%), который необходим для превращения АЦК в этилен, и активации АЦК-оксидазы происходит превращение АЦК в этилен, который провоцирует каскад реакций, приводящих к формированию аэренхимы, в чем состоит метаболическая адаптация к недостатку кислорода «Стратегия» метаболической адаптации к условиям гипоксии и даже строгой аноксии реализуется благодаря коренной перестройке белкового, углеводного и энергетического обмена.

Из-за недостатка энергии при аноксии снижается скорость синтеза белка, и потребность в аминокислотах уменьшается; это главная причина увеличения концентрации свободных аминокислот наряду с индуцированным стрессом накоплением аминокислот. Помимо количественных изменений, при недостатке кислорода изменяется соотношение свободных аминокислот. Уровень некоторых аминокислот (глутамата, аспартата и их амидов) падает, а аланина, у-аминомасляной кислоты (ГАМК) и диамина путресцина (Пут) ; зеличивается. Эти три соединения синтезируются, напрямую или опосредованно, из глутамата.. Глутамат занимает центральное положение в анаэробном обмене аминокислот и должен постоянно синтезироваться, чтобы обеспечить непрерывное накопление аланина, ГАМК и Пут при анаэробном стрессе.



Рисунок Пути приспособления растений к гипо- и аноксии (Чиркова, 1988).

Анаэробные белки, обнаруженные первоначально в резистентных к аноксии колеоптилях, позднее были выявлены в условиях гипоксического и аноксического стрессов и в органах других растений, обладающих как высокой чувствительностью, так и толерантностью к дефициту кислорода. Эти белки являются ферментами гликолиза и брожения, а также родственных процессов углеводного метаболизма. К анаэробным белкам относятся также ферменты, участвующие в формировании аэренхимы – ксилоглюкан–эндотрансгликозилаза и в регуляции pH цитоплазмы. Синтез анаэробных белков свидетельствует о том, что клетки «чувствуют» низкий уровень кислорода и передают сигналы. Последние индуцируют соответствующие гены, которые в свою очередь кодируют синтез анаэробных белков.

Восприятие и передача сигнала, ведущие к модификации экспрессии генов, запускаются посредством изменения гомеостаза клеток и не обязательно путем непосредственного улавливания (измерения) концентрации O_2 . Универсальная косвенная реакция на гипоксию, например, может быть опосредована потреблением ограниченного количества АТФ и других ресурсов, в частности углеводов и липидов.

При затоплении ухудшаются условия жизнедеятельности корней: не удовлетворяются потребности в O_2 анаэробная микробиологическая деятельность повышает уровень восстановленности и затрудняет поглощение веществ. Растения избегают анаэробноз путем формирования аэренхимы.

**Таблица Адаптивные признаки устойчивости к затоплению
у зерновых культур**

Показатели	Признаки
Фенология	Энергия прорастания семян; Длинный вегетационный период; Покой (семян или тканей всего растения); Медленный рост
Морфология и анатомия	Развитие узловых/придаточных корней; Выживание зародышевых корней; Формирование аэренхимы; Усиленное развитие межклеточников; Повышенная доля суберина / лигнина как барьеров для радиальной потери С ₂ ; Целостность мембран корней
Питание и токсичность элементов питания	Глубина проникновения и длина корней; Функция клеток по поглощению элементов питания, включая избирательность поглощения; Хлороз листьев; Устойчивость к микроэлементам — Fe
Метаболизм корней	Пониженная ИД; Анаэробный катаболизм; Высокая концентрация углеводов Устойчивость к аноксии; Устойчивость к фитотоксинам
Восстановление после затопления	Потенциал репарации; Антиоксиданты и антиоксидантные ферменты

Фенология. Устойчивость зерновых культур к затоплению в агрономическом смысле подразумевает, что идеальным будет тип растений, растущий слабо или не растущий вообще при затоплении почвы, но быстро восстанавливающий ростовую функцию после прекращения затопления. Генетическое разнообразие по устойчивости во время затопления по сравнению с таковым в восстановительный период после затопления изучалось в нескольких опытах. Показано в частности, что есть существенные межсортовые различия по устойчивости к выращиванию в гипоксической водной культуре.

Морфология. У зерновых культур при затоплении формируется аэренжима в придаточных корнях, причем процент аэренхимы в коре коррелирует: ранжированием этих культур по устойчивости к затоплению в убывающем порядке: овес и тритикале > пшеница > ячмень. Интересно, что диапазон варьирования доли аэренхимы среди сортов пшеницы и ячменя составил 10-81% (n=24) и 7-63% (n=8) соответственно. В физиологических исследованиях, где нормирование аэренхимы изучается на 2-3 сортах в процессе затопления или анаэробного воздействия, вероятность того, что этот показатель будет коррелировать с ОСР, зерновой продуктивностью или выживаемостью, равна 50:50. Нам известны лишь две публикации (Huang et al., 1994a; Setter et al., 1999), где на большом наборе зародышевой плазмы показана положительная корреляция между развитием аэренхимы и массой побега (0,82) а также зерна (0,59) в условиях гипоксии или затопления. Однако корреляция между степенью развития аэренхимы и относительной зерновой продуктивностью, определяемой как соотношение массы зерна с одного растения при затоплении и в отсутствии затопления, для позднеспелых сортов пшеницы и ячменя не существенна. Это указывает на важность не столько большей доли

аэренхимы в корнях, сколько на способность беспрепятственной доставки O_2 к кончикам корней, а также низкую радиальную потерю кислорода.

Дыхательный метаболизм. Низкая ИД при недостатке кислорода отражает более экономное потребление O_2 . Однако это характерно не для всех, даже приспособленных к гипоксии растений. Так, у устойчивого к гипоксии риса скорость снижения ИД после перенесения в условия анаэробнозиза вслед за аэрацией гораздо ниже, чем у неустойчивой пшеницы. Это обусловлено большей устойчивостью обмена веществ у риса, что подтверждается также тем, что более чем 60%-ное снижение скорости поглощения O_2 и гибель проростков у пшеницы наблюдается после 4 суток выдерживания в атмосфере азота, а у риса - 8 суток (Чиркова, 2002).

Что касается величины ДК, он при нормальной обеспеченности O_2 у неустойчивых видов равен 1, а у адаптированных <1 . Как корневой анаэробнозиз, так и анаэробнозиз всего растения мало сказывается на ДК соответственно корней и всего растения. В условиях нормальной аэрации или при невысокой кислородной недостаточности процессы гликолиза и ПФП осуществляются одновременно. Работа ПФП, ускоряясь в начале действия кислородной недостаточности, подавляется в условиях аноксии. Ход реакций цикла Кребса при аноксии тормозится, однако у ежевника торможение незначительно. У неустойчивых к анаэробнозизу видов отключение цикла Кребса приводит к накоплению прежде всего этанола, более интенсивному у неустойчивых видов. Синтез молочной кислоты предшествует образованию и накоплению этанола и способствует закислению внутриклеточной среды. Последнее обусловлено интенсивным выходом КГ из вакуоли, особенно активным у неустойчивых видов в результате нарушения проницаемости тонопласта. В результате происходит активация декарбоксилирующих ферментов и деградация трикарбоновых кислот. Поэтому только у неустойчивых видов под влиянием закисления цитоплазмы повышается активность ПДК, ФДГ и ЛДГ в направлении восстановления пирувата и ацетальдегида, что ведет к еще большему накоплению продуктов брожения.

Интересно, что у приспособленных растений интенсивность накопления конечных продуктов анаэробной среды стабильно сохраняется близкой к норме. Это приводит к сдвигу равновесия реакций ФДГ и ЛДГ в обратном направлении - окислению этанола и лактата. Заметим, что многие ткани чувствительны к концентрации этанола ниже 20 ммоль /1 г сырой массы. Даже частичная переработка образовавшегося этанола способствует его меньшему накоплению в тканях устойчивых растений, о чем свидетельствует повышение активности АДК. После анаэробных условий устойчивые виды растений, в отличие от неустойчивых, даже предпочитают использовать в качестве субстрата дыхания не глюкозу, а именно этанол. Приспособленные растения отличаются также толерантностью к таким высоким концентрациям этанола, которые для

неустойчивых оказываются токсичными. Эта толерантность, возможно, связана с большей способностью к включению спирта в обмен веществ. Метаболическая адаптация к условиям гипоксии и даже строгой аноксии реализуется благодаря коренной перестройке белкового, углеводного и энергетического обмена. Глутамат занимает центральное положение в анаэробном обмене аминокислот и должен постоянно синтезироваться, чтобы обеспечить непрерывное накопление аланина и путресцина при анаэробном стрессе.

5. УСТОЙЧИВОСТЬ К ЭДАФИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

Корнеобитаемая среда является источником ряда стрессоров абиотической природы. Часто наблюдается их совместное действие. В нашей зоне наибольшее повреждающее воздействие из эдафических факторов оказывает уплотнение почвы, повышенная кислотность почв, а также дисбаланс минеральных элементов питания (минеральный стресс). Также к стрессорам корнеобитаемой среды относится переувлажнение (заболачивание) почвы, о котором речь шла в разделе 3 и загрязненность почв радионуклидами и тяжелыми металлами, что мы рассмотрим в следующем разделе.

5.1. УСТОЙЧИВОСТЬ К УПЛОТНЕНИЮ ПОЧВЫ

Уплотнение почвы возникает из-за сближения частиц почвы в результате внешнего воздействия. На окультуренных почвах чрезмерное уплотнение приводит к ослаблению внутреннего дренажа, ингибированию роста и развития корневой системы, вследствие чего растение испытывает дефицит воды и питательных веществ. В конечном итоге это приводит к снижению урожайности, качества урожая, а также повышению чувствительности к другим стрессорам.

Проблема уплотнения весьма актуальна, поскольку механические нагрузки на почву возросли за последнее время многократно, прежде всего в связи с интенсификацией сельскохозяйственного производства. Достаточно сказать, что простой колесный трактор оказывает контактное давление на почву около 100 кПа, а такие мощные, как К-700 (701) «Кировец» – до 190–220 кПа. Если такие агрегаты будут многократно проезжать по влажной рыхлой почве, уплотнение может достигнуть критических величин и распространиться глубоко в нижние слои.

Весьма негативным для полевых культур является чрезмерное поверхностное уплотнение почвы. Оно препятствует проникновению воды в почву, вызывая достаточно продолжительное затопление колеи колес и увеличивая, таким образом, риск водной эрозии.

Что касается других видов уплотнения заслуживает внимания уплотнение подпахотных горизонтов почвы, под которым понимают чрезмерное уплотнение почвы ниже нормального пахотного горизонта (обычно 15–25

см). Этот тип уплотнения может вызвать гораздо более серьезное снижение урожайности, чем поверхностное уплотнение.

Прогнозировать распространение уплотняющего воздействия внутрь почвы и соответственно предсказать уплотнение нижележащих слоев весьма сложно. Трудно это не только оттого, что распространение уплотнения носит нелинейный характер, но и потому, что почвенная толща имеет горизонты, нередко заметно различающиеся по своим свойствам. В настоящее время наиболее широко распространены экспертно-экспериментальные способы прогноза уплотнения. Методы основаны на известных общих закономерностях распределения давления нагрузки в почвах и соответственно уплотнения их глубинных слоев.

Уплотнение будет больше и распространяться глубже, если:

- выше контактное давление техники на почву;
- почва тяжелее по гранулометрическому составу;
- почвенные агрегаты мельче (а в пределе – бесструктурней);
- влажность почвы находится в диапазоне от ПВ до НВ – наибольшей чувствительности почвы к уплотняющему воздействию.

Зная указанные закономерности и располагая экспериментальными данными по конкретной почве, можно дать экспертную прогнозную оценку уплотнения (рис. 4.1).

Оптимальная плотность суглинистых дерново-подзолистых почв для выращивания зерновых культур находится чаще всего в пределах 1,1–1,3 г/см³, пропашных – 1,1–1,2 г/см³; для песчаных и супесчаных почв – 1,2–1,5 г/см³.

В литературе существуют данные о неодинаковой способности корней растений разных видов проникать в плотную почву. Так, например, корни кукурузы по этому показателю имеют преимущество перед корнями риса, а удлинение корней двудольных видов в лабораторных условиях более устойчиво к уплотнению, чем однодольных.

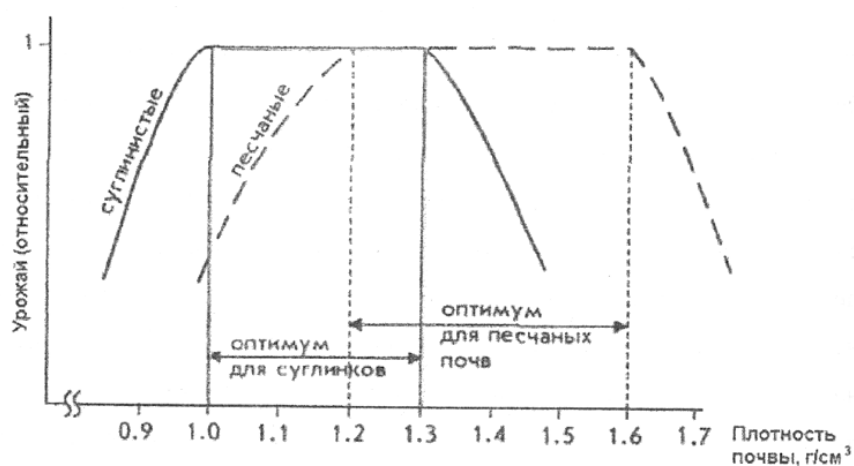


Рис. 4.1. Зависимость урожайности от плотности и типа почвы (Шейн, 2005),

Обнаружена положительная корреляция между диаметром корня и темпом его удлинения в условиях уплотнения у различных видов. Виды с более толстыми корнями по сравнению с контролем отличались лучшей проникающей способностью в почву иллювиального горизонта, что видимо объясняется их большей устойчивостью к изгибанию.

Установлены сортовые различия в проникающей способности корней у хлопчатника, кукурузы и сои в условиях уплотнения. Эти исследования важны для селекции сортов с повышенной устойчивостью к уплотнению.

Уплотнение почвы влечет за собой нарушения роста не только корней, но и листьев растения. **Уменьшается** общая площадь листьев растения (формируются более узкие листья) и ИЛП, а также концентрация хлорофилла. Одновременно снижается интенсивность фотосинтеза, причем обнаружены четкие сортоспецифичные аспекты.

Уплотнение почвы оказывает воздействие на азотный режим почвы и эффективность азотных удобрений следующими путями:

- изменением состояния аэрации, которое непосредственно влияет на денитрификацию и газообразные потери азота, уменьшает интенсивность минерализации органического вещества, ослабляет симбиотическую азотфиксацию бобовыми растениями;

- изменением водного режима, оказывающего влияние на транспорт азота и его вымывание;

- изменением взаиморасположения почвенных частиц, приводящее к изменению конфигурации и длины корней, контакта их с почвой и позиционной доступности азота для растений.

В уплотненной почве отмечен более тесный контакт корней с почвенными частицами, что способствует увеличению поглощения нитратного мобильного азота на единицу длины корней. Но этого совершенно недостаточно для компенсации различий поступления азота в корни растений в рыхлой почве, где длина тонких корней на единицу объема почвы намного больше, чем при уплотнении.

Уменьшение поступления питательных веществ из уплотненной почвы приводит к снижению их содержания в растениях и уменьшению выноса с урожаем. Фосфор в почве по сравнению с азотом и калием отличается меньшей мобильностью и влияние уплотнения почвы на его поглощение растениями связано, прежде всего, с архитектурой корневой системы. Ослабление поступления калия связано с уменьшением площади поверхности корней.

Плотность почвы влияет на рост как корней, так и надземных органов растения. Скорость роста корней начинает реагировать на уплотнение почвы с некоторым запаздыванием, составляющим одни и более суток. После прекращения действия уплотнения пониженная скорость удлинения сохраняется 3-10 суток. Эти данные прямо указывают на то, что изменение скорости удлинения корней при уплотнении нельзя объяснить просто балансом давления на кончике корня.

Механический импеданс увеличивает секреторную активность клеток

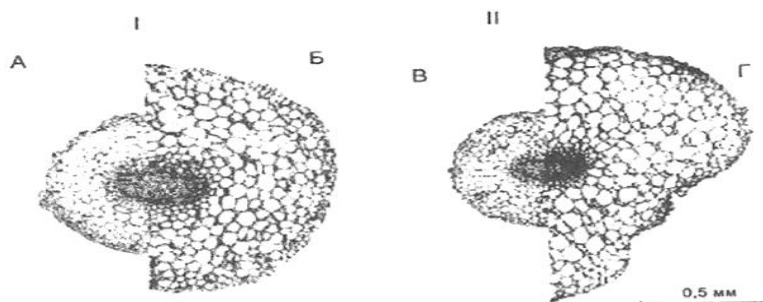
корневого чехлика, стимулирует выделение слизи корнями растений и рост корневых волосков. При этом сопротивление проникновению корней в почву уменьшается почти в 2 раза по сравнению с аналогичным показателем для пенетрометра. Наличие слизи в качестве смазки также уменьшает травмируемость корневого чехлика, роль которого при проникновении в почву очень велика.

Уплотнение почвы негативно влияет на темпы роста и конечную длину клеток корня. Скорость растяжения клеток корней гороха была в 3, а длина – в 2 раза ниже, чем в контроле. Осевые и радиальные векторы роста клетки отвечают на внешнее давление независимо друг от друга. При почти 2-кратном торможении удлинения корней механическим давлением, их диаметр все еще растет, что обусловлено большим радиальным расширением, превышающим растяжение в длину, клеток коровой паренхимы и сопровождается переориентированием микрофибрилл целлюлозы в клеточных стенках. Формирование клеток в кончике корня при воздействии уплотнения протекает комплексно (рис. 4.2), причем сильнее подвержены радиальному расширению участки, наиболее удаленные от центрального цилиндра.

Диаметр корней увеличивался главным образом за счет увеличения размеров клеток коровой паренхимы, а не их количества, при почти неизменном объеме клеток центрального цилиндра.

Механический импеданс стимулирует синтез дополнительного количества этилена, что указывает на важную роль этого фитогормона в морфологических реакциях корней на уплотнение почвы. Корни растений в варианте без уплотнения реагировали на обработку этиленом снижением скорости удлинения и увеличением диаметра корней, что характерно для условий уплотнения. Предварительная обработка корней ингибиторами биосинтеза этилена снижает норму морфологических реакций корней на последующее уплотнение, что свидетельствует о ключевой роли этилена в этих реакциях. Необходимо особо подчеркнуть, что увеличение синтеза этилена в ответ на воздействие уплотнения как минимум на 1 час предшествует морфологическим изменениям.

Рис. 4.2. Поперечные срезы, сделанные на расстоянии 4-5мм (I) и 10-11мм (II) от кончика корня при отсутствии уплотняющего воздействия (А, В) и при действии уплотнения 15 КПа в течение 47 часов (В, Г) (Hunbury, *Atwell*, 2005)



Данные об изменении содержания АБК в тканях растений в ответ на уплотнение почвы весьма противоречивы. Одни исследователи не обнаружили увеличения содержания АБК в корнях кукурузы, в то время как другие отмечают его повышение, хотя и временное. Показано, что при выращивании растений ячменя дикого вида и мутанта, дефицитного по АБК, в сосудах с чередующимися слоями песка с переменной плотностью ($1,4 \text{ г/см}^3$ – контроль, $1,7 \text{ г/см}^3$ – опыт) устьичная проводимость листьев у дикого вида снизилась только на 4-й день после того, как корни из слоя с плотностью $1,4 \text{ г/см}^3$ доросли до слоя с плотностью $1,7 \text{ г/см}^3$). Когда же корни преодолели этот слой и вновь начинали прорастать через слой с плотностью $1,4 \text{ г/см}^3$, она увеличилась за тот же период. Показатели устьичной проводимости листьев снова снизились при повторном проникновении корней в слой почвы большей плотности ($1,7 \text{ г/см}^3$). Эти колебания были напрямую связаны с концентрацией АБК в соке ксилемы растений. Вместе с тем, подобных реакций не обнаружено у мутантных растений Az-34, изменения концентрации АБК в ксилемном соке которых были намного меньше.

В полевых условиях растения редко сталкиваются с однородным уплотнением. В частности, при наличии подплужной подошвы, ограничивающей рост корней в глубину, часто увеличивается количество корней в верхних слоях почвы. Это обуславливает меньшее проникновение корней в более глубокие слои почвы, сохраняя их, таким образом, в поверхностных слоях и увеличивая образование боковых корней. Пропашные культуры особенно чувствительны к уплотнению и снижение их урожая может достигать при неблагоприятных условиях более 50%. Уплотнение почвы, в частности, оказывает влияние, как на урожайность, так и на структуру урожая картофеля.

По следу колеса получено 25% крупных и 75% средних по количеству клубней и 46% и 44% соответственно по массе. В рядах без прохождения колеса крупные клубни составили 40% и средние 60% по количеству и 25% и 75% по массе. Урожайность картофеля в междурядьях при прохождении колеса уменьшилась на 52% (Верстак, Салей, 2000).

Урожайность корнеплодов сахарной свеклы как и ее сахаристость по мере повышения плотности черноземной почвы снижается, причем это снижение больше в засушливые годы (Csorba, 2001). Особенно четко это проявляется по сахаристости корнеплодов при максимальной плотности почвы. Что касается картофеля, то содержание сырого протеина в клубнях при выращивании на подзолистых почвах достигало наибольшего значения (8%) при 5 проходах агрегатов (средняя плотность) и оказалась ниже при 2-х проходах (минимальная плотность) и 8-ми проходах (максимальная плотность) (Mitrus et. al., 2003).

5.2. МИНЕРАЛЬНЫЙ СТРЕСС

Дефицит элементов питания в почве оказывает крайне негативное

влияние на урожайность сельскохозяйственных культур. Именно недостаточное обеспечение минеральными удобрениями обусловило некоторое снижение производства сельскохозяйственной продукции в Беларуси за последние годы. Это же было основной причиной более резких колебаний урожайности и снижения устойчивости земледелия.

Дефицит азота на фоне оптимального обеспечения другими элементами питания уменьшает степень ветвления корней, их общую длину и площадь поверхности, вызывает преждевременное старение листьев, и, соответственно, снижение ИФ, ИЛП, ФП, КПД ФАР и $K_{хоз}$. Специфические симптомы азотного голодания – сокращение периода вегетативного роста и ускоренное созревание семян. Сходные реакции наблюдаются при дефиците серы, а также микроэлементов, связанных с азотным обменом, т. е. молибдена и кобальта. У растений, испытывающих дефицит азота, увеличивается интенсивность транспирации, так как в клетках уменьшается количество связывающих воду белков и соответственно водоудерживающая способность. Это в свою очередь приводит к торможению роста клеток и к формированию мелких (ксероморфных) листьев.

При недостатке фосфора задерживается рост надземных органов и формирование плодов. Как и при недостатке азота, корни сначала растут в длину быстрее, потом их рост замедляется, и они буреют.

При недостатке калия резко падает содержание макроэргических соединений, подавляется синтез сахарозы и ее транспорт по флоэме, замедляется синтез белка. Последнее приводит к торможению роста побегов и к накоплению аммиачного азота в листьях, что может быть причиной аммиачного отравления. Большой недостаток калия резко тормозит фотосинтез, так как закрываются устьица и в результате сопротивление диффузии CO_2 может увеличиться на порядок. Одновременно замедляется отток сахарозы из листьев. Недостаток калия понижает иммунитет к ряду заболеваний, а его избыток в почве препятствует поглощению ионов кальция и магния.

От недостатка кальция страдают в первую очередь меристематические ткани и корневая система, снижается устойчивость к неблагоприятным условиям.

Недостаток магния приводит к уменьшению поступления фосфора в растения, даже если содержание фосфора в почве находится на нормальном уровне. Поэтому повреждения при магниевом голодании сходны с теми, что отмечаются при фосфорном.

Поступление элементов минерального питания взаимосвязано. Нехватка молибдена и кобальта способствует развитию недостатка азота; снижение содержания калия, магния и цинка вызывает нарушения в фосфорном обмене, а дефицит цинка приводит к понижению уровня кальция, калия и магния.

Элементы минерального питания оказывают заметное взаимное влияние. Поэтому в условиях минерального стресса растению сложно

успешно завершить свой жизненный цикл.

Среди элементов питания азот оказывает наиболее значимое влияние на урожайность культур и качество урожая. Поэтому рассмотрим подробнее различные аспекты именно азотного питания. Азот доступен для корней растений в нескольких формах, включая NO_3^- , NH_4^+ и органические формы, главным образом аминокислоты.

В качестве модели при изучении вопроса обеспечения морфологической адаптации корневой системы к условиям азотного питания взят арабидопсис, у которого обнаружены четыре принципиальных эффекта азотного питания на рост и развитие корней (Zhang et al., 2007):

- локальный стимулирующий эффект нитратов на рост боковых корней; ингибирующий эффект высокой концентрации нитратов в тканях на рост боковых меристем корней;
- подавление роста боковых корней при высоком отношении C:N;
- ингибирование роста главного корня и стимуляция ветвления латеральных корней экзогенным глутаматом.

Эффективность использования азота (ЭИА) растениями различная у различных культур. Интересные исследования тенденций изменения ЭИА у сортов пшеницы, овса и ячменя за 100 лет селекции проведены в Финляндии (Muurinen et. al., 2006). Между сортами современной селекции у указанных видов не обнаружено четких различий по ЭИА в благоприятный по погодным условиям вегетационный период. Однако они возростали в более засушливый сезон. У пшеницы и овса за столетие произошло существенное увеличение ЭИА, причем влияние селекции на ЭИА было наибольшим у овса и оценивается в 0,13 г/г N/год. Отсутствие прогресса у двурядного пивоваренного ячменя, вероятно, обусловлено селекцией на низкое содержание белка. Кроме того, в начале XX века у ячменя, традиционной культуры Финляндии, в отличие от овса и пшеницы, уже были достигнуты высокие значения ЭИА. Неслучайно местные сорта и сорта старой селекции ячменя имеют более высокие значения ЭИА по сравнению с современными сортами, а у пшеницы и овса, напротив, меньшие.

Генотипические различия по ЭИА обусловлены, прежде всего, различиями в ЭПА. За 100 лет селекции у пшеницы и ячменя поглощение азота не увеличилось, а у овса – возросло. Отсутствие изменений в ЭПА у ячменя и пшеницы может быть обусловлено тем, что ячмень и пшеница к моменту начала селекции уже имели высокие ее значения, либо тем, что сорта и линии, использовавшиеся в селекции на урожайность, не различались по показателю ЭПА. Кроме того, селекция двурядного ячменя в Северной Европе направлена на улучшение пивоваренных свойств и соответственно на низкое содержание белка (Bertholdsson, 1998), а это ведет к снижению потребления азота. Таким образом, увеличение урожая зерна у пшеницы и ячменя за 100 лет селекции обусловлено повышением эффективности использования поглощенного азота на формирование

зерна, т.е. реутилизации N из вегетативных структур. У мягкой пшеницы от 60% до 95% азота, содержащегося в зерне, поступает туда за счет ремобилизации азота из корней и надземных вегетативных органов (Nabash et. al., 2006). У риса аналогичный показатель составляет от 70% до 90% (Tabuchi et. al., 2007). Содержание азота в зерне кукурузы на 45–65% обуславливается поступлением азота из стеблевой части растений, накопленного до фазы выметывания, и на 35–55% – азотом, поглощенным после этой фазы (Gallas and Coque, 2005). Вместе с тем, все параметры эффективности определяются доступностью азота в почве (дозой внесенных N удобрений), причем в диапазоне умеренных доз 60–120 кг N на га они возрастают, а по мере дальнейшего повышения – снижаются.

Азот существенно влияет на процессы роста и развития растений. Так, при его дефиците снижалось количество листьев и скорость их появления, число междоузлий (Maе, 1997) и побегов (Trapani and Hall, 1996). У яровой пшеницы (Martre et. al., 2003) и риса (Maе, 1997) в этих условиях уменьшается количество образуемых зерен в початке (метелке), что определяется как размерами донора ассимилятов (площадь листьев), так и активностью акцептора (поступление метаболитов в ткани репродуктивных органов). При этом снижение фотосинтеза единицы площади посева обусловлено более резким снижением скорости площади листьев, чем эффективности поглощения солнечной радиации (Lemare et. al., 2007). У многих культур выявлена тесная связь между ИЛП и поступлением азота в растение в различных условиях среды. В отличие от этих показателей эффективность поглощения и использования радиации КПД ФАР в условиях азотного стресса имеет видовую специфику.

Сортовая отзывчивость полевых культур на удобрения. Существует два основных типа реакции полевых культур на внесение удобрений. Одни способны давать хороший урожай и на низком агрофоне, но на высоком не дают соответствующий прибавки урожая («low input»), другие – отзывчивы на применение удобрений, но реализуют потенциальную продуктивность только на высоком агрофоне («high input»). Для агрономической практики важны генотипы с широкой нормой реакции, достаточно продуктивные на низком агрофоне и одновременно отзывчивые на внесение высоких доз удобрений.

К первому типу сортов ("low input" – малоприхотливых форм), относятся генотипы, сохраняющие свойства агрохимической эффективности на низком агрофоне. Для них характерны низкая концентрация элементов в тканях растения и высокая скорость синтеза органического вещества (Saric, 1983). Сюда можно также отнести генотипы, обладающие свойством усваивать труднодоступные фосфаты почвы, а также имеющие повышенный потенциал несимбиотической азотфиксации. Примером могут служить растения райграса, у которых при увеличении количества вносимых удобрений происходит снижение показателей эффективности использования азота, а урожайность сухой; биомассы по началу, хотя и повышается, но постепенно выходит на плато.

Второй тип агрономически эффективных сортов ("high input") должен обеспечивать нормальное функционирование высокоурожайных высококачественных ценозов, дающих экологически безупречную и экономически выгодную продукцию в диапазоне оптимальных – высоких доз минеральных удобрений и прежде всего азотных. Они отличаются высокой концентрацией элементов в тканях растения и высокой скоростью синтеза органических веществ (Saric, 1983). Такие сорта должны обладать повышенной "азотоёмкостью" (Куперман, 1984), экономически окупая азот урожаем высокобелковой биомассы или зерна.

Выбор фона для создания агрономически эффективных сортов определяется типом сорта и заданной моделью. Сорта первого типа должны создаваться на обедненных и бедных фонах. Последние могут быть получены путем намеренного истощения почвы за счет интенсивного насыщения севооборота культурами с большим выносом элементов питания, размещения посевов по плохому предшественнику или в конце севооборотного звена. Сорта второго типа, удовлетворяющие требованиям экологии и экономики, целесообразно селекционировать при внесении азотных удобрений в дозах не менее 120 кг N /га. Естественно, что дозы удобрений (как и их сочетания) носят региональный характер и должны разрабатываться и уточняться для каждой конкретной почвенно-климатической ситуации. Сорта новой селекции более отзывчивы на удобрения и их использование экономически более оправдано, чем сортов старой селекции.

В среднем в общей прибавке урожая на долю удобрений и средств защиты растений приходится 65%, а сорта – 35%. Для районов с недостатком влаги роль сорта в эффективном использовании удобрений особенно велика. Сортоиспытание необходимо проводить в условиях разной обеспеченности минеральным питанием.

У большинства зерновых и масличных культур селекция на урожайность зерна тормозится из-за отрицательной корреляции между показателями урожайности зерна и содержанием белка и масла в зерне (Qury et. al., 2003, Kade et. al., 2005). Однако удалось идентифицировать линии пшеницы с более высокой белковостью, чем можно было ожидать из отрицательной корреляции с урожайностью. Установлено также, что как урожайность, так и белковость положительно реагируют на дополнительную азотную подкормку. На гибридах кукурузы, полученных из Иллинойских высоко- и низкобелковых линий, показано, что сильный генетический контроль состава зерновки можно изменить благодаря положительному эффекту азота на аттрагирующую способность зерновки и синтез запасного белка (Uribelarrea et. al., 2004). Эти данные открывают новые перспективы по преодолению отрицательной корреляции между урожайностью и белковостью зерна путем соответствующих скрещиваний высокоурожайных и высокобелковых сортов. Кроме того, это позволит точнее оценить относительный вклад процессов поглощения и использования поглощенного азота в отложение белка в запас в зерновке

на низком и высоком фоне азота (Uribelarrea et. al, 2007).

5.3. УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К КИСЛОТНОСТИ ПОЧВЫ

Кислые почвы составляют 30–40% площадей пахотных земель во всем мире и до 70% земель, которые потенциально могут использоваться как пахотные. Доля кислых почв в мире постоянно увеличивается. Кислые почвы особенно распространены в Нечерноземной зоне, на Урале и в Приморье. В Беларуси в связи с сокращением объемов известкования их доля растет ежегодно.

Для решения проблем кислотности почв обычно применяют известкование карбонатом кальция, что повышает рН и способствует переходу алюминия в менее токсичные формы. Что особенно важно, этот агротехнический прием улучшает также использование растениями фосфора, поскольку кислые почвы часто имеют низкое содержание доступных его форм. Однако уровень рН подпахотного слоя при известковании повышается очень медленно. Запахивание органических удобрений и растительных остатков оказывает положительное влияние поскольку гуминовые и органические кислоты формируют в почвенном растворе комплексы с алюминием, переводя его в нетоксичную форму. |

Низкое плодородие кислых почв является следствием сочетания многих факторов таких, как минеральная токсичность, обусловленная присутствием алюминия и марганца и дефицитом фосфора, кальция, магния и молибдена. Однако превалирующим фактором, ограничивающим урожайность культур, является алюминиевая токсичность. Алюминий, перешедший из почвенных минералов в почвенный раствор в условиях кислой среды, представлен такими формами, как $Al(OH)_2^+$, $Al(OH)^{2+}$ и $Al(H_2O)$. Уже в микромолярных концентрациях алюминий быстро ингибирует рост корней. У пшеницы наиболее токсичное действие оказывают ионы Al^{3+} , в то время как у двудольных растений – $Al(OH)_2^+$ и $Al(OH)^{2+}$.

Подвижные формы алюминия являются главным фактором токсичности на кислых почвах. Растения угнетаются при содержании подвижного алюминия около 3-4 мг, а погибают при 7-8 мг /100 г почвы.

Алюминий оказывает достаточно быстрое влияние на все клеточные функции. Поэтому весьма сложно выделить первоначальный эффект алюминия на клетки растений и отделить причину токсичности от следствия. Поглощение алюминия отчлененными корнями сельскохозяйственных культур (пшеница, фасоль, капуста, лук) демонстрирует двухфазную кинетику. Быстрая нелинейная неметаболическая фаза поглощения протекает в течение первых 20-30 минут. Предполагается, что эта фаза обусловлена накоплением алюминия в апопласте клеток, а следующая за ней метаболическая линейная фаза поступлением алюминия в симпласт.

Растения некоторых видов отвечают на действие алюминия

повышенным синтезом гемицеллюлозы, целлюлозы и пектина. Однако удерживая алюминий в апопласте, эти углеводы могут в дальнейшем препятствовать росту клеток растяжением. Индуцированное алюминием ингибирование поглощения K^+ путем блокирования калиевых каналов также может препятствовать тургорзависимому растяжению клеток. Помимо быстрой аккумуляции в клеточных стенках и апопласте корней, алюминий у неустойчивых видов растений накапливается в плазматической мембране и в симпласте, влияя на многие этапы роста корней. Именно плазматическая мембрана была предложена в качестве первичной мишени токсичного действия алюминия. Прочно связываясь с плазмалеммой, алюминий вызывает ее деполаризацию, что в свою очередь запускает последующий каскад событий.

Что касается поступления алюминия непосредственно в цитоплазму, это видимо происходит путем трансмембранного переноса с участием кальциевых каналов. После 30-минутной экспозиции у чувствительного генотипа алюминий накапливается в симпласте (Lazof et. al., 1996), а также в ядра клеток корневого апекса (Silva et. al., 2000), а уже через 1 час микротрубочки цитоскелета в этих клетках дезинтегрировались и каллоза накапливалась в клеточных стенках (Sivaguru et. al., 1999). На суспензионной культуре клеток сои алюминий быстро увеличивал жесткость трансвакуолярной актиновой сети. Поэтому не исключено, что именно цитоскелет является первичной мишенью алюминиевой токсичности у растений. Было даже высказано предположение, что фосфорилированные сайты на миозине или других актинсвязывающих белках могут связывать и алюминий, предотвращая доступ последнего к фосфатазам и стабилизируя актиновую сеть. (Grobski et. al., 2001) Установлено, что алюминиевая токсичность у пшеницы вызывает повышенную экспрессию гена, кодирующего актинсвязывающий белок, участвующий в поддержании функции цитоскелета.

Алюминий может также нарушить процесс сборки и разборки микротрубочек путем ингибирования гидролиза ионозинтрифосфата и снижения чувствительности к регуляторным сигналам от Ca^{2+} . Исчезновение микротрубочек наблюдалось иногда в клетках зоны растяжения корней пшеницы при действии алюминия (3 часа, 50 мкМ). В наружных клетках коры дистальной транзитной зоны корней чувствительной к алюминию кукурузы микротрубочки исчезали через 1 час после начала действия 30 мкМ алюминия. При этом микрофиламенты оказались менее чувствительными к алюминию.

Кроме того, алюминий быстро увеличивал концентрацию свободного кальция в цитозоле. Нарушения в кальциевом гомеостазе и ингибирование алюминием активности фосфолипазы C возможно влияют на структуру и функции цитоскелета. Ингибирование фосфолипазы C может также нарушать биохимический путь трансдукции: сигналов.

Первичные биохимические нарушения в результате действия алюминия могут быть обусловлены формированием комплекса алюминия

с кальмодулином, Са-зависимым регуляторным белком. Кальций, являясь вторичным мессенджером, запускает в клетках каскад процессов для противодействия токсичности алюминия. При концентрации 50 мкМ алюминия в корнях пшеницы отмечено осцилирующее увеличение концентрации Ca^{2+} в цитозоле. Аналогичное отмечено и в клетках зоны растяжения корня у чувствительного к алюминию сорта ячменя. Поскольку известно, что алюминий блокирует кальциевые каналы, позволяющие кальцию поступать в цитоплазму, видимо Са высвобождается из внутриклеточных запасных пулов. Следует особо подчеркнуть, что повышение концентрации цитозольного Ca^{2+} всегда предшествует алюминий-зависимому образованию каллозы – быстро проявляющему индикатору алюминиевой токсичности.

Растущие клетки корня в ответ на воздействие алюминия аккумулируют каллозу. Поэтому ее накопление в апопласте используется в качестве раннего симптома токсического действия алюминия. Накоплены данные, свидетельствующие о том, что именно цитоскелет является первичной мишенью алюминиевой токсичности у растений.

Таким образом, в силу сложности множества процессов, вовлеченных в ингибирование роста корней, конкретные мишени токсического воздействия алюминия во всей этой сложной цепочке событий все еще остаются неясными. Очевидно лишь то, что наиболее значимое место среди них занимают клеточная стенка, плазматическая мембрана, пути трансдукции сигналов, цитоскелет клеток корня, ДНК/ядро клетки. Вместе с тем, понимание механизмов токсичности алюминия и устойчивости к нему растений является важным при разработке соответствующих тестов для отбора толерантной зародышевой плазмы и создания сортов растений с повышенной устойчивостью к алюминию.

Устойчивость к алюминию можно обеспечить с помощью двух механизмов: путей выведения алюминия из апекса корня или благодаря внутриклеточной устойчивости к действию алюминия, поступающего в симпластическое пространство.

Первый механизм основан на выделении карбоксилатного экссудата корневым апексом, а второй – на хелатировании и детоксикации алюминия в симпласте карбоксильными анионами. Первые сведения об индуцированной алюминием экссудации органических кислот были получены на корнях фасоли, причем устойчивая форма выделяла в 10 раз больше цитрата, чем чувствительная. В аналогичных условиях у пшеницы через 15 минут экспозиции выделялся малат, причем он был электронейтрален, поскольку сопровождался экссудацией калия. Путем скрининга 36 сортов пшеницы установлена тесная корреляция между их относительной устойчивостью к действию алюминия и количеством выделившегося малата (Ryan et. al., 2000). Однако к этим данным следует относиться осторожно, так как во-первых, малат быстро разлагается почвенными микроорганизмами, и во-вторых, его концентрация, как и способность хелатировать алюминий, достаточно низки. Растения гречихи,

являющиеся аккумуляторами алюминия, секретируют, напротив оксалат с сильной алюминий-связывающей способностью.

Тесная корреляция между устойчивостью к алюминию и активируемым им выделением карбоксилатов обнаружена у множества видов растений, большинство из которых – полевые культуры. В частности, синтез цитрата в ответ на воздействие алюминия отмечен у таких культур, как соя, табак, рис, сорго и кукуруза. Цитрат и малат синтезируются у рапса, овса, подсолнечника, редиса, ржи, тритикале; малат – у арабидопсиса и пшеницы а оксалат – у гречихи.

У ржи, обладающей среди видов полевых культур максимальной устойчивостью к алюминию, 10-часовая экспозиция при 10 мкМ алюминия увеличивала активность цитратсинтазы на фоне усиления выделения корнями цитрата. Клеточная линия моркови также выделяла цитрат и корней и отличалась более высокой активностью митохондриальной цитратсинтазы. Повышение количества выделяемых карбоксилатов с течением времени, вероятно, обусловлено индукцией генов устойчивости к алюминию. Однако до сих пор не ясно, какая конкретно часть биохимического пути индуцируется. Здесь возможны три варианта: 1) увеличивается количество карбоксилатных транспортеров плазматической мембраны или повышается их активность; 2) возрастает интенсивность синтеза карбоксилатов благодаря увеличению количества или активности соответствующих ферментов; 3) увеличивается доступность карбоксилатных лигаз для транспорта. Пока нет убедительных доказательств, подтверждающих участие какого-либо из ферментов, катализирующих синтез и метаболизм карбоксилатов (ФЭПК, малатдегидрогеназа, цитратсинтаза, изоцитратдегидрогеназа) в этой индуцированной ответной реакции. Если даже алюминий на порядок повышает синтез цитрата и малата у ржи и тритикале и экссудация выше у устойчивых сортов, в условиях *in vitro* не отмечено изменения активности указанных ферментов в апексах корней растений как устойчивых, так и чувствительных сортов (Li et. al., 2000; Hayes and Ma 2003).

Кроме центральной роли органических кислот, были обнаружены также другие механизмы устойчивости. Так, на вигне и пшенице показано, что удаление корневой слизи значительно увеличивало чувствительность к алюминию (Horst et. al., 1982; Archambault et. al., 1996). Вероятно слизь помогает формировать диффузный барьер для алюминия или концентрирует органические кислоты, которые его хелатируют. Другой механизм устойчивости основан на внутриклеточной детоксикации алюминия уже после его проникновения в растение. Как устойчивые, так и чувствительные растения накапливают алюминий при произрастании на кислых почвах, (Jensen et. al., 2002; Watanabe and Osaki, 2002). У растений-аккумуляторов алюминий связывается с органическими лигандами, такими как катехиновые и фенольные кислоты, а также с органическими кислотами. Эти комплексы часто изолируются в специальных клетках, в частности, в эпидермальных клетках листьев, как например, у устойчивой

к Al гречихи. Последняя секретирует щавелевую кислоту из корней в ответ на воздействие алюминия и накапливает нетоксичные комплексы алюминия и оксалатов в клетках листьев.

Была предложена интересная гипотеза устойчивости к алюминию у пшеницы, основанная на ускоренной замене эпидермальных клеток корня (Delisle et. al., 2001). Во время 8-часовой экспозиции у устойчивого сорта наблюдалось точечное отмирание клеток эпидермиса корня, в то время как у чувствительного сорта такой реакции не отмечено, хотя при этом и отмечалось прекращение роста корня. Видимо, таким образом растения устойчивого сорта пытаются замещать эпидермальные клетки, пораженные алюминием, для поддержания дальнейшего роста корня. Следовательно, растения используют совокупность механизмов, чтобы противостоять токсичному действию алюминия, при этом одни из них специфично связаны с алюминием, а другие – с более общими ответными реакциями на стресс.

Центральную роль в обеспечении устойчивости растений к действию подвижных форм алюминия играют органические кислоты. Активация карбоксилатного транспортера, который предположительно присутствует на плазматической мембране клеток корня, является важной частью этого механизма устойчивости, корневая слизь и точечное отмирание эпидермальных клеток корня обеспечивают диффузионные барьеры для алюминия.

5.4. Солеустойчивость растений

Засоление является одним из самых серьёзных постоянно действующих отрицательных факторов, определяющих величину и качество урожая сельскохозяйственных культур. Избыточное содержание минеральных солей характерно для 25% почв планеты. Площади засоленных почв имеют тенденцию к постоянному увеличению в результате деятельности человека – использования в качестве поливной воды богатых солями грунтовых вод, озёр и морей. Значительно увеличиваются также площади почв под вторичным засолением.

Состав водорастворимых солей в почвенном растворе и твёрдой фазе почвы бывает весьма разнообразным и представляет сочетание из следующих катионов и анионов: Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Cl^- , CO_3^{2-} и Mg^{2+} . Исходя из содержания анионов, различают хлоридное, сульфатное, сульфатно-хлоридное, карбонатное засоление, причём самым токсичным для растений считается хлоридное засоление. Преобладающим катионом в таких почвах, как правило, является натрий, но встречаются также карбонатно-магниевое и хлоридно-магниевое засоление. В природе одновидовое засоление достаточно редко; в почве обычны смеси, например, хлористого и сернокислого натрия.

Содержание солей в верхнем горизонте почвы подвергается заметным колебаниям, и оно зависит от времени года, состава солей, водного режима

в том числе орошения, температуры воздуха, наличия в почве восходящих и нисходящих токов воды, переносящих легкорастворимые соли.

Масштабные исследования по выявлению уровня устойчивости свыше 1000 сортов сельскохозяйственных культур семейства злаковых и бобовых из мировой коллекции ВИР проведены Г. В. Удовенко. Представители семейства злаковых оказались более солеустойчивы, чем бобовые. Этот факт исследователи объясняют тем, что центрами происхождения и формирования многих зерновых культур являются районы Северной Африки и Юго-Восточной Азии со значительным распространением засоленных почв.

Люпин и ячмень занимают крайние полюса солеустойчивости среди культур. Даже ячмень погибает при концентрации солей выше 250 мМ NaCl, что составляет примерно 50% от засоленности морской воды. Только галофиты способны выживать на почвах, где водное зеркало поднимает соли до пахотного горизонта, а их концентрация там становится выше, чем в морской воде.

Пшеница, как правило, менее устойчива, чем ячмень, однако диапазон внутривидовой изменчивости у неё такой широкий, что трудно сделать однозначный вывод. Фасоль – одна из самых солечувствительных культур, но добавление в питательный раствор дополнительного количества Ca^{2+} , как и для других культур, резко повышает солеустойчивость.

Наряду с межвидовой существует и внутривидовая изменчивость солеустойчивости, что хорошо показано на образцах коллекции ВИРа. Одна из проблем при изучении данного вопроса – проблема интерпретации результатов, в частности, разделение солеустойчивости на компоненты устойчивости к водному или осмотическому стрессу, а также сложность скрининга большого числа особей по незначительным, воспроизводимым и количественным различиям по биомассе, не говоря уже об урожайности.

При определении солеустойчивости культурных растений необходимо учитывать следующее:

- солеустойчивость не остается постоянной в течение онтогенеза, наиболее чувствительной, как правило, оказывается фаза цветения;

- засоление оказывает неодинаковое влияние на накопление вегетативной массы и хозяйственно-полезной части урожая, что лежит в основе представлений о биологической и агрономической солеустойчивости;

- степень отрицательного влияния засоления зависит от почвенноклиматических факторов, причём в условиях прохладного климата растения проявляют большую солеустойчивость, чем в аридном жарком климате;

- проявляются четкие сортоспецифические различия по солеустойчивости, зачастую превышающие межвидовые различия. Более того, в рамках каждого сорта, как популяции, встречаются отдельные особи, существенно различающиеся по степени солеустойчивости, особенно при сильном засолении;

– установлена разная не однозначная солеустойчивость отдельных органов растения: в одних исследованиях больше подавляется рост корня, а в других – побега. Отрицательное влияние солей на зону растяжения корня начинает проявляться при более низком засолении, чем на меристематическую зону.

Влияние засоления на физиологические процессы в растениях

Поглощение натрия. В нормальных физиологических условиях растения поддерживают высокое соотношение K^+/Na^+ в цитоплазме с относительно высокой концентрацией K^+ (100–200 мМ) и низкой Na^+ (1–10 мМ). При отрицательном значении разности потенциалов на плазмалемме (-140 мВ) повышение внеклеточной концентрации Na^+ будет создавать высокий электрохимический градиент потенциалов, способствующих пассивному транспорту Na^+ из окружающей среды в цитозоль с помощью калиевых переносчиков. В плазмалемме обнаружены также катионные каналы (VIC), рассматривающиеся как один из основных путей поглощения Na^+ при сильном засолении.

Внутриклеточная компартментация ионов. В идеальном случае Na^+ и Cl^- могли бы удерживаться в вакуолях клеток. То, что это имеет место у большинства видов, доказано высокими концентрациями этих ионов в листьях, сохраняющих свою функциональную активность. Концентрации свыше 200 мМ обычны, хотя эти же концентрации *in vitro* сильно ингибируют активность ферментов. Получение прямых экспериментальных данных по компартментации технически трудно. Однако рентгеновские микроанализы структуры клеток табака, выращиваемого при 430 мМ NaCl, показали, что концентрации Na^+ и Cl^- в вакуолях составили около 780 и 625 мМ соответственно, в то время как концентрация этих ионов в цитоплазме оказалась ниже 100 мМ.

Метаболическая токсичность Na^+ представляет собой преимущественно результат конкуренции с K^+ за места связывания. K^+ активирует более 50 ферментов и Na^+ не может заменить его в этой функции. Поэтому высокая концентрация Na^+ или высокое соотношение Na^+/K^+ могут ингибировать многие ферментативные процессы в цитоплазме. Более того, для биосинтеза белка, в частности, для связывания тРНК с рибосомой необходима высокая концентрация K^+ . Отсюда можно заключить, что нарушения в биосинтезе белка могут быть одной из причин токсичности повышенных концентраций Na^+ .

Осмотическое повреждение, то есть осморегуляторное выделение воды из клетки может происходить в результате накопления Na^+ в высоких концентрациях (несколько сотен мМ) в апопласте листа, так как Na^+ поступает в лист с транспирационным током и остаётся там после испарения воды.

Клеточная токсичность Na^+ вызывает также другой тип осмотической проблемы. Это связано с тем, что растениям нужно поддерживать внутренний водный потенциал ниже, чем в почве, чтобы сохранить тургор и обеспечить поглощение воды. Это требует повышения концентрации

осмотиков или путём поглощения почвенных растворов, или благодаря синтезу метаболически совместимых растворов, что ставит растение перед дилеммой. Основные дешёвые растворы на засоленных почвах это Na^+ и Cl^- , но они токсичны в цитозоле. Совместимые растворы не токсичны, но энергетически их синтез очень дорог.

Влияние засоления на минеральное питание является результатом нарушения доступности питательных веществ, конкуренции при поглощении, транспорте, распределении по органам растения. Так, засоление снижает поглощение фосфатов и их накопление в растении, прежде всего благодаря уменьшению доступности фосфатов. Засоление NaCl снижает не только доступность Ca^{2+} , но и его транспорт и подвижность в растущих зонах растения, отрицательно влияя на урожай и его качество, особенно при высокой температуре и низкой влажности воздуха. Na^+ снижает поглощение K^+ , а Cl^- – поглощение NO_3^- . Наличие этих нарушений, а также то, повлияют ли они в конечном итоге на урожай и его качество, зависит от культуры и экспериментальных условий.

Механизмы солеустойчивости

Солеустойчивость зависит от способности растения контролировать транспорт соли в ходе следующих процессов:

1. Избирательности поглощения клетками корня. До сих пор не ясно, какие типы клеток управляют избирательностью поглощения ионов из почвенного раствора. Первоначальное поглощение Na^+ и Cl^- может происходить в эпидерме, экзодерме или, если почвенный раствор транспортируется по коровой паренхиме по апопласту, даже в эндодерме.

2. Загрузки ксилемы. Имеются доказательства преимущественной загрузки K^+ , нежели Na^+ клетками корневой стели.

3. Удаления соли из ксилемы в верхней части корней, стебля, черешка или влагалища листьев. У многих видов Na^+ задерживается в верхней части корневой системы и нижней части стебля, что указывает на обмен K^+ на Na^+ в клетках стели корня или в сосудистых пучках стебля и черешков.

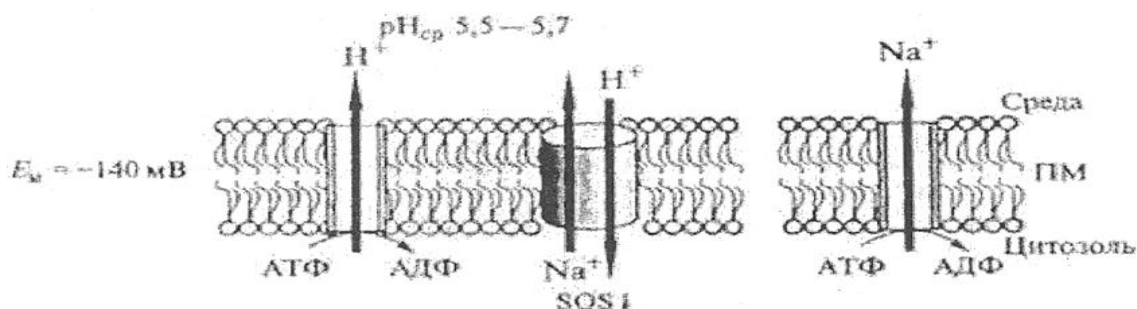
4. Загрузки флоэмы. Транспорт Na^+ или Cl^- по флоэме незначителен, особенно у более солеустойчивых видов, что указывает на отсутствие экспорта солей к растущим частям побега.

5. Выведения через солевые железы. Подобные специализированные типы клеток имеют лишь галофиты.

Нетто-аккумуляция Na^+ в клетках корня является результатом двух процессов – поступления через ионные каналы и выход вероятнее всего благодаря Na^+/H^+ -антипортеру, хотя последнее ещё не доказано.

Перенос Na^+ в среду осуществляется Na^+/H^+ -антипортером плазмалеммы (SOS1) против градиента электрохимического потенциала. Источником энергии для переноса Na^+ является $\Delta\mu\text{H}$ генерируемый H^+ -АТФазой плазмалеммы (ПМ). В плазмалемме некоторых водорослей и грибов наряду с Na^+/H^+ -антипортером и H^+ -АТФазой функционирует первичный Na^+ -насос, которым является Na^+ -транспортирующая АТФаза (рис. 4.4).

Уменьшение накопления Na^+ и, таким образом, повышение солевойносности может быть обусловлено или снижением поступления, или повышением выхода Na^+ . Важный вопрос в отношении Na^+/H^+ -антипортера – стехиометрия обмена. Электронейтральный антипортер запускается при засолении, если внешняя рН увеличивается в сторону электронейтральности. В общем, именно стехиометрия определяет метаболические затраты по вытеснению Na^+ . При обмене Na^+ на H^+ в соотношении 1:1 и, соответственно, такой же стехиометрии, затраты составят 1 моль АТФ на один вытесненный ион Na^+ (при условии, что на вытеснение одного протона АТФ-азой плазматической мембраны



требуется гидролиз 1 моль АТФ). Однако, теоретическая термодинамическая стоимость вытеснения Na^+ , то есть энергия, необходимая для переноса одного иона Na^+ из цитозоля в наружный раствор против электрохимического градиента, видимо, намного меньше энергии, требующейся для обмена Na^+ на H^+ , и она зависит от уровня засоления, скорости поступления соли и внутриклеточного транспорта. Таким образом, корни могут брать на себя неоправданно высокие затраты энергии по вытеснению Na^+ .

Рис. 4.4. Экспорт Na^+ из цитоплазмы в наружную среду

Для того, чтобы избежать накопления избыточного количества Na^+ в побегах путём поддержания низких концентраций натрия в ксилеме, необходимо снизить его поступление в ксилему из симпласта корня или увеличить его выведение из ксилемы, пока он не достиг чувствительных тканей побега. Для управления транспортом Na^+ по растению требуются особые типы клеток, локализованные в совершенно конкретных зонах растения и катализирующие транспорт согласованно. Таким образом, чтобы регулировать поступление натрия в побег, нужно манипулировать транспортными процессами в плазмалемме во внутренней и наружной частях корней, то есть с каждой стороны апопластного барьера – эндодерме и экзодерме в противоположных направлениях. Для углубления понимания сложных процессов адаптации к засолению на уровне целого растения, требуется больше данных о последствиях манипуляций с транспортёрами и сигнальными элементами в специфичных видах клеток. Другим путём снижения накопления натрия в побеге могло бы быть его выведение из ксилемы до того, как Na^+ достигнет молодой части побега.

Это может происходить: а) в зрелом корне; б) в мезокотиле; в) в основании побега и г) в зрелой части побега. Точные механизмы данного процесса пока не ясны, но один из наиболее вероятных путей – через специальный канал, обеспечивающий проницаемость внутрь для Na^+ и уже описанный для паренхимных клеток ячменя. Но возможен также другой путь, согласно которому при сильном засолении Na^+/H^+ -антипортер работает в совершенно обратном направлении – закачивает Na^+ в цитозоль. Рециркуляция Na^+ обратно в корни по флоэме до уровня, значительно влияющего на общее его накопление в листе, установлена на многих культурных растениях (люпин, клевер, кукуруза, сладкий перец), причём размер (масштаб) рециркуляции связан с солевыносливостью культуры.

Защита молодых листьев представляет собой ключевой элемент в солевыносливости культур. Это обусловлено скорее всего малочисленностью вакуолей в этих типах клеток (для удержания Na^+) и чувствительностью к Na^+ ростовых процессов и особенно синтеза белка. Часто отмечалась низкая концентрация Na^+ в молодых листьях, что объяснялось как низкой скоростью транспирации, так и коротким периодом жизни. Однако это не исключает также возможности предпочтительного удаления Na^+ из ксилемы и флоэмы, питающих эти ткани.

Низкая скорость поглощения Na^+ и последующего его транспорта в побег является одной из основных детерминант солеустойчивости; генотипическая вариация скорости транспорта Cl^- незначительна. Сорты мягкой пшеницы (гексаплоид, геном AABBDD) характеризуются низкой скоростью накопления Na^+ и повышенной дискриминацией соотношения K^+/Na^+ , признаков, локализованных в длинном плече хромосомы 4D. Эти признаки контролируются одним локусом (*Kn1*) и связаны с молекулярным маркером, находящимся на верхней трети длинного плеча хромосомы 4D. Ген или гены, связанные с этим локусом, пока не идентифицированы. Сорты твёрдой пшеницы (тетраплоид, геном AABB) отличаются высокой скоростью накопления Na^+ , слабой дискриминацией K^+/Na^+ и менее солеустойчивы, чем сорта мягкой пшеницы.

Эффекты солевого стресса включают как солеспецифическую, так и осмотическую компоненту, причём последняя включает эффекты, опосредованные АБК. Эти осмотические пути, начиная от восприятия солевого стресса рецептором до изменения активности белка и транскрипции генов через сигнальные интермедиаты и фосфопротеиновые каскады, достаточно сложны.

6. Устойчивость к загрязнителям окружающей среды

6.1. Устойчивость к тяжелым металлам

К тяжелым металлам (ТМ) относится относительно большая группа химических элементов, имеющих плотность больше 5 г/см³ и

относительную атомную массу более 40. В эту группу попадают медь, цинк, марганец, железо, никель и другие металлы, которые в небольших количествах необходимы как животным, так и растениям. Среди тяжелых металлов, не относящихся к необходимым питательным элементам наиболее распространены Cd и Pb . Загрязнение среды Pb и Cd обусловлено сжиганием жидкого и твердого топлива, металлоплавильным производством, сбрасыванием сточных вод, в которых Pb и Cd содержатся в повышенных количествах, внесением в почву химикатов, в том числе удобрений.

Связываясь на поверхности клеток или проникая в них, ТМ могут взаимодействовать с функциональными группами белков, нуклеиновых кислот, полисахаридов и других соединений, а также замещать ионы других металлов, связанные с этими группами. В результате возникают различные нарушения метаболизма, начинающиеся ещё с поступления ТМ в растения.

6.1.1. Поглощение и транспорт тяжелых металлов растением

Тяжёлые металлы поступают в растения главным образом через корневую систему из почвы. На поверхности корня Cd и Pb связываются с карбоксильными группами урновых кислот слизи (Серегин, Иванов, 2001). Способность слизи связывать тяжёлые металлы зависит от природы катиона следующим образом: $\text{Pb}^{2+} > \text{Cu}^{2+} \wedge \text{Cd} \rightarrow \text{Zn}$. Связывание со слизью ограничивает поступление металлов в корень и может быть важным компонентом барьерной функции корневой системы при их поступлении в растение. Часть связанных металлов может высвободиться после биодegradации слизи. Скорость поглощения металлов зависит от pH почвенного раствора, содержания органических веществ в почве, а также концентрации других ионов. увеличение pH понижает растворимость солей в почвенном растворе в результате чего биодоступность почвенных ТМ снижается. Содержание Cd у растений, выращенных на кислых почвах выше, чем на известкованных. Известкование почвы снижало количество никеля в зерне примерно в 6 раз, в корнях - в 2 раза. На фоне известкования отмечалось уменьшение соотношения количества никеля в зерне и соломе примерно в 1,2 - 1,5 раза.

При добавлении искусственных хелаторов (ЭГТА, ЭДТА) в загрязненную почву аккумуляция Cd и Pb в растениях увеличивалась. Эта особенность может быть использована для очистки почвы от тяжелых металлов.

Специфические механизмы поглощения ТМ, благодаря которым может различаться способность разных видов или даже сортов одного вида накапливать их до сих пор не выявлены. Это может объясняться разными скоростями их поглощения, разной скоростью оттока их из клеток корней, связыванием металлов в нерастворимые комплексы. Транспортёры тяжелых металлов в растениях составляют несколько групп.

Это АТФазы Р-типа и АВС транспортёры, функционирующие как АТФ зависимые насосы, СDF транспортёры - ускорители диффузии катионов и другие.

Cd²⁺ и РЬ передвигаются от ризодермы до эндодермы главным образом по апопласту, и пояски Каспари тормозят их дальнейшее передвижение. Наряду с эндодермальными клетками, защита клеток перидермы обусловлена особенностями структуры и состава стенок клеток центрального цилиндра, благодаря которым ионы тяжелых металлов практически не могут передвигаться по апопласту клеток стели.

Продольный транспорт Cd²⁺ происходит с гораздо большей скоростью, чем РЬ. Возможно, это зависит от различий в скоростях их движения по апопласту. Попадая в ксилему в результате радиального транспорта, некоторое количество Cd²⁺ и РЬ может транспортироваться в надземные органы растения в составе ксилемного сока. Так, скорость передвижения Cd²⁺ в стеблях томата составляет 0,3-0,6 м/ч, что сравнимо со скоростью передвижения Ca²⁺. Транспортная форма Cd, по-видимому, представляет собой смешанный комплекс, состоящий из органических кислот, в частности лимонной, и аминокислот. Однако этот вопрос пока окончательно не решен.

Хотя дальний транспорт тяжёлых металлов происходит преимущественно по ксилеме, он может также осуществляться и по флоэме. Так, только 18% металла попадало в плоды арахиса (при их погружении в солевой раствор Cd) путём прямого поглощения и 82% - через корневую систему. Большая часть Cd поступал в плоды по флоэме.

Скорости поглощения и транспорта металлов могут различаться у разных видов, являясь одной из причин устойчивости растений. Так, райграс имел наименьшую скорость транспорта Cd в побеги, тогда как клевер ползучий отличался наибольшей скоростью как поглощения, так и транспорта.

Связывание со слизью ограничивает поступление металла в корень и может быть важным компонентом барьерной системы корней. Скорость поглощения металлов зависит от рН почвенного раствора, содержания органических веществ в почве, а также концентрации других ионов. При добавлении искусственных хелаторов (ЭГТА, ЭДТА) в загрязненную почву аккумуляция Cd и РЬ в растении увеличивается. Эта особенность может быть использована для очистки почвы от тяжелых металлов.

Одной из важнейших черт металл-индуцированного изменения метаболизма клеток является изменение активности ряда ферментов (рис. 7.5).

Инактивация обусловлена взаимодействием металлов с SH-группами фермента, в результате чего изменяется его конформация. Кроме этого, Cd²⁺ и РЬ²⁺ могут вытеснять Zn²⁺, связанный с SH-группами (Серегин, Иванов, 2001).

Наряду с этим ТМ стимулируют образование в клетках активных форм кислорода. В ответ на окислительный стресс возрастает активность

антиоксидантных ферментов (каталазы, пероксидазы, супероксиддисмутазы), что приводит к нейтрализации свободных радикалов и пероксидов. Вместе с тем активность антиоксидантных ферментов при кратковременном воздействии металлов может даже уменьшаться

Устойчивость отдельных ферментов и активация ферментных систем, ответственных за стресс-метаболизм, может быть одной из возможных причин нечувствительности растений к избытку тяжелых металлов.

Изменение водного режима отрицательно сказывается на большинстве физиологических процессов растений. Поэтому нарушение параметров водного обмена в присутствии высоких концентраций тяжелых металлов является одной из важных причин их токсичности для растения (Kastori et. al., 1992; Poschenrieder, Barcelo, 1999). Фотосинтетический аппарат растений весьма чувствителен к повышенному содержанию тяжелых металлов в окружающей среде, что проявляется в изменении многих структурно-функциональных параметров фотосинтеза. Степень ингибирования фотосинтеза во многом зависит от концентрации металла в субстрате (Титов и др., 2007). Высокие концентрации металлов снижают интенсивность процесса ассимиляции, как за счет прямого действия их ионов на отдельные реакции фотосинтеза, так и в результате опосредованного влияния на другие физиологические процессы.

В большинстве случаев Cd и Pb тормозят поглощение как катионов (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+} , Zn^{2+} , Cu^{2+} , Fe^{3+}), так и анионов (NO_3^-).

Под действием Cd^{2+} происходило резкое изменение липидного состава мембран, причем во всех классах липидов содержание пальмитиновой кислоты увеличивалось, а линолевой и линоленовой кислот, напротив, уменьшалось. Следствием этого могло быть изменение проницаемости мембран, что, наряду с ингибированием мембранных ферментов, возможно, приводило к изменению ионного баланса в цитоплазме (Титов и др., 2007).

Рост корня более чувствителен к тяжелым металлам, чем рост побега, что обусловлено их преимущественным накоплением в корнях. Токсичность металлов уменьшалась в следующем порядке (при расчете концентрации в г/л): $Cu > Ag > Cd > Hg > Co > Zn > Pb$.

525 мг Pb/кг сухой массы; а кукурузы - при 183 мг/кг сухой массы.

Диапазон концентраций как Cd^{2+} , так и Pb^{2+} , при которых они ингибируют рост, достаточно узкий. Так, например, для корней проростков кукурузы летальные концентрации были примерно на порядок больше тех, при которых начиналось достоверное ингибирование их роста.

ТМ вызывают изменение морфологии корней. Если концентрации металлов не слишком высоки, число боковых корней уменьшается в меньшей степени, чем длина главного корня, и корневая система имеет более компактный вид. Процесс заложения боковых корней очень устойчив к воздействию тяжелых металлов, за исключением Ni, что может

быть обусловлено как барьерной ролью эндодермы, так и структурными особенностями клеток центрального цилиндра.

Снижение скоростей как деления, так и растяжения клеток под действием тяжелых металлов происходит за счет разных механизмов: прямого связывания с ДНК, металл-индуцированных аберраций, удлинения митотического цикла, нарушения формирования микротрубочек, снижения пластичности клеточных стенок, а также уменьшение пула глутатиона.

Токсическое действие металлов четко проявляется в ингибировании роста, что широко применяется для тестирования их присутствия в окружающей среде.

В настоящее время из многих растений выделены небольшие богатые цистеином пептиды, способные связывать ионы тяжелых металлов через SH- группы. Такие пептиды были названы фитохелатинами (ФХ). Одновременно с синтезом ФХ в растениях наблюдается уменьшение пула клеточного глутатиона, из чего был сделан вывод о его участии в синтезе ФХ. Увеличение активности ферментов синтеза глутатиона коррелировало с усилением экспрессии соответствующих генов, активность которых регулируется жасмоновой кислотой. При ингибировании ферментов, ответственных за биосинтез глутатиона, скорость синтеза ФХ существенно снижалась в тканях растущих рядом "нормальных" растений. Сверхнакопление показано для следующих металлов (% в расчете на биомассу надземных органов): кадмия (до 0,2%), кобальта (до 1,2%), никеля (до 3,8%) и цинка (до 4%). Практическое использование растений-сверхнакопителей определяется скоростью накопления металлов (г металла / кг растительной ткани), помноженной на скорость накопления биомассы (кг биомассы на га в год), что дает количество удаленного из почвы металла в г или кг металла на га в год. Практически значимо удаление растениями от нескольких сот до тысячи кг металла/(г год), но даже при такой скорости удаления загрязнителя очистка может растянуться на 15-20 лет, в зависимости от начальной концентрации металла глубины загрязненного слоя почвы. Такие сроки улучшения почв слишком велики для практического использования технологии, и необходимо направленное изменение свойств растения методами молекулярной генетики.

6.2. Устойчивость к загрязнителям атмосферы

Растения средней полосы России подвергаются воздействию как высоких летних температур, так и низких положительных и отрицательных температур. Резкие колебания температуры вызывают изменения структурной организации клетки, структуры биополимеров, скоростей биохимических реакций и физиологических процессов. Повреждающее действие во многом определяется не только абсолютным значением, но и продолжительностью действия критических температур. От температуры в

конечном счете зависит формирование продуктивности сельскохозяйственных растений.

В связи с активной производственной деятельностью человека катастрофическими темпами растет загрязнение воздуха. Системы саморегуляции биосферы уже не в состоянии справиться с этой угрозой. В промышленно развитых странах воздух загрязняют транспорт (52,6%), отопительные системы (18,1%), промышленные процессы (17,9%), сжигание мусора (1,9%). В результате различных видов деятельности человека в воздух выделяется более 200 различных компонентов. К ним относятся газообразные соединения углекислый, угарный и сернистый газы, окислы азота, соединения фтора, углеводороды, пары серной, сернистой, азотной, соляной кислот, фенола), твердые частицы (сажа, зола, пыль, содержащие токсичные окислы свинца, едена, цинка и др.), что является важным фактором глобального потепления - 2 Земном шаре.

Одновременно в результате загрязнения атмосферы фреонами снижена толщина озонового слоя, являющегося защитным экраном для живых организмов от жесткого УФ-излучения. Все это в сочетании с вышесказанным загрязнением газообразными соединениями и твердыми частицами может оказать крайне негативное влияние на структуру и физиологохимические процессы в растениях, результатом чего является снижение урожайности

6.3. Радиоустойчивость

Ультрафиолетовое излучение (УФ) является важным экологическим фактором, влияющим на растения. Оно входит в состав электромагнитного излучения Солнца и составляет около 7 % общей солнечной радиации, достигающей поверхности Земли. Диапазон УФ-спектра делят на три части: А (+00-320 нм), В (320-280 нм) и С (280-180 нм). Излучение с длиной волны менее 290 нм (УФ-С) полностью поглощается озоновым слоем, тогда -А УФ-А и УФ-В достигают поверхности Земли. В связи с тем, что фотоны Φ имеют энергию, достаточную для ионизации атомов, они поглощаются 5 семи биологически важными структурами, определяя этим высокую биологическую активность УФ-излучения. Если за пределами атмосферы плотность потока УФ излучения равна 16 Вт/м², то при полном отсутствии озона в атмосфере мощность поглощенной дозы составляла бы около 1 Гр/ч. При средней дозе LD50 (доза, при которой наблюдается гибель 50 % живых организмов) для растений в 3050 Гр гибель

при указанной выше мощности наступит через двое - трое суток непрерывного облучения.

Слой озона находится в атмосфере на высоте от 10 до 50 км, его максимальная концентрация приходится на высоту от 20 до 25 км. Озон (O₃) постоянно образуется в верхних слоях атмосферы благодаря

комбинации молекулярного и атомарного кислорода. Атомарный кислород возникает вследствие фото диссоциации O₂ коротковолновой УФ-С радиацией. При поглощении УФ молекула O₃ разрушается с образованием исходных продуктов. Образование и разрушение озона сбалансировано и является эффективной защитой от УФ-излучения. Умеренных дозах УФ-излучение оказывает благотворное действие на растение — усиливает обмен веществ, повышает им мунитет. Однако увеличение УФ-В-радиации вызывает у растения многочисленные прямые и косвенные реакции, включая повреждение ДНК, белков, мембран. Эффекты, вызываемые УФ-излучением, обнаруживаются на всех уровнях организации растений, от молекулярного до организменного.

Какое действие оказывает УФ-излучения на клеточном уровне!

В основе всех нарушений, наблюдаемых на клеточном уровне, лежат механизмы повреждения УФ-излучением биологических молекул. Эти нарушения обусловлены в основном фотохимическими изменениями пириимидиновых оснований в ДНК, а также фотоинактивацией белков. В конечном итоге нарушаются ферментативная, регуляторная, транспортная и другие функции белков вследствие нарушения их структуры.

УФ-излучение вызывает фотоповреждение белков и фосфолипидов: плазматических мембран; окисление липидов мембран по свободнорадикальному механизму с образованием гидропероксидов с последующим и фотохимическим расщеплением и получением стабильных конечных продуктов. Среди ферментов наиболее чувствительной мишенью плазматической мембраны является K⁺-активируемая АТФ-аза, инактивация которой может приводить к изменению проницаемости мембран для ионов. Кроме белков липидов и ДНК в результате поглощения УФ теряют активность витамин В подвергается деструкции фитогормоны (в первую очередь ИУК), антиоксиданты и другие биологически активные вещества.

7. УСТОЙЧИВОСТЬ К БИОТИЧЕСКИМ И ЦЕНОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

7.1. Физиология иммунитета растения

Иммунитет растений — это их невосприимчивость к возбудителям заболеваний или неповреждаемость вредителями при наличии условий, необходимых для поражения растений. Иммунитет растений представляет собой сложную многоступенчатую систему защитных механизмов, существующих независимо, а также проявляющихся или развивающихся после контакта фитопатогенов с растениями. Наука, изучающая взаимодействие растений с патогенами и фитофагами, называется фитоиммунологией.

Взаимодействие растения с биотическими стрессорами можно представить в виде следующей схемы (рис. 6.1).



Рис. 6.1. Модель биотического стресса у растения

Иммунитет является мерой приспособленности растения и реализацией его адаптационной способности в процессе эволюции. В фитоиммунологии различают две основные категории иммунитета растения: врожденный (естественный) и приобретенный (индуцированный).

Врожденный (естественный) иммунитет – это способность растения не поражаться (не повреждаться) биотическим стрессором. Он передается по наследству и слабо зависит от изменений условий среды. Все растения имеют естественный иммунитет к подавляющему большинству вредных организмов.

Приобретенный (индуцированный) иммунитет – это способность растения не повреждаться каким-либо патогеном или фитофагом, которая появляется в результате предварительного контакта с определенными формами возбудителей заболеваний или вредителей. Также может быть стимулирован непатогенными ризобактериями и химическими веществами. Проявляется в местах внедрения патогена или во всем растении, эти проявления носят название локальной и системной приобретенной устойчивости.

В пределах каждой категории выделяют несколько типов и форм иммунитета (рис. 6.2).

Неспецифический иммунитет выражается в полной невосприимчивости растений к фитопатогенам. Он проявляется на уровне различных таксономических единиц: семейств, порядков, родов и видов [65].

Естественный неспецифический иммунитет защищает растение от подавляющего большинства сапрофитных и паразитических организмов. При контакте с растением патоген или фитофаг сначала встречается с проявлениями неспецифического иммунитета, обеспечивающими базовую несовместимость с растением. После достижения базовой совместимости внедрению и колонизации ткани могут препятствовать другие механизмы,

определенные видовыми и сортовыми свойствами растений [35].

Специфический иммунитет проявляется на уровне отдельных форм в пределах вида. В данном случае одни растения не поражаются болезнями и вредителями, другие поражаются в сильной степени [70]. Эта форма иммунитета имеет основное значение в селекции.

Групповой иммунитет проявляют сорта, устойчивые к одной группе патогенов (фитофагов) или к нескольким возбудителям заболеваний или нескольким вредителям.

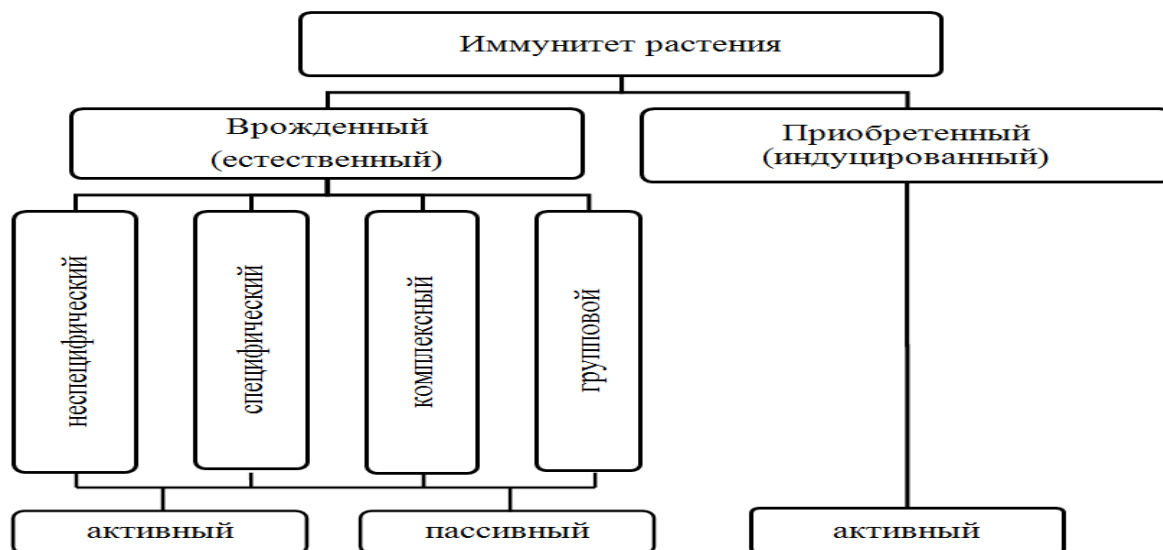


Рис. 6.2. Типы иммунитета растений

Комплексный иммунитет – устойчивость к разным группам патогенов (возбудителям заболеваний и вредителям). Так, например, сорт пшеницы Харьковская 46 устойчив к серой зерновой совке, шведской и гессенской мухам, злаковым тлям, стеблевой и бурой ржавчине [65].

Индукцированный иммунитет складывается только из активных реакций растений. В месте внедрения патогена, а также в других частях растения формируется неспецифическая устойчивость, которая эффективна против возбудителей болезней, вредителей и проявляется в форме групповой или комплексной устойчивости.

Существуют различные механизмы устойчивости растения к вредным объектам. По характеру защитных реакций все механизмы устойчивости растения принято делить на две группы: факторы пассивного и факторы активного иммунитета.

К факторам пассивного иммунитета относят анатомо-морфологические, физиологические и химические особенности. Это плотность кутикулы и эпидермиса, особенности строения устьиц, характер формирования механических тканей и сосудистой системы, форма и строение листьев, цветков, плодов. Такую же роль играют и физиолого-биохимические свойства растений, кислотность клеточного сока, содержание в тканях физиологически активных веществ, свободных сахаров, жирных кислот, присутствие в растении ингибиторов ферментов и т. д. Этот вид иммунитета

существует независимо от наличия или отсутствия патогена.

Активный иммунитет проявляется непосредственно при взаимодействии растений с патогеном, при попытке внедрения, питания и размножения вредных организмов. Защитные свойства направлены на локализацию и обезвреживание инфекции. Активный иммунитет присущ многим растениям по отношению к различным группам возбудителей заболеваний.

Факторами активного иммунитета являются реакции сверхчувствительности, образования в растениях фитоалексинов, антиферментов, антитоксинов и других групп веществ.

По проявлению защитных реакций механизмы устойчивости подразделяют на прединфекционные и постинфекционные.

Прединфекционные механизмы препятствуют проникновению биотического стрессора в растение либо его развитию. Это факторы пассивного иммунитета, присутствующие в растении изначально.

Постинфекционные механизмы индуцируются после контакта с патогеном или фитофагом. Взаимодействуя с растением, стрессор влияет на метаболизм растительной клетки, приводя к биохимическим и физиологическим изменениям внутри растения. Устойчивые формы при этом выделяют физиологически активные вещества, подавляющие активность патогена или фитофага. К постинфекционным механизмам относится и реакция сверхчувствительности. Факторы пассивного иммунитета также могут проявляться уже после внедрения патогена – особенности анатомического строения и химического состава тканей.

Применение пестицидов, интегрированная защита сельскохозяйственных культур широко используются в сельском хозяйстве для получения высоких урожаев. Наряду с ними большое внимание уделяется селекции сортов, устойчивых к болезням и вредителям. Один из способов достижения этой цели состоит в накоплении фундаментальных знаний о защитных механизмах растения-хозяина и тех токсичных приемах, которые использует патоген для преодоления этих барьеров, для практической борьбы с болезнями растений.

7.2. Устойчивость растений к полеганию

проблема устойчивости к полеганию в наибольшей степени актуальна для злаковых культур. В Нечерноземной зоне около 80-90% случаев полегания зерновых отмечается в период между колошением и восковой спелостью в связи с утяжелением верхней части растения. Полегание в фазе ранней восковой спелости уменьшает урожай на 9,9–17,6%, а потери урожая от раннего полегания достигают 29,8–30,9%. При уборке полеглых посевов время уборки 1 га, расход горючего и др. материальные затраты могут быть в несколько раз больше, чем при уборке неполеглых посевов.

Полегание стеблестоя хлебных злаков проявляется в различных формах. В основном различают корневое (наклон вследствие разрыхления придаточных корней – у средневысоких пшениц с прочной соломиной) и стеблевое

(необратимое сгибание стебля в узлах – у гибких длинностебельных пшениц). А.М.Палеев и С.И.Тризно выделяют еще один подтип стеблевого полегания, при котором происходит надлом соломины в третьем или четвертом междоузлии. Этот вид полегания наблюдается в фазе молочной спелости и происходит в результате частичного распада клеточных оболочек стебля и оттока пластических веществ в зерно.

Факторы, определяющие устойчивость растения к полеганию, можно разделить на три группы. К первой группе относят наследственно обусловленные сортовые особенности анатомо-морфологического строения стебля, биохимический состав клеточных оболочек и другие биологические свойства генотипа; ко второй группе – агротехнические факторы; к третьей – агрометеорологические факторы. Устойчивость растений к полеганию может снижаться также под влиянием грибных болезней.

В настоящее время нет единого общепринятого объективного критерия или способа количественной оценки устойчивости растений к полеганию. Это связано с тем, что устойчивость растений к полеганию зависит от очень многих параметров и свойств растения. Разработанные методы оценки устойчивости зерновых культур к полеганию разделяют на две группы: полевые и лабораторные. Лабораторных методов определения устойчивости растений к полеганию предложено очень много, в т.ч. предлагаются средства измерения, хотя ни одно из них не выпускается серийно. Лабораторные методы подразделяются на две группы: морфологические и анатомические.

Комплекс морфологических показателей, характеризующих устойчивость растений к полеганию включает:

- высота растения;
- отношение высоты стебля к его диаметру;
- сопротивление стебля на излом;
- длина второго нижнего междоузлия;
- усилие, необходимое на отрыв корней из почвы;
- сухая и сырая масса стебля и др.

В селекционной практике получила распространение группа анатомических методов определения устойчивости к полеганию. Они трудоемки, но позволяют проследить за формированием структуры стебля, влияющей на его прочность, дают возможность установить причины изменения структуры стебля в сторону повышения его прочности и провести индивидуальную оценку растений. Высокая устойчивость к полеганию определяется хорошим развитием сосудисто-волокнистых пучков и их склеренхимной обкладки, мощной периферической склеренхимой перициклического происхождения, а также наличием одревесневших оболочек у периферийных клеток паренхимы.

На современном этапе производства сложно назвать регион в Беларуси, где бы полегание зерновых культур не являлось серьезным дестабилизирующим фактором получения продукции. Считается, что потери урожая от полегания могут достигать 20%. В то же время при определении ущерба важное значение имеет время полегания посевов или фаза развития

растений. Полегание тем опаснее, чем в более ранней стадии оно проявляется. Если растения полегли, например, в начале налива зерна, то, несмотря на то, что верхняя часть стеблей впоследствии приподнимается, можно ожидать существенный ущерб. Это связано с тем, что затенение нижних и средних листьев, как правило, сопровождается вспышкой эпифитотий пятнистостей листьев. В конечном итоге формируется очень щуплое зерно на уровне 10-30% от возможной массы семян. Полегание в более поздние фазы развития, как правило, менее вредоносно, а в фазе окончания налива зерна может совсем не оказать негативного влияния, в этом случае формирование урожая близко к возможному биологическому. Однако фактически собранный урожай может быть немного меньшим, так как потери при уборке полеглих хлебов значительны.

К агротехническим факторам устойчивости растений к полеганию относят нормы и сроки посева, плодородие почвы и дозы вносимых удобрений, применение ретардантов и т.д. Регулируемость этих факторов широко используется в растениеводстве. Обычно усиливает полегание повышение норм высева, особенно стеблевое, так как в загущенном посеве растения вытягиваются, при этом рост не сопровождается развитием механических тканей, увеличением проводящих пучков. Однако снижение норм высева как средство борьбы с полеганием не может быть рекомендовано, так как оно ведет к снижению урожая.

Укоротить и укрепить стебли зерновых и этим снизить опасность полегания можно и с помощью регуляторов роста. Стабилизация стеблей позволяет повысить эффективность внесения азотных удобрений и в итоге урожайность. Все регуляторы роста, которые сегодня применяют на посевах зерновых, включаются в систему действия гормона роста – гиббереллина. В процессе роста существуют сложные взаимосвязи в активности всех ростовых гормонов, и если гиббереллины (способствуют росту в длину) и цитокинины (стимулируют кущение) влияют друг на друга, то регуляторы роста следует использовать очень аккуратно с учетом сортовых особенностей, почв и погодных условий и степени развития стеблестоя.

Синтетические (экзогенные) регуляторы роста, тормозящие рост стебля называются ретардантами. Под действием ретардантов сокращается число междоузлий, увеличивается их толщина и снижается длина. Применение ретардантов на основе хлормекватхлорида способствует не только торможению роста стебля, но и усилению биосинтеза скелетных образований клеточной стенки соломины, а также стимулированию роста корневой системы. Кроме того, использование ретардантов вызывает усиление кущения зерновых, особенно при высоких дозах препарата. Если это происходит поздно, образуется подгон, снижается масса 1000 зерен и число колосков, регуляторы роста в определенной мере подавляют и рост корней. Урожайность пшеницы, например, при применении ретардантов повышается в зависимости от условий года до 11-13 %.

Среди абиотических факторов, влияющих на полегание, наибольшее значение имеет агроклиматический. Установлено прямое и косвенное

действие агроклиматического фактора. Прямое действие обуславливает полегание из-за избытка осадков, сильного ветра и особенно их совместного действия. Так, масса побегов пшеницы в результате дождей увеличивается на 18,7–33,0 %, т.к. в них накапливается влага. Масса колоса безостых пшениц увеличивается на 25 %, а остистых – на 30 %. Отрицательная роль остей увеличивалась также от ветра. Увеличение массы колоса при сохраняющейся прочности стебля и действии ветра и дождя также может способствовать прогибанию и полеганию растений.

Вследствие косвенного влияния агроклиматического фактора формируется предрасположенность растений к полеганию. При этом изменяется длина соломины, ее толщина, жесткость, упругость, длина междоузлий, число проводящих пучков и другие признаки. Отмечено влияние на признаки устойчивости растений таких агроклиматических показателей, как степень освещенности, количество ФАР, влажность почвы, температура воздуха и почвы. На полегаемость яровой пшеницы влияет гидротермический режим. Очень неблагоприятные условия складываются в годы, когда за период кущение – колошение выпадает более 70 мм осадков. Вероятность полегания в этих условиях превышает 90 %.

7.3. Аллелопатия в агрофитоценозе

В агрономической науке понятие «урожайность» относится к посеву или ценозу, т. е. искусственно сформированному сообществу растительных организмов. В сравнении с единичным растением ценоз представляет собой новый уровень организации живой материи с очень сложной системой взаимодействия между составляющими ее элементами. При формировании ценоза в нем происходят изменения среды, вызванные непосредственным потреблением материально-энергетических ресурсов, изменения микроклимата, а также изменения за счет выщеления продуктов жизнедеятельности растений в виде метаболитов, опада и различных остатков.

Взаимодействия растений при совместном произрастании могут быть оценены как благоприятные («сотрудничество», «взаимопомощь»), индифферентные или неблагоприятные (конкуренция). Агрономическая практика направлена на получение высокой продуктивности посева в основном за счет создания благоприятных условий роста и развития: достаточного минерального питания, водоснабжения, режима обеспечения O_2 и CO_2 , т. е. регулирования абиогенных факторов.

Однако для жизнедеятельности ценоза не менее значима совокупность влияний, оказываемых одними организмами на другие, т. е. влияние биотических факторов. К ним относятся действие болезней, вредителей, а также изменение среды обитания в результате выделения химических веществ всеми участниками сообщества, т. е. так называемые аллелопатические взаимодействия.

Значение аллелопатических взаимодействий в ценозе связано с

количественным и качественным составом выделений живых растений или их отмерших частей, а также микроорганизмов, т. е. с той биохимической обстановкой, которая создается вокруг организмов на протяжении жизни.

Аллелопатией называют прямое или косвенное влияние растений друг на друга (замедление роста, цветения и т. д.) в результате выделения ими в окружающую среду различных органических веществ (антибиотиков, фитонцидов и др.), в отличие от конкуренции, когда происходит полное или частичное изъятие некоторого фактора, необходимого другому растению (вода, минеральные вещества, свет и др.).

Все сказанное относится не только к посевам, посадкам и насаждениям сельскохозяйственных культур, но и в большей степени к естественным фитоценозам.

История науки о взаимодействии растений через выделения различных веществ начинается с работ А. Декандоля (1832). Он предположил, что корневые выделения растений могут причинять вред этому же виду и другим, в частности, выделения сорняков подавляют рост культурных растений. Большой вклад в развитие этой проблемы внесли работы австрийского физиолога Г. Молиша, который в 1937 г. предложил термин «аллелопатия» (от греч. «взаимное страдание»).

Наиболее впечатляет токсичность выделений ореха черного, под кроной которого или вблизи нее не растет ни одна полевая культура, завядают картофель, томат, подавляется рост яблони. Вблизи полыни испытывают угнетение многие виды растений. Истощение почвы при монокультуре пшеницы, овса также связано с аллелопатическим действием веществ, выделяемых в почву из растений.

Развитие работ по аллелопатии полностью подтвердило факт химического взаимодействия растений и позволило установить, что выделяются не только побочные продукты (как у животных), но и продукты нормальной жизнедеятельности, так как автотрофные растения, по-видимому, с избытком возмещают свои энергетические потребности за счет фотосинтеза, а развитие большой листовой поверхности и корней неизбежно влечет потерю в пространство компонентов живой протоплазмы – твердых, жидких и газообразных веществ (экскреторная функция). Нельзя недооценивать и специальную выделительную деятельность растений (секреторная функция).

Способностью к выделительной деятельности обладают все органы растений: корни, листья, стебли, плоды и семена. По оценке А. М. Гродзинского, общее количество корневых выделений составляет до 3–4 т/га за сезон, что равно половине всего органического вещества, накапливаемого растениями за это время в корнях. Степень физиологической активности выделяемых веществ различна. Наиболее активные вещества выделяются из надземной части, особенно листьев, затем стеблей и наименее активные – из корней.

Принцип аллелопатического действия растений, вещества и факторы внешней среды, участвующие в этом процессе, показаны на рисунке 6.4. На рисунке обозначено: донор – растение, о выделении которого идет речь;

акцептор – растение, находящееся под воздействием изучаемых выделений. В случае пары растений каждое из них одновременно является донором и акцептором.

Выделения растений могут быть в виде газа или водного раствора, поэтому для аллелопатии существенное значение имеют два типа веществ – водорастворимые и летучие. К летучим веществам относятся те, которые в биологическом интервале температур способны существовать в виде газа, пара, аэрозолей или пыли.

Рис. 6.4.
аллелопатии
(по Гродзинскому)

Летучие
подразделяют
на фитогенные, т.
е. отчасти
выделения

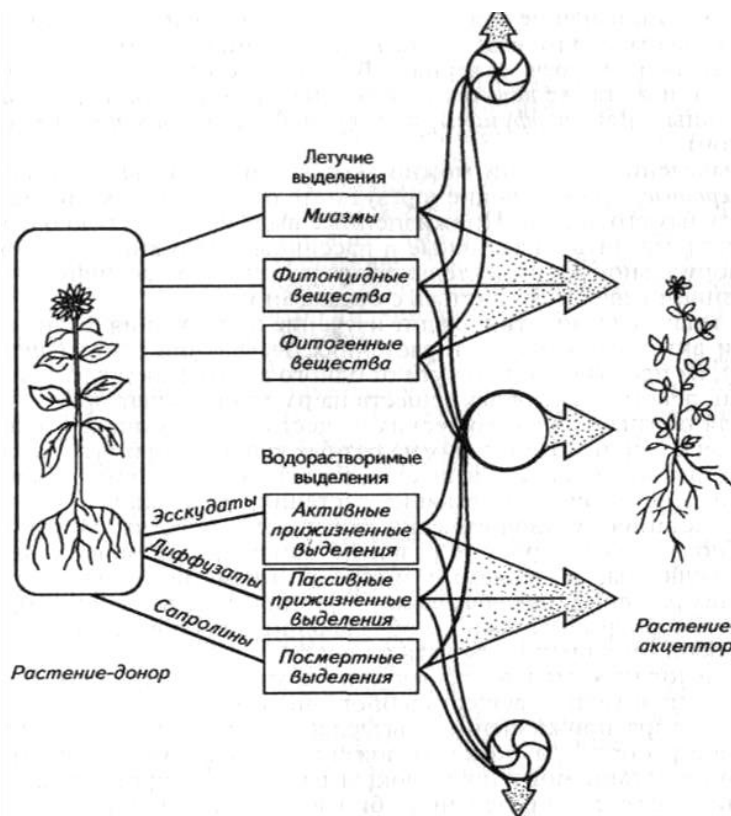


Схема
(по

выделения
на три типа:
е. активные,
пассивные

неповрежденных органов растений; *фитонциды* – выделения поврежденных тканей, возникающие вследствие нарушения целостности мембран веществ и автолиза; *миазмы* – выделения из отмерших гниющих тканей (от греч. скверна). Водорастворимые выделения также делятся на три типа: активные, или *экссудаты*; пассивные, или *диффузаты*; посмертные, или *сапролины* (от греч. гнилой).

Выделения растений можно подразделить на *прижизненные* и *посмертные*, происходящие в результате отмирания организма или отдельных его частей. Прижизненные выделения, в свою очередь, можно разделить на активные и пассивные. Активные обусловлены нормальной жизнедеятельностью растений, а пассивные – вымыванием веществ из листьев с осадками и т. д.

В задачу аллелопатии входит изучение образования физиологически активных веществ в растениях, выделения этих веществ в среду, их превращения по пути от одного партнера к другому и, наконец, действия активных веществ на растение-акцептор.

Для обозначения химических веществ, участвующих в аллело-патических

взаимодействиях на разных уровнях, приняты следующие термины: *колины* – вещества, выделяемые высшими растениями и действующие на высшие растения; *фитонциды* – образуемые растениями биологически активные вещества, убивающие или подавляющие рост и развитие микроорганизмов; *маразмины* – вещества, выделяемые микроорганизмами и вредные для высших растений; *антибиотики* – органические вещества, образуемые микроорганизмами и обладающие способностью убивать микробов (или препятствовать их росту).

Аллелопатию можно охарактеризовать как круговорот физиологически активных веществ в биогеоценозе.

Благодаря прижизненным выделениям веществ из различных органов растений, а также разложению отмерших частей гетеротрофных организмов в почве вокруг растения на протяжении всей жизни создается определенная биохимическая обстановка, своеобразная «аура» из активных веществ, благотворно или отрицательно действующих на него и на другие организмы.

Ранее упоминалось, что вещества могут выделяться различными органами растений, среди которых есть и семена. Во время формирования семян в них откладываются не только запасы питательных веществ для будущего прорастания, но и вещества, тормозящие прорастание, а также антимикробные агенты, в качестве которых выступают одновременно и тормозители роста. По-видимому, тормозители, во-первых, способствуют задержке прорастания в нежелательное с биологической точки зрения время, во-вторых, подавляют рост других растений, обеспечивая себе преимущество, в-третьих, создают благоприятную обстановку, подавляя деятельность микроорганизмов.

Антимикробные вещества присутствуют в семенах или синтезируются во время прорастания. В этом, по-видимому, заключается наиболее важная с экологической точки зрения роль аллелопатии в жизни однолетников и значительной части многолетников, растущих в естественных условиях.

Исследования А. М. Гродзинского показали, что среди 827 видов из 62 семейств наличие веществ-тормозителей отмечено у всех семейств. Наибольшим содержанием отличились представители семейств лютиковых, розоцветных, наименьшим – сосновых, льновых, злаковых, амарантовых и др.

Среди веществ-тормозителей, выделенных из семян, обнаружены ди- и трикарбоновые кислоты, аминокислоты, ненасыщенные ароматические кислоты (кофейная, коричная), альдегиды, ненасыщенные лактоны – кумарин, скополетин и многие другие. Таким образом, речь идет не об индивидуальном веществе, а о комплексном биохимическом явлении.

По данным Э. Раиса, в 512 видах семян из 88 семейств антибактериальные вещества обнаружены у семян и плодов 52 видов, относящихся к 19 семействам. Антимикробным веществом является горчичное масло в семенах капусты, которое ядовито и для грибов. Для микрофлоры токсичны алкалоиды и различные фенольные соединения.

Вещества-тормозители содержатся и в сочных плодах. Так, в плодах

тыквенных они создают условия вынужденного покоя семян до разрушения плода и обеспечивают торможение роста других семян при своем разложении в почве.

Подобный механизм использования тормозителей прорастания, способствующий борьбе за существование, присущ многим другим сочным и сухим плодам. Из семян свеклы экстрагируются такие сильные вещества-тормозители, что на месте скопления семян несколько лет не растет трава. В присутствии соплодий свеклы (в опытах на фильтровальной бумаге) не прорастают семена сорняка куколя, возможно, с этим явлением связано его отсутствие в посевах свеклы.

Среди активных прижизненных выделений из листьев и других прижизненных органов наиболее важны гуттация, экскреция газообразных веществ и выделение твердых продуктов, смываемых затем осадками. К гуттации способны многие виды растений. Наиболее склонны к ней многие сельскохозяйственные культуры из семейств злаковых, гречишных, зонтичных, губоцветных, тыквенных, пасленовых, бобовых и некоторых других. В посевах озимой пшеницы, овса, ячменя от кущения до выхода в трубку гуттация настолько обильна, что ее можно сравнить с дождем. Очень обильна гуттация у риса.

Аллелопатическое значение гуттации можно представить следующим образом. Капли, появляющиеся на листьях, стряхиваются ветром на почву, на расположенные ниже листья, где высыхают или впитываются ими. Таким способом может происходить передача физиологически активных веществ от одного растения к другому и осуществляться химическое взаимодействие. По расчетам А. М. Гродзинского, суточное выделение органических веществ при гуттации может составлять 10–15 кг/га и более.

В гуттационной жидкости содержатся минеральные и органические вещества. Чаще всего встречаются ионы Са и NO₃, а также глутаминовая кислота, обнаруживаются и ферменты. С гуттационной жидкостью могут выделяться вещества, усвоенные корнями; так, у пшеницы выделяются антибиотики, у галофитов – избыток солей. Состав гуттационной жидкости может изменяться от условий среды.

Важное экологическое и аллелопатическое значение имеют кутикулярные экскреты из листьев, появляющиеся на их поверхности и смываемые осадками, и вещества, выщелачивающиеся из живых клеток листа. Особенно легко кутикулярно удаляются из листьев калий, натрий, марганец и другие элементы.

Из органических соединений, которые составляют 40–60 % общего сухого остатка, смытого с листьев, отмечено выделение алкалоидов (табак). Уменьшение содержания Сахаров и фитогормонов в листьях деревьев наблюдается после дождей, что связывают с их вымыванием. У многих видов растений выделение сахаров в больших количествах («медвяная роса») происходит в жаркую погоду. Эта «медвяная роса» содержит глюкозу, фруктозу, декстрины и азотистые вещества и производит сильное аллелопатическое действие. Так, после появления пади наблюдается полное

исчезновение сорняка сныти. Из смывов листьев хризантемы выделяются токсины (по-видимому, фенольные соединения), которые полностью подавляют прорастание семян салата-латука, а также вызывают самоинтоксикацию этой культуры при длительном выращивании на одном месте. Из хризантемы вымываются гиббереллины, которые в зависимости от концентрации стимулируют или подавляют рост и цветение растений.

В состав корневых выделений входят минеральные и органические вещества. Наблюдается это явление как вследствие обычной диффузии, отмирания и слущивания некоторых покровных тканей, так и активного нормального физиологического выделения веществ в среду, которое усиливается при неблагоприятных условиях. В выделениях корней много органических веществ, которые представлены щавелевой, янтарной, пировиноградной, яблочной и другими кислотами цикла Кребса, а также большой набор азотистых соединений (различные аминокислоты, аммиак, аминсахара) и сахаров, особенно у молодых растений.

Особое значение для взаимного влияния высших растений имеет выделение корнями различных биологически активных веществ, в частности ферментов, витаминов, алкалоидов, антибиотиков, ростовых веществ. Наличие ферментов в среде корневого питания растений имеет большое значение для аллелопатии.

То же относится и к гликозидам. Например, установлено, что корни люцерны выделяют в почву в значительном количестве сапонины, которые приводят к изреживанию травостоя самой люцерны и ухудшают рост последующей культуры. В почву выделяются такие тормозители роста, как кумарин.

Физиологическое действие корневых выделений заключается в первую очередь в изменении метаболизма корней акцепторных растений, в ускорении или замедлении поступления воды и питательных веществ. Проникая в растения, физиологически активные вещества, с одной стороны, оказывают многообразное влияние на обмен веществ, который выражается в общем усилении или замедлении ростовых процессов. С другой стороны, корневые выделения оказывают косвенное воздействие на физиологию растений через изменения микрофлоры почвы. Особой токсичностью в биотестах характеризовались корневые выделения костреца безостого, пырея ползучего, гороха, желтого и синего люпина, осота колючего, овса, пшеницы, ржи и ячменя. Корневые выделения кукурузы почти безвредны.

Знание закономерностей химического взаимодействия растений полезно для *борьбы с сорной растительностью*. Сорняки вступают не только в конкурентные отношения с культурными растениями за пищу, воду, свет, но и способны угнетать их за счет выделения ингибиторов роста из корней или надземной части.

Наблюдения за поведением культурных растений в присутствии сорняков относятся к началу XIX в. Швейцарский ботаник А. Декандоль заметил, что бодяк вредит растениям овса, скабиоза неблагоприятна для льна, а райграс пастбищный – для пшеницы.

Урожай льна сильно снижается даже при незначительном засорении полей рыжиком льняным. Оказалось, что листья рыжика выделяют сильные ингибиторы роста, которые попадают при дожде в почву и действуют на близрастущие растения льна. Водные экстракты из подмаренника мягкого даже при очень большом разбавлении подавляют прорастание пшеницы (на 18–100 %) и редиса (на 19–42%). Экстракт в разведении 1:10 и 1:500 замедляет рост подсолнечника на 10–100 %, а также подавляет развитие луковиц и корней лука. Подавление роста и снижение урожая кукурузы щитинником гигантским также обусловлены аллелопатическим взаимодействием.

Но возможно и обратное влияние культурных растений на сорняки, в этом случае *фитотоксины можно рассматривать как естественные гербициды*. Такие культурные растения, как пшеница, овес, горох, гречиха, подавляют рост, снижают биомассу надземной части и поверхности листьев мари белой. Овес, особенно в период цветения, наиболее сильно влияет на эти показатели, при этом установлено, что у мари не снижается поглощение азота, фосфора и калия.

В систему борьбы с сорняками необходимо ввести *«аллелопати-ческую прополку»*, заключающуюся в применении против определенных сорняков их аллелопатических антагонистов. Известно, что рожь способна сократить засоренность полей овсюгом; ее используют и против пырея. Изучение фитоценотической роли крестоцветных в фитоценозах показало, что они характеризуются высоким содержанием серосодержащих веществ, горчичных масел, гликозидов, индольных веществ и других физиологически активных соединений. Крестоцветные оказались благоприятными промежуточными культурами, обеспечивающими санитарную очистку полей севооборота от сорняков (в пожнивных посевах после зерновых засоренность снижается на 90–95 %), вредителей, возбудителей болезней.

Видовой состав сорняков для каждой культуры определяется также аллелопатическим взаимодействием. Основным критерием присутствия и эффективности того или иного аллелопатически действующего вещества обычно служит увеличение (уменьшение) размера и массы тест-объекта, что определяется в конечном счете делением и растяжением клеток. Поэтому один из механизмов действия ингибиторов, выделенных растением, связан с влиянием их на эти процессы. Например, кумарин блокирует митоз в корнях лука и лилии. Колхицин разрушает веретена, стимулирует накопление метафазных ядер, которые не могут перейти в анафазу. Из-за нарушения митоза образуются тетраплоидные ядра и двухъядерные клетки. Аналогично действуют и такие вещества, как парасорбиновая кислота, которая тоже вызывает накопление метафазных ядер. Летучие терпены полностью ингибируют митоз в корнях проростков тыквы, подавляют растяжение клеток как в корнях, так и в гипокотилых. Многие фенольные соединения, выделяемые растениями, являются антагонистами ИУК и ГА.

Имеются данные о том, что многие соединения, выделяемые растениями, влияют на поглощение минеральных веществ другими растениями.

Предполагают, например, что сахарная свекла выделяет в почву токсичное вещество, препятствующее поглощению цинка другими растениями. Отмечено, что после сахарной свеклы кукуруза и фасоль сильно страдали от нехватки цинка, хотя в почве этого элемента было достаточно. Есть сведения о том, что растения, произрастающие в сообществах, оказывают влияние на поглощение фосфора соседними растениями. В частности, фасоль в сообществе с такими сорняками, как щирица или щетинник зеленый, снижала поступление фосфора в эти сорняки. Однако при этом сорняки в меньшей степени снижали поступление фосфора у фасоли, чем сама фасоль. При совместном выращивании кукурузы и гороха в водной культуре поглощается больше N, P и K, чем при раздельном их выращивании. У кукурузы ускорялось поступление элементов минерального питания в надземную часть, а у гороха замедлялось поступление в подземные органы по сравнению с раздельным выращиванием. Предполагается, что корневые выделения влияли на поглощение элементов минерального питания. Выделяемые растениями вещества оказывают влияние и на другие физиологические процессы.

Явления аллелопатии могут иметь существенное значение при разработке систем выращивания растений без применения химических средств борьбы с сорняками, так как фитотоксины культурных растений могут быть естественными гербицидами. В ответ на нападение членистоногих вредителей некоторые растения используют для передачи информации другим растениям ценоза летучие химические соединения, получившие название *фитоферомоны* (метилжасмоновая кислота и другие изопреноиды). Воспринимая этот сигнал, растения отвечают на него экспрессией генов защитного ответа: хитиназ, глюканаз, липоксигеназ, ингибиторов протеиназ и др.

Однако, несмотря на довольно длительное изучение аллелопатии растений, в большинстве случаев выделяемые вещества остаются неидентифицированными, часто трудно отделить их прямое действие от косвенного, мало известно о количестве выделений тех или иных веществ, сложно оценить их выделение во времени.