

Министерство образования Республики Беларусь  
Учреждение образования  
«Гомельский государственный университет  
имени Франциска Скорины»

**О. М. Храмченкова**

**ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ.  
ЭКОЛОГИЯ ВОДНОГО ОБМЕНА**

практическое руководство по теме УСР  
для студентов специальности 1-31 01 01-02  
«Биология (научно-педагогическая деятельность)»

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования  
«Гомельский государственный университет  
имени Франциска Скорины»

**О. М. Храмченкова**

**ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ.  
ЭКОЛОГИЯ ВОДНОГО ОБМЕНА**

Практическое руководство по теме УСР  
для студентов специальности 1-31 01 01-02 «Биология  
(научно-педагогическая деятельность)»

Чернигов  
Издательство «Десна Полиграф»  
2016

УДК 581.14(076):577.12(204)(076)

ББК 28.57я73

X 898

**Рецензенты:**

кандидат сельскохозяйственных наук Т. В. Арастович

кандидат биологических наук О. Л. Федосенко

Рекомендовано к изданию научно-методическим советом  
учреждения образования «Гомельский государственный  
университет имени Франциска Скорины»

**Храмченкова О.М.**

X 898

Физиология растений. Экология водного обмена: практ.  
рук-во по теме УСР / О. М. Храмченкова; М-во образования  
РБ, Гом. гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Чернигов: Десна Поли-  
граф, 2016. – 40 с.

В практическом руководстве представлен учебный материал и перечень контрольных вопросов для выполнения управляемой самостоятельной работы студентов по теме «Экология водного обмена растений» дисциплины «Физиология растений». Рассматриваются вопросы, связанные с составляющими водного баланса растений, особенностями водного обмена растений различных экологических групп – гидрофитов, гигрофитов, мезофитов и ксерофитов, связь водного обмена с другими физиологическими процессами и продуктивностью, теоретическое обоснование возможностей регулирования водного обмена. Для закрепления пройденного материала приведены контрольные вопросы и рекомендуемая основная и дополнительная литература по разделу изучаемой дисциплины.

Предназначено для студентов очной и заочной форм обучения по специальности 1-31 01 01-02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)»

**УДК 581.14(076):577.12(204)(076)**

**ББК 28.57я73**

© Храмченкова О. М., 2016

© УО «Гомельский государственный  
университет им. Ф. Скорины», 2016

## Содержание

Введение .....	4
1 Водный баланс растений.....	6
2 Особенности водообмена у растений разных экологических групп.....	11
3 Связь водного обмена с другими физиологическими процессами и с продуктивностью.....	22
4 Регулирование водного обмена.....	31
Вопросы для самоконтроля.....	36
Литература.....	38

## Введение

Растительные организмы в природных условиях очень часто подвергаются воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды. Способность растений сопротивляться экстремальным условиям произрастания, приспосабливаться к ним и сохранять при этом свой жизненный потенциал – одно из определяющих условий существования растений и зависит от возможности реализовать защитно-приспособительные механизмы, т.е. адаптироваться к разнообразным стрессовым воздействиям.

*Задачи темы УСР «Экология водного обмена»:* выяснить как осуществляется поглощение и выделение воды клеткой, что такое водный обмен растений, каково содержание и распределение воды в клетке, что такое коэффициент завядания, методы его определения. Необходимо иметь представление о градиенте водного потенциала как движущей силе транспорта воды в клетках, тканях и целом растении. Особое значение в повышении продуктивности растений имеет оптимизация водного режима. Следует изучить особенности водообмена у растений различных экологических групп.

При подготовке практического руководства использована информация, приведенная в учебниках и практических руководствах отечественных и российских ученых – В. М. Юрина, А. В. Веретенникова, Вл. В. Кузнецова и Г. А. Дмитриевой, И. П. Ермакова с соавт., Н. Н. Третьякова с соавт., Н. И. Якушкиной и др. [1-12].

Форма отчетности по теме УСР «Экология водного обмена»: ответ на вопросы контрольной работы.

Предназначено для студентов очной и заочной форм обучения специальности «Биология (научно-педагогическая деятельность)»

## 1 Водный баланс растений

Водный режим (водообмен) растений представляет собой совокупность ряда процессов: поглощение воды растением; проведение воды по растению; потеря воды в процессе транспирации (испарения); усвоение воды клетками.

Сравнение прихода воды и ее расхода носит название *водного баланса растения*. Если расход воды превышает ее приход, то в растении возникает водный дефицит.

*Оводненность* тканей растений выражают в процентах на общую сырую или сухую массу, причем первое более предпочтительно.

*Относительное содержание воды* в тканях определяется по формуле:  $(a - b) / a \cdot 100$ , где  $a$  – сырая масса;  $b$  – абсолютно сухая масса.

Расчеты содержания воды на сухую массу в ряде случаев не дают желаемых результатов. Сезонные изменения влажности листьев нередко являются в большей мере следствием увеличения или уменьшения сухой массы, нежели содержания воды. Сухая масса растущего листа, например, быстро увеличивается благодаря постоянному утолщению клеточных стенок. Колебания сухой массы наблюдаются при различной интенсивности фотосинтеза, дыхания, оттока продуктов фотосинтеза и т.д.

Выражают оводненность и через *водный дефицит* – отношение недостатка насыщения клеток водой к количеству воды при полном насыщении. Водный дефицит рассчитывают по формуле:

$$d = (c - a) / (c - b) \cdot 100, \text{ где}$$

$d$  – водный дефицит, %;  $a$  – сырая масса;  $b$  – абсолютно сухая масса;  $c$  – масса ткани при полном насыщении водой.

В умеренно влажные и не слишком жаркие дни транспирация хорошо согласована с поступлением воды, оводненность тканей довольно постоянна, т.е. складывается благоприятный водный баланс растения. В жаркие летние дни усиление транспирации нарушает это относительное равновесие, что вызывает *водный дефицит*, достигающий даже при достаточной влажности почвы 5–10 %, а при недостатке влаги в почве – 25 %, что указывает на отрицательный характер водного баланса. Это объясняется тем, что корни не успевают покрывать расход воды на транспирацию, интенсивность которой, особенно в полуденные часы, сильно возрастает. Полуденный водный дефицит представляет собой нормальное явление и не причиняет рас-

тению особого вреда. Его значительному увеличению препятствует способность растений снижать транспирацию под влиянием потери воды за счет возрастания водоудерживающей способности тканей и закрывания устьичных щелей.

Однако регулирование транспирации не беспредельно. В жестких условиях жаркого летнего дня при недостатке воды в почве происходит значительное нарушение водного баланса, которое проявляется в потере тургора растением – *завядании*. Завядание еще не указывает на утрату растением жизнеспособности. При обеспечении растений водой тургор восстанавливается, и их нормальная жизнедеятельность возобновляется. Но завядание не проходит для растения бесследно: чем оно было глубже и длительнее, тем серьезнее его последствия.

Различают два типа завядания растений: *временное* и *длительное*. Первое наблюдается обычно в полуденные часы. При этом сильнее всего расходующие воду органы, а именно листья теряют тургор, и вянут, остальные части растения, сохраняют тургесцентность. При ослаблении транспирации к вечеру водный дефицит снижается, а в ночные часы за счет активной деятельности корневой системы водный баланс полностью восстанавливается. Большого вреда временное завядание не причиняет, хотя возможно снижение урожая, так как наблюдаются депрессия фотосинтеза и приостановка ростовых процессов.

Длительное завядание наступает, когда в почве почти не остается доступной для растения влаги. В этих условиях водный баланс растения за ночь не восстанавливается. Такой не покрываемый к утру водный дефицит получил название *остаточного дефицита*. Завядающие листья оттягивают воду из других частей растения: молодых растущих верхушек, корней, плодов. Происходит отмирание корневых волосков, поглотительная деятельность корней значительно снижается. Поэтому, даже после полива водный баланс растения восстанавливается лишь через несколько дней. Последствия такого завядания могут быть необратимыми и губительными.

Поддержание достаточной оводненности тканей – основная задача растений в условиях засухи – может быть решена двумя путями – сокращением потерь воды и увеличением ее поступления из почвы с помощью корневой системы.

Сокращение потерь воды достигается несколькими механизмами, реализуемыми на органном и организменном уровнях. Одним из та-

ких механизмов является торможение дальнейшего увеличения листовой поверхности. Существует прямая связь между размером транспирирующей поверхности и интенсивностью обезвоживания: чем больше общая площадь листьев, тем быстрее растение теряет воду. Поэтому одной из самых быстрых адаптивных реакций растения на водный дефицит является остановка дальнейшего увеличения испаряющей поверхности путем ингибирования роста клеток. Рост клеток листа в основном осуществляется за счет растяжения, а растяжение зависит от величины тургорного давления. При наступлении засухи в растении развивается водный дефицит, это приводит к падению тургорного давления, следствием чего является сильное торможение растяжения листьев. Этот механизм весьма эффективно сокращает потери растением воды в условиях засухи, однако он «работает» лишь в формирующихся листьях. При засухе наблюдается ингибирование не только размера индивидуальных листьев и их числа, но и роста стебля и боковых побегов.

Таким образом, быстрое ингибирование растяжения, а затем и деления клеток является адаптивной реакцией, направленной на сокращение потерь воды растением в условиях засухи.

Второй механизм сокращения потерь воды – это уменьшение площади уже существующей у растения листовой поверхности. В основе этого явления лежит индуцированное водным дефицитом частичное или полное сбрасывание листьев. Ключевая роль в ускоренном старении и опадании листьев принадлежит двум гормонам – ауксину и этилену. Данный механизм сокращения потерь воды реализуется лишь в условиях длительной засухи. Более быстрое и менее вредное для растения сокращение транспирирующей поверхности связано со способностью листьев некоторых растений свертываться в трубку, причем сильнее испаряющая сторона листа оказывается внутри этой трубки.

Следующим важным адаптивным механизмом выживания растений при водном дефиците является стимуляция роста корневой системы, направленная на усиление поступления воды (ее водопоглотительной функции). Корни, в отличие от надземных органов, дольше продолжают расти при водном дефиците, и в процессе своего роста двигаются в более глубокие и влажные слои почвы (гидротропизм). Этот рост стимулирует АБК, синтезируемая в клетках корня в условиях засухи средней интенсивности. Так как при водном дефиците

рост надземных органов подавлен, то образующиеся в процессе фотосинтеза ассимиляты, направляемые ранее на рост листьев и стебля, используются для роста корневой системы, что приводит к увеличению поглотительной способности корня.

Более тонким механизмом поддержания водного статуса растения по сравнению с сокращением транспирирующей поверхности является уменьшение потерь воды за счет закрытия устьиц.

Потеря воды через устьица – вынужденное явление в жизни растения, поскольку через устьица не только испаряются водяные пары, но и поступает углекислый газ и кислород. Поэтому каждый «глоток» воздуха растением сопровождается потерей воды. Причина данного явления заключается в том, что концентрация водяных паров в живых клетках намного выше, чем в атмосфере. В этих условиях вода уходит из растения чисто физически, по градиенту водного потенциала через открытые устьица. Открытие и закрытие устьиц определяется водным статусом замыкающих клеток.

Аккумуляция низкомолекулярных соединений – следующий мощный защитный механизм, позволяющий поддерживать водный статус клеток при засухе.

В условиях нормального увлажнения почвы водный потенциал клеток корня ниже водного потенциала почвенного раствора, что и позволяет воде поступать в корни. При засухе ситуация принципиально меняется: водный потенциал почвенного раствора становится ниже водного потенциала клеток корня. В этих условиях вода не только не поступает в растение через корень, а, напротив, может уходить в почву, вызывая дополнительное обезвоживание тканей. Чтобы выжить, растению необходимо понизить свой водный потенциал настолько, чтобы он стал меньше водного потенциала почвенного раствора. Это достигается за счет аккумуляции в клетках неорганических ионов или низкомолекулярных органических соединений, называемых совместимыми осмолитами. К ним относятся аминокислоты (пролин, аланин и др.), четвертичные ионы (бетаин, глицин-бетаин), сахароспирты (пинит) и углеводы. Количество совместимых осмолитов является результатом активизации их биосинтеза, торможения распада или дегградации макромолекул. Накоплению совместимых осмолитов способствуют активизация гидролитических ферментов, а также замедление оттока ассимилятов из листьев. Совместимые осмолиты не только понижают водный потенциал клеток, восстанавли-

вая тем самым водоснабжение, но и защищают ферменты от инактивации, обеспечивают целостность структурных белков, сохраняют функциональную активность клеточных мембран. Кроме того, сахароза образует комплексы с ИУК, в результате гормон теряет свою активность, что является одной из причин торможения роста. Таким образом, торможение роста способствует повышению устойчивости.

В клетках в результате дыхания, а также гидролиза крахмала увеличивается концентрация осмотически активных веществ (осмолитов), например сахаров, что вызывает уменьшение водного потенциала листьев и, следовательно, лучшее поступление воды из почвы в корни.

Повышение эффективности использования растением воды – еще один механизм выживания в условиях жесткого водного дефицита. Это достигается за счет происходящего у некоторых растений в условиях стресса переключения  $C_3$ -типа фотосинтеза на САМ-тип. Этот переход сопровождается индукцией синтеза целого ряда ферментов данного метаболического пути, ключевым из которых является ФЕП-карбоксилаза. Полное формирование САМ-типа фотосинтеза, включая изменение суточной динамики работы устьиц, наступает не ранее, чем через 12-14 дней от начала действия стрессора. Этот тип адаптации позволяет использовать воду в 6-11 раз экономнее по сравнению с ее использованием у  $C_3$ -растений.

В начале засухи благодаря временно увеличившейся интенсивности дыхания образуется метаболическая вода. Метаболическая вода используется для сокращения водного дефицита. Количество воды, необходимое для поддержания гомеостаза, называют гомеостатической водой. У ксерофитов количество гомеостатической воды достигает 25-27 %, у мезофитов – 45-60 %, у гигрофитов – 65-70 % от сырой массы. Растения, теряющие большее количество воды, погибают. Образование метаболической воды – это один из процессов приспособления мезофитов к засухе.

*Молекулярные механизмы адаптации.* В растениях существует огромное число регулируемых водным дефицитом генов, кодирующих различные белки: регуляторные (например, транс-факторы), защитные (шапероны), ферменты, обеспечивающие протекание клеточного метаболизма при стрессе, включая гидролазы, ответственные за деградацию поврежденных макромолекул. Интенсивность экспрессии

генов водного дефицита может зависеть от специфики тканей и органов, а также от стадии онтогенеза и характера стрессора.

В ответ на водный дефицит активируются гены, кодирующие ферменты синтеза осмолитов. Это приводит к аккумуляции в клетках пролина, бетаина, сахаров, сахароспиртов и других органических соединений, понижающих водный потенциал и оказывающих мощное защитное влияние на клеточный метаболизм.

Большое значение для поддержания водного статуса при стрессе имеет индукция синтеза аквапоринов, регулирующих перенос молекул воды через мембраны.

Растения отвечают на водный дефицит также индукцией генов, кодирующих синтез компонентов убиквитинового системы, протеаз и их ингибиторов, удаляющих из клеток поврежденные макромолекулы или неправильно собранные олигомерные белки.

В восприятии и передаче сигнала водного дефицита на промоторы стрессорных генов участвуют осмосенсорные молекулы (рецепторы, воспринимающие изменение концентрации веществ в клетках из-за ее дегидратации) и вторичные мессенджеры: ионы кальция,  $Ca^{+2}$ -зависимая протеинкиназа, регуляторные транс-факторы и другие компоненты.

Сигналы, осуществляющие передачу информации об изменении водного потенциала почвенного раствора при засухе, передаются из корней в листья посредством гидравлического сигнала и с помощью гормонов. Гидравлический сигнал – это изменение гидростатического давления в сосудах ксилемы. Он очень быстро передается из подземных органов в надземные. Передача сигнала с помощью АБК происходит медленнее.

Между началом действия водного дефицита и выживанием организма происходит длинная цепь приспособительных реакций, направленных на повышение устойчивости и ликвидацию последствий, вызванных этими повреждающими факторами.

Увеличение количества сахаров, метаболической воды, закрытие устьиц, понижение водного потенциала клеток может привести к ликвидации водного дефицита, что часто происходит в ранние утренние часы. В результате утром восстанавливается высокая интенсивность фотосинтеза, транспирации и других процессов. Неравномерность дневного хода фотосинтеза и транспирации, связанная суммарным и тепловым стрессами, создает внутренние условия для торможения

роста и создания ксероморфной структуры, т. е. для повышения устойчивости и, следовательно, выживаемости.

Факторы внешней среды, способные в конечном итоге привести к необратимым изменениям и даже к смерти, в начале своего действия нередко вызывают активацию того или иного процесса. Так, внезапное обезвоживание листьев всегда сопровождается непродолжительной активацией дыхания и фотосинтеза.

Все указанные процессы не только защищают растение от развивающейся засухи, но и подготавливают условия и субстраты для последующего восстановления всех функций после начала дождей. Например, увеличение концентрации аминокислот и амидов (аспарагина, глутамина) в клетке в результате распада белков – это предпосылка для синтеза в благоприятных условиях новых белков.

Итак, происходящие во время засухи в ходе онтогенеза процессы повышают устойчивость растения, и создают предпосылки и условия для репарационных процессов.

## **2 Особенности водообмена у растений разных экологических групп**

*Водный режим местообитаний.* Для наземных растений основной источник воды – атмосферные осадки. Количество их зависит от общеклиматических условий, распределение – от рельефа, а конкретные условия увлажнения – еще и от почвы. Форма атмосферных осадков может быть разная (дождь, снег, роса и т.д.). Важен также характер распределения их по сезонам. Некоторое количество влаги в почве возникает и при непосредственной конденсации паров воды из воздуха. Конденсационная влага – одно из важных условий существования растений в песчаных пустынях. Значительную роль в водоснабжении растений играют также грунтовые воды: корни многих видов растений достигают зеркала грунтовых вод.

Очень важна для жизни растений относительная влажность воздуха (процентное отношение реального давления водяного пара к давлению насыщенного пара при той же температуре). Растения страдают от недостатка атмосферной влаги при низких показателях относительной влажности воздуха. При длительной засухе и суховеях возникает резкий воздушный дефицит влаги, вызывающий повреж-

дение в первую очередь листьев культурных растений (так называемый *запал*).

Снег и град – это вода в твердой фазе, прямо физиологически недоступная для растений, но оказывающая большое косвенное воздействие на них. Снег особенно воздействует на водный режим территорий в весенний период. Снеготаяние определяет поемность рек, что влияет на состав, рост и развитие луговых растений. Тающий снег пополняет водные запасы почвы. Леса и болота задерживают до 85 % зимних осадков, и медленно их расходуют в течение вегетационного периода, нивелируя недостаток и неравномерность поступления осадков летом. При инфильтрации снеговой воды в почву пополняется уровень грунтовых вод. Изморозь и иней также способствуют накоплению воды в почве, так как при их таянии часть влаги попадает в почву.

Роса, туман, изморозь и иней, в отличие от дождя и снега, относятся к не измеряемым атмосферным осадкам. Они появляются в результате конденсации водяных паров, и тоже могут играть большую роль в жизни растений. Выпадение осадков в виде росы может достигать 10-20 % от годовой суммы осадков. В безводных пустынях за счет этого существуют лишайники, поддерживается водный режим листьев ряда видов. Во влажных тропических лесах это явление важно для существования многочисленных эпифитов. В ряде горных систем в «туманных лесах» роса служит источником увлажнения листьев и почвы. В районах, характеризующихся неустойчивыми климатическими характеристиками, она сглаживает неравномерность выпадения дождей, и уменьшает опасность высыхания растений за счет восприятия влаги листьями. Так, после жаркого сухого дня прохладная ночь с росой спасает растения от обезвоживания, в утренние часы препятствует быстрому нагреву, и задерживает начало интенсивной транспирации, увеличивая общее содержание воды и надземной части растений. Вместе с тем, систематические обильные росы способствуют заражению растений патогенными грибами.

Величины осадков в разных ботанико-географических зонах и в разных орографических условиях значительно отличаются. В отдельных местах тропической зоны эти показатели достигают рекордных значений: в прибрежной полосе на западном побережье Северной Гвинеи выпадает около 5000 мм осадков («Гвинейский климат»), а у подножия гор – до 10 000 мм. Каждый миллиметр осадков имеет ог-

ромное значение: 1 мм осадков означает, что 1 м<sup>2</sup> площади получает 1 л воды, т.е. на 1 га приходится 10 т воды

Для характеристики водного режима местности указание только количества осадков не достаточно. На каждой территории связь водного и теплового режимов выражается с помощью коэффициента увлажнения, получающегося от деления среднегодовой суммы осадков на величину испаряемости с открытой водной поверхностью в данных условиях. Территории, где коэффициент увлажнения больше 1, получили название гумидных, а области с коэффициентом увлажнения менее 1 называются аридными.

Неравномерное поступление воды создает для растений ряд проблем. Так, обильное разовое выпадение осадков может вызвать повреждения растений. Последствиями полегания травостоя после сильного ливня могут быть снижение урожая, создание условий для развития грибных заболеваний и т. п. Неравномерность поступления атмосферных осадков бывает сезонной. Для атмосферных осадков характерно и неравномерное распределение их по поверхности. Так, огромную роль в перераспределении атмосферной влаги играет рельеф, что особенно важно в районах с дефицитом влаги.

Вода почвы – основной источник влаги для растений, зависящей от общеклиматических условий (поступление атмосферных осадков, конденсация паров воды воздуха) и от капиллярной связи с грунтовыми водами.

Атмосферные осадки богаты кислородом, но бедны минеральными солями, а грунтовые воды минерализованы, но обеднены кислородом. Для растений важно, что значительная часть их водоснабжения связана с грунтовыми водами. Они образуются как за счет атмосферных осадков, так и за счет глубинных подземных вод. Грунтовые воды обеспечивают резерв почвенной влаги, устраняющий перебои в поступлении воды. На почвах с небольшим резервом влаги случаются резкие колебания водоснабжения. Так, в таежной зоне на почвах, сформировавшихся на однородных кварцевых песках, лесообразователем может быть только неприхотливая сосна обыкновенная. Для растений важна и капиллярная влага, удерживаемая в порах почвы: при интенсивном потреблении воды растением она перемещается, пополняя запас почвенной влаги.

Водный режим почвы – это совокупность всех поступлений, перемещений, удержания и расхода влаги за определенный период.

Расход почвенной воды включает испарение, потребление воды растениями (десукция) и сток (поверхностный, внутрпочвенный, грунтовый). Влажность почвы – динамичная величина. Количество воды в почве меняется в течение суток, по сезонам и по годам. Постоянно меняются и формы воды в почве. Твердая фаза почвы составляет 40-70 % ее объема, а оставшееся пространство может быть заполнено жидкостью и газами. Вода в почве может находиться во всех агрегатных состояниях. Кроме того, в почве выделяют следующие формы воды: химически связанную, парообразную, сорбционно-связанную (гигроскопическую и пленочную), свободную воду (капиллярную и гравитационную). Основная форма почвенной влаги, используемая растениями, капиллярная. Химически связанная, парообразная и сорбционно-связанная вода для растений не доступна.

Количество воды, удерживаемое почвой, называется *влагоемкостью*. Полная влагоемкость – это наибольшее количество воды, которое может быть в почве при заполнении всего свободного почвенного пространства. Полевая влагоемкость – это максимально возможный запас влаги, который удерживает почва после оттока гравитационной воды и значительного уменьшения скорости ее нисходящего движения (т.е. количество воды, удерживаемое почвой против силы тяжести). У разных почв показатели полевой влагоемкости различаются: от 10 % в легких почвах до 30 % – в тяжелых.

Резкий почвенный дефицит влаги опасен для растений (особенно культивируемых, сохраняющих мезофитную структуру). Он получил название «*захвата*»: после сравнительно влажных весны и начала лета, когда растения развили большую листовую поверхность, резкая засуха вызывает дефицит водоснабжения, завядание и глубокие нарушения осмотических свойств клеток и обмена веществ. После восстановления гидратуры у «захваченных» растений ферментативное равновесие полностью не восстанавливается, что отрицательно сказывается на ростовых процессах и урожае.

В растительных сообществах создается особый фитоклимат. Так, в лесных фитоценозах существенно перераспределяются атмосферные осадки. Летом они часто не доходят до поверхности почвы, так как значительная их часть задерживается кронами (до 75 %) и затем испаряется. Чем гуще лес, тем больше атмосферной влаги расходуется на смачивание растений. Очень гигроскопична лесная подстилка, впитывающая большое количество талой воды. Около 85 % зимних

осадков, задержанных лесом, попадает на почву, и просачивается, пополняя грунтовые воды. Лес выделяет большое количество паров воды в результате транспирации, при этом повышается влажность лесного воздуха, и понижается температура. При пересыщении воздуха влагой пар конденсируется на ветвях. Повышенная влажность обуславливает существование лесных трав-гигрофитов.

Лесные массивы влияют на климат обширных территорий. Благодаря перераспределению влаги внутри лесной зоны облесенные районы всегда относительно более богаты осадками. Конвекционные токи выносят из леса холодный и влажный воздух. Поэтому над лесами выпадает больше осадков, чем над безлесными территориями.

Способствуя медленному таянию снега, лес сильно уменьшает наземный сток, препятствуя эрозии почв. При сведении его на обширных площадях происходит бурное снеготаяние и, как следствие, сильные и краткие разливы рек с ранним наступлением межени (низкого стояния воды в реках). При уничтожении естественного растительного покрова и усилении поверхностного стока возникают проблемы, связанные с эрозией почв. Почвенная эрозия способствует образованию оврагов, размыву речных берегов, усилению выноса песка и ила в дельты, расширению и обмелению русел. Сведение леса в горах приводит не только к увеличению поверхностного стока, но и к изменению климата долин, пересыханию горных источников, повышению лавиноопасности.

В луговых травостоях тоже формируется свой микроклимат. Для одних лугов единственный источник увлажнения – атмосферные осадки, для других – еще грунтовые и (или) полые воды. Чем больше сомкнут травостой и чем больше его масса, тем больше он может задержать атмосферных осадков и тем больше влажность внутри него и над ним. Это создает благоприятные условия для паразитических грибов, а также для филлосферных азотфиксирующих бактерий.

Особый гидрологический режим формируется на болотах. Большой гигроскопичностью отличаются сфагновые мхи. При накоплении торфяных толщ, для которых обычна высокая влажность и недостаток кислорода, формируются внутриболотные водотоки и особый гидрологический горизонт болотных вод, обуславливающий увлажнение не только самого болота, но и обширных прилегающих территорий. Мелкие болота способствуют формированию влажного и прохладного микроклимата, обширные – влияют на климат регионов.

Уничтожение болот на больших территориях ведет к усилению континентальности климата, понижению уровня грунтовых вод и влажности воздуха, изменению паводкового режима рек и газового состава атмосферы на прилегающих пространствах.

Соотношения между добыванием и расходом воды могут складываться самым различным образом. Это зависит от большого числа факторов и в их числе от внутренних свойств растений, их приспособленности к различным экологическим условиям. По этому признаку можно разделить растения на несколько основных групп.

*Гидрофиты* – растения водных местообитаний. Гидрофиты в широком смысле – это и водоросли и высшие растения, для которых водная среда вновь освоена в процессе приспособительной эволюции. Однако по традиции в группу гидрофитов объединяют *макрофиты*, т.е. высшие водные растения. В морях макрофитов мало, а их пресноводная флора очень разнообразна.

Для гидрофитов, испытывающих затруднения с газообменом, характерны листья с увеличенной поверхностью, часто сильно рассеченные. Нитевидные доли характерны для листьев роголистника, урути, пузырчатки, водных лютиков и др. Это так называемые «листья-жабры», приспособленные к газообмену в воде.

Тесьмовидная форма листьев некоторых водных растений увеличивает их поверхность и предохраняет от повреждения текучей водой. Некоторые гидрофиты имеют широкие, но очень тонкие листовые пластинки (рдесты, валлиснерия и др.). Предельно тонки листья у элодеи – всего два слоя клеток.

Для листьев и стеблей гидрофитов характерно слабое развитие механических тканей. Центральное расположение их в стеблях гидрофитов обеспечивает эластичность и прочность

Во всех органах гидрофитов развита система межклетных полостей. Межклетники обеспечивают снабжение кислородом клеток погруженных в воду органов. Кроме того, от большого количества полостей зависит плавучесть стеблей и листьев.

Для многих гидрофитов характерно слабое развитие корневой системы, что связано с их способностью всасывать воду всей поверхностью вегетативных органов. Основная роль корней – закрепление растений в грунте (заякоривание), а насыщение корнями растворов идет слабо. Например, элодея может развивать корни, но может обходиться и без них. Развитые корневища некоторых гидрофитов

(кувшинки, кубышки, рдестов и др.) играют роль запасующих органов, и обеспечивают вегетативное размножение.

Недостаток в водоемах минеральных веществ и света, затрудняющий фотосинтез, способствуют возникновению хищных растений, питающихся мелкими водными организмами (пузырчатка, альдрованда).

Гидрофиты могут накапливать в своем теле разные минеральные вещества, концентрация которых в десятки, сотни и даже тысячи раз больше, чем в окружающей пресной воде (например, элодея накапливает в клетках углекислый кальций).

*Гигрофиты* – растения влажных местообитаний. У гигрофитов слабо развита корневая система, крупные листовые пластинки, постоянно открытые немногочисленные устьица, тонкая кутикула, механические ткани развиты слабо. Преобладает не устьичная, а кутикулярная транспирация. Клетки крупные, с тонкими оболочками, их осмотический потенциал не высок,

Среди гигрофитов различают:

1) *типичные*, или так называемые *тенивые, гигрофиты*, обитающие в сырых теплых и тенистых тропических лесах. В умеренно холодном климате тенивые гигрофиты развиваются под пологом лесов, где сохраняется постоянная в течение вегетационного сезона повышенная влажность приземного слоя воздуха. У этих растений тонкие листья, слабая способность к регуляции транспирации, они быстро вянут в сухом воздухе: кислица, недотрога, адокса, медуница и др.;

2) *светлюбивые гигрофиты* включают:

- *гигрофиты тропической зоны*, растущие на почвах, насыщенных или залитых водой, в условиях с высокой влажностью приземного слоя воздуха, подвергающегося эпизодическому высыханию, что сказывается на особенностях строения листьев. Светлюбивыми гигрофитами являются болотные растения: рис, папирус, образующий на болотах тропической Африки густые заросли, которые испаряют огромные количества воды, понижая уровень воды в Ниле.

- *гигрофиты умеренно холодного климата* располагаются на открытых пространствах с увлажненными почвами и влажным воздухом. Корни и стебли снабжены аэренхимой, слабо развиты механическая ткань, эпидермис и кутикула, корни мало ветвящиеся: калужница болотная, сердечники, подмаренник болотный и др.;

3) *гелофиты* – обитатели низинных эвтрофных болот, в которых увлажнение создается выходящими на поверхность грунтовыми водами, богатыми минеральными веществами. Это многолетние травы с очень хорошо развитой системой межклетников и воздушных полостей. Нормальный газообмен в листьях у них компенсирует недостаток кислорода в корнях; выделяющийся в результате фотосинтеза кислород распределяется по межклетникам вплоть до кончиков корней: белокрыльник, вех ядовитый, омежник, вахта трехлистная и др. Некоторые виды гелофитов образуют высокие кочки (сплетения корней и укороченных корневищ: осока дернистая, осока омская и др.);

4) *ацидогигрофиты* – растения верховых (олиготрофных) болот. Как и у всех болотных растений, их среда обитания характеризуется застойным увлажнением. Кроме того, что растения страдают от недостатка кислорода, они испытывают постоянный голод, так как болотные воды здесь отличаются крайней бедностью минеральными солями, а также повышенной кислотностью (рН 3,5) из-за выделений сфагновых мхов. Для верховых болот типичны кустарнички из семейств вересковых и брусничных – багульник, болотный мирт, подбел, клюква – вечнозеленые, низкорослые, мелкоклеточные со своеобразной структурой листьев. Недостаток кислорода в нижней обводненной части растений компенсируется газообменом в листьях и развитой системой межклетников. Листья болотных кустарничков имеют утолщенные наружные стенки верхнего эпидермиса, сильно развитую кутикулу. Для листьев багульника характерно сильно развитое войлочное опушение на нижней стороне, погруженные устьица. У багульника и болотного мирта отмечена повышенная концентрация антоцианов в клеточном соке верхнего эпидермиса, защищающая мезофилл от избытка света. Нижняя сторона листьев подбела, обращенная к свету, покрыта восковым налетом, и имеет белую окраску, отражающую свет.

К ацидогигрофитам относятся и другие растения верховых болот: пушица влагалищная, осока топяная, а также сфагновые мхи, зеленые водоросли и цианобактерии. Сфагнумы поддерживают высокий уровень увлажнения, как свой собственный, так и всего местообитания, благодаря наличию своеобразных гиалиновых клеток в их листьях и ретортовидных клеток в коре стеблей. Засасывая воду через поры этих клеток, сфагновые мхи в состоянии поглотить и удерживать воды примерно в 20 раз больше собственной массы в воздушно-сухом

состоянии. Произрастание плотными коврами позволяет им свести испарение воды до минимума.

*Мезофиты* – растения, обитающие в условиях умеренного увлажнения, к которым относится большинство видов лиственных древесных пород, луговых и лесных трав, сорняков, культурных растений.

Для обеспечения оптимальной гидратуры растениям в разнообразных наземных местообитаниях необходимы определенные тепловые условия, достаточное минеральное питание и аэрация. Мезофиты обычно являются одновременно мезотермофитами, мезотрофами и мезоаэрофитами. Такие растения характеризуются интенсивным обменом веществ, большой скоростью роста и продуктивностью, крупными размерами листьев и всего растения.

Растения этой экологической группы распространены в разных климатических условиях. В связи с этим выделяют пять экологических типов:

1) *Вечнозеленые мезофиты влажных тропических лесов* – главным образом деревья и кустарники. Они обеспечены влагой, элементами минерального питания и теплом круглый год, что позволяет осуществлять постоянный рост растений. У них крупные листья мезоморфного строения. В теплом сыром воздухе влажного тропического леса, в постоянной глубокой тени обычна интенсивная гуттация.

2) *Зимнезеленые деревянистые мезофиты*. Распространены в континентальных частях тропической и субтропической зоны, где выражена смена времен года: за теплой влажной зимой следует засушливое лето. Деревья и кустарники теряют листву на период летней засухи.

3) *Летнезеленые деревянистые мезофиты* – деревья и кустарники с листвой, опадающей на холодный период года. Это растения умеренных зон.

4) *Летнезеленые многолетние травянистые мезофиты* – обитатели лугов.

5) *Эфемеры и эфемероиды* сохраняют мезоморфную структуру органов в крайне засушливых местообитаниях пустынь и степей. Однако их стратегия ухода от засухи (краткий период вегетации и переживание длительного неблагоприятного периода в покоящемся состоянии) дает основание отнести их к экологической группе ксерофитов.

*Ксерофиты* – растения, приспособившиеся к жизни в засушливых местообитаниях, среди которых выделяют:

- *избегающие засухи* – пустынные и степные эфемеры и эфемероиды – растения с коротким, обычно весенним периодом развития; безводный период они переживают в виде семян (эфемеры) или подземных органов (корневища, клубни, луковицы у эфемероидов).

- *уклоняющиеся* – растения, корни которых достигают глубоко (20-30 м) лежащих грунтовых вод (*фрегатифиты*), или развивающие мощную поверхностную корневую систему, способную поглощать после дождя за короткое время значительные количества воды.

- *выдерживающие засуху* – настоящие ксерофиты (ксерофиты в узком смысле слова).

Приспособления растений первых двух групп дают им возможность сохранить мезофитную организацию в засушливых местообитаниях. Таков эфемер туркменских пустынь – мак павлиний, среднеазиатские эфемероиды – развивающая мощные подземные клубни ферула (*Ferula*), тюльпаны. Из *фрегатифитов* хорошо известна верблюжья колючка, корни которой проникают на глубину более 15 м.

Ксерофиты в узком смысле слова имеют разные приспособления, позволяющие им переносить длительное отсутствие влаги. Группа настоящих ксерофитов по характеру адаптации к засухе и анатомо-морфологическому строению делится на две подгруппы: *суккуленты* и *склерофиты*.

*Суккуленты* – обитатели аридных областей, где периодически бывает влажный период. Это многолетние сочные мясистые растения с сильно развитой водозапасающей паренхимой. Коллоиды их протоплазмы отличаются высокой водоудерживающей способностью, расход воды у них экономный, рост очень медленный. Корневая система суккулентов поверхностна, способна быстро перехватывать выпадающие осадки и росу. В засушливый период боковые корни отмирают, но способны быстро отрастать при увлажнении. Листья и стебли покрыты толстой кутикулой, количество устьиц небольшое. Если запас воды концентрируется в листьях – это *листовые суккуленты*. К ним относятся многочисленные виды рода *Agava*, *Aloe*, листовые суккуленты семейства толстянковых (несколько видов рода очиток, молодило, каланхоэ). Характерный для суккулентов САМ-путь фотосинтеза, при котором днем устьица закрыты, чтобы уменьшить транспира-

цию, а открываются для поступления  $\text{CO}_2$  ночью, был открыт и исследован именно на толстянковых.

*Стеблевые суккуленты* отличаются сильным развитием водозапасающей ткани в коре и сердцевине стебля. Листья их редуцированы или превращены в колючки. Стеблевыми суккулентами является большинство представителей семейства кактусовых. Разнообразные по форме и размерам колючками и/или волосками не только защищают растения от поедания животными, но и способствуют конденсации на них влаги. Стенки эпидермиса стеблей утолщены, покрыты толстым слоем кутикулы. Ребристая поверхность, характерная для некоторых видов, способствует равномерному распределению света и тени. Устьица, расположенные на стеблях, погружены в гиподерму (слой клеток под эпидермисом), довольно многочисленны (300-400 на  $1 \text{ мм}^2$ ). Днем они закрыты, и транспирация очень низка. Расход воды очень медленный, так как клеточный сок наряду с органическими кислотами и сахарами содержит слизь, способную набухать и удерживать воду. Кактусы накапливают огромные запасы воды: колонновидный *Cereus* высотой 10 м запасает до 3000 л воды. Очень похожи на кактусы древовидные стеблевые суккуленты семейства молочайных, характерные для засушливых областей тропической Африки: низкорослые колоннообразные деревья, кустарники с ядовитым млечным соком.

*Корневые суккуленты* развивают водозапасающие ткани в подземной части растения. В засушливых местах Африки встречаются низкорослые многолетники из молочайных, имеющие довольно крупные подземные органы, запасающие воду.

Другая подгруппа настоящих ксерофитов – *склерофиты*. Это растения с сухими жесткими листьями, имеющими толстую кутикулу и развитые механические ткани. Даже в периоды полной обеспеченности водой они мало обводнены, а в периоды засух способны терять 25–75 % влаги без заметного вреда для себя (гигрофиты и мезофиты вянут, потеряв 1–2 % воды). Такая устойчивость склерофитов к высыханию – следствие особенностей строения их клеток. Растения этой группы тем более засухоустойчивы, чем мельче их клетки и вакуоли и толще слой протоплазмы. Важным свойством склерофитов является высокое осмотическое давление их клеточного сока, что увеличивает сосущую силу корней, и позволяет добывать воду из довольно сухих почв. В пустынных сообществах фитомасса корней

склерофитов намного превышает надземную фитомассу. Другое из приспособлений к крайне засушливым условиям – *образование метаболической воды* в клетках (она может образовываться за счет дыхания). Для склерофитов характерна также способность к высокой интенсивности транспирации в условиях достаточного водообеспечения. Таким образом, для этих растений характерно не только умение добывать воду, но и активно использовать ее, если позволяют обстоятельства. Способность хлоропластов удерживать воду позволяет им сохранять в засуху высокий уровень фотосинтеза.

### **3 Связь водного обмена с другими физиологическими процессами и с продуктивностью**

Способность растений переносить недостаточное влагообеспечение является комплексным свойством. Она определяется возможностью растений отсрочить опасное уменьшение оводненности протоплазмы (избегание высыхания) и способностью протоплазмы переносить обезвоживание без повреждения (выносливостью). *Избегание высыхания* достигается благодаря морфологической, анатомической приспособленности растений к сохранению оптимальной оводненности тканей при сухости воздуха и почвы. Здесь можно выделить три основных направления: регулирование потери воды за счет ксероморфного строения листьев; усиление поглощения воды из почвы благодаря увеличению мощности корневой системы и снижению водного потенциала корней; накопление воды и активизация ее транспорта.

Листья как органы транспирации обладают значительной пластичностью, и в их строении наблюдаются большие различия, зависящие от условий водоснабжения и освещенности, при которых происходят формирование и развитие растений. В. Р. Заленским было установлено, что существует строгая ярусная изменчивость анатомического строения листа. Оказалось, что чем выше расположен лист на стебле, тем сильнее у него выражены признаки ксероморфности, повышающие засухоустойчивость, а именно: больше длина проводящей системы на единицу поверхности; меньше размеры клеток как верхнего, так и нижнего эпидермиса; меньше размеры устьиц на верхней и нижней сторонах листа; большее число устьиц на единицу листовой

поверхности; толще наружные стенки у клеток верхнего и нижнего эпидермиса; сильнее развит восковой налет; меньше размеры всех клеток мезофилла; более типично развита палисадная паренхима; менее типично выражена губчатая паренхима; слабее представлена система межклетников; несколько сильнее развиты механические ткани.

Одним из главных факторов, обуславливающих ксероморфизм строения листа, являются условия его водоснабжения на ранних фазах развития. Удаленность от корневой системы и оттягивание воды растущей верхушкой способствуют тому, что листья верхних ярусов формируются в условиях затрудненного водоснабжения, что приводит к их мелкоклеточности. Такое же ксероморфное строение может быть вызвано и непосредственным воздействием внешних факторов на растение: повышением сухости воздуха, понижением влажности почвы, а также периодическим завяданием. Растения, развивающиеся в таких условиях, отличаются повышенной засухоустойчивостью.

Установленные закономерности, получившие название закона Заленского, показали, что неправильно считать основным признаком засухоустойчивости способность растений расходовать как можно меньше воды. Сокращение расхода воды неизбежно влечет за собой и ухудшение условий воздушного и минерального питания растений. Ксероморфизм обеспечивает возможность активного функционирования в засушливых условиях.

Другая, не менее значимая возможность избегания высыхания – развитие мощной корневой системы для добывания воды. Соотношение между массой надземной системы и массой корней обычно тем больше смещается в пользу корней, чем сильнее растения в данной местности подвергаются действию засухи. Поддерживать нормальную оводненность тканей также помогает запасание воды в корнях, стволах и толстых ветвях деревьев, хотя у сельскохозяйственных растений такая способность развита слабо.

Возможность перераспределения влаги между растениями обуславливается срастанием корней. Установлено, что между переплетающимися корнями соседних растений возникают анатомические системы связи, по которым могут передвигаться питательные вещества и вода. Так, в опытах с томатом показано, что вода может транспортироваться между растениями, корни которых находятся в общем сосуде с почвой, и даже через корни промежуточного растения, которое само получает воду от других растений. В обоих случаях вода пе-

редавалась в количествах, достаточных для того, чтобы задержать, а иногда и предотвратить завядание. Эти наблюдения показывают, что нужно проявлять особую осторожность, проводя полевые измерения на растениях в сообществах, если влажность почвы под соседними растениями существенно отличается от влажности под изучаемыми экземплярами.

Кроме анатомо-морфологических существуют *биохимические* механизмы предотвращения обезвоживания. Высокая водоудерживающая способность цитоплазмы поддерживается путем накопления низкомолекулярных гидрофильных белков, связывающих в гидратных оболочках значительные количества воды. Этому способствует также накопление пролина и моносахаридов. Интересным свойством, уменьшающим потерю воды, обладают некоторые суккуленты. Благодаря особенностям процесса фотосинтеза (САМ-путь) они запасают в ночные часы при открытых устьицах  $\text{CO}_2$  в составе яблочной кислоты в вакуолях, а днем используют его для восстановления на свету. Фотосинтез, таким образом, осуществляется при закрытых устьицах.

*Засуховыносливость* – это видоспецифическое и способное к адаптивному изменению свойство протоплазмы переносить водный дефицит. Протоплазма большинства растений чрезвычайно чувствительна к обезвоживанию. Клетки надземных органов мезофитов, к которым относится большинство сельскохозяйственных культур, погибают, если их несколько часов выдерживать в воздухе с относительной влажностью 92–96 %, что соответствует депрессии водного потенциала 5,5–11 МПа. Корни еще более чувствительны. Водный дефицит приводит к прогрессирующему обезвоживанию протоплазмы, что вызывает нарушение физиологических функций, их прекращение и повреждение протоплазматических структур. Снижение содержания воды в клетке ниже оптимального уровня, вызывающее нарушения метаболизма, называется *водным стрессом*.

Одним из показателей водного стресса является депрессия водного потенциала. Для типичной клетки листа мезофитов с водным потенциалом примерно 2 МПа установлены три степени водного стресса: мягкий стресс – снижение водного потенциала не более чем на 1 МПа; умеренный (средний) стресс – снижение водного потенциала на 1,2–1,5 МПа; суровый стресс – снижение водного потенциала более чем на 1,5 МПа. Мягкий стресс соответствует небольшой потере тур-

гора, тогда как средний связан с подвяданием листьев, а суровый стресс – с завяданием растений.

Наибольшей чувствительностью к водному стрессу характеризуются ростовые процессы. Это объясняется, во-первых, тем, что в основе растяжения клеток лежат тургорные явления, а утрата тургора во время роста клеток ведет к мелкоклеточности, во-вторых, рост тесным образом связан с нуклеиновым и белковым обменом. Сложность этих процессов приводит к их большой уязвимости при всякого рода неблагоприятных воздействиях, в том числе и водном стрессе.

По мере того как водный стресс усиливается от мягкого к умеренному, его действие на внутриклеточные биохимические процессы увеличивается. Так, процессы биосинтеза белка и хлорофилла чувствительны к сравнительно слабому стрессу, тогда как в условиях умеренного стресса снижается уровень нитратредуктазной активности, метаболизма фитогормонов, фотосинтеза. Переход от умеренного к суровому стрессу связан с серьезными нарушениями клеточного метаболизма, о чем свидетельствует усиление дыхания, которое характеризуется низкой энергетической эффективностью, накоплением пролина и сахаров.

Влияние водного дефицита на метаболические процессы в значительной мере зависит от длительности его действия. При устойчивом завядании растений увеличивается скорость распада РНК, белков и одновременно возрастает количество небелковых азотсодержащих соединений. Влияние водного дефицита на углеводный обмен листа выражается вначале в снижении моно- и дисахаридов из-за снижения интенсивности фотосинтеза. Затем количество моносахаридов может возрастать в результате гидролиза полисахаридов. При длительном водном дефиците наблюдается уменьшение количества всех форм сахаров. Детоксикация избытка образующегося при протеолизе аммиака происходит с участием органических кислот, количество которых возрастает в тканях при водном дефиците. Процессы восстановления идут успешно, если не повреждены при недостатке воды генетические системы клеток. Защита ДНК состоит в частичном выведении молекул из активного состояния с помощью ядерных белков и, возможно, с участием специальных стрессовых белков. Поэтому изменения количества ДНК обнаруживаются лишь при сильной длительной засухе.

Действие водного стресса опасно на всех этапах жизни растения.

Начало прорастания семян возможно только после их значительного набухания. Существует также тесная корреляция между скоростью прорастания и поглощением воды, так как подземный рост путем растяжения клеток идет за счет гидростатического давления, создаваемого корнем. Количество влаги, необходимое для прорастания семян, сильно варьирует у разных видов растений. Для прорастания семян бобовых культур (клевер, люцерна, бобы, горох) минимальное содержание влаги в семенах 120-160 % сухого вещества, минимальный водный потенциал почвы составляет -1,2 ...-1,5 МПа; для пшеницы, ячменя сахарной свеклы эти величины соответственно равны 30–46 % и -0,4 ...-1,0 МПа.

Отрицательное действие водного стресса во время вегетации заключается в подавлении ростовых процессов как наиболее сложных и требующих координации между отдельными физиологическими функциями. Вследствие подавления роста сокращается площадь листьев, т. е. ассимилирующая поверхность, что и является основной причиной снижения урожаев при засухе.

Следует отметить, что рост листьев более чувствителен к водному дефициту, чем рост корней. Корневая система, как уже отмечалось, обладает колоссальными потенциальными способностями к росту. Несмотря на отмирание при водном дефиците кончиков главных корней, вскоре начинается рост боковых корней.

Фотосинтез тормозится не сразу: при неглубоком водном дефиците (8-10 %) его интенсивность даже немного возрастает, и лишь при сильном и продолжительном – уменьшается. Подавление фотосинтеза при постепенном развитии засухи, которое обычно наблюдается в полевых условиях, в значительной степени вызывается не столько повреждением хлоропластов, отличающихся повышенной устойчивостью к обезвоживанию, сколько задержкой оттока из листьев ассимилятов из-за задержки ростовых процессов. Об этом свидетельствует повышенное содержание в листьях сахаров – веский аргумент против представления о голодании растений как важнейшей причине снижения урожаев при водном дефиците.

Переуплотнение листьев ассимилятами не всегда способствует физиологически оправданному подъему дыхания. Однако устойчивость самих хлоропластов не является безграничной, и при существенном снижении тургорности в них начинаются деградиционные изменения, которые касаются как структуры, так и функции этих пластид:

прогрессирующе снижаются фотохимическая активность, активность РДФ-карбоксилазы, нарушаются пигментные комплексы. Подавление фотосинтеза также может быть следствием закрывания устьиц при водном дефиците.

Длительное ухудшение водообеспеченности растений даже при относительно небольшом уменьшении водного потенциала (на 0,05-0,10 МПа) приводит к нарушению оптимального соотношения между фотосинтезом и дыханием, вследствие чего снижаются уровень синтетических процессов и продуктивность растений. Особенно опасен длительный водный дефицит при закладке репродуктивных органов. Не случайно этот период называют критическим в отношении влагообеспечения. Но даже завязавшиеся плоды еще не являются гарантией урожая. В условиях водного дефицита происходит перераспределение воды между органами. Хотя плоды в большинстве случаев транспирируют очень слабо, в течение дня у них наблюдаются заметные изменения в объеме. Так, на хлопчатнике с большим количеством развивающихся коробочек листья завядают не столь сильно главным образом потому, что вода оттекает из коробочек в листья. Если в почве достаточно доступной воды, все эти изменения остаются обратимыми и дефицит воды в растении каждую ночь ликвидируется. При длительном водном дефиците происходит опадение плодов. Кроме того, изменения в обмене веществ в условиях водного стресса часто неблагоприятно сказываются на качестве сельскохозяйственной продукции.

Постоянное или временное переувлажнение характерно для многих районов земного шара. Оно нередко наблюдается также при орошении, особенно проводимом методом затопления. Избыток воды в почве может быть для растения так же вреден, как и ее недостаток. Причина этого заключается не в том, что вода сама по себе вредна для корней. Убедительным доказательством является успешное выращивание в водной культуре любых растений, даже ксерофитов. Вред от заболачивания, а также от временного затопления заключается в ухудшении аэрации почвы, что приводит к серьезным неблагоприятным последствиям.

Главный вред состоит в уменьшении или прекращении обеспечения корней кислородом, т.е. в возникновении *гипоксии* или *аноксии*. Наиболее часто в условиях кислородной недостаточности оказываются озимые хлеба, соя, рис, хлопчатник, плодовые культуры. Со-

стояния гипоксии и аноксии для разных растений и их отдельных органов до сих пор не имеют четкого количественного выражения, поскольку отсутствуют надежные методы определения парциального давления кислорода в клетке. Особенно неблагоприятно недостаток кислорода сказывается на активно функционирующих органах. Различные потребности в кислороде характерны не только для разных по устойчивости растений или их органов, но и для разных процессов жизнедеятельности. Так, рост корней тормозится обычно при более высоком содержании кислорода, чем процесс дыхания.

Выяснение причин и механизмов устойчивости растений к недостатку кислорода представляет не только теоретический интерес, но имеет большое значение для разработки технологии выращивания растений на затопляемых почвах, в водной культуре, программирования урожая различающихся по чувствительности к кислородному дефициту растений и для совершенствования методов отбора селекционного материала.

Как и при других неблагоприятных условиях, стратегия адаптации к кислородному голоданию включает комплекс различных приспособительных реакций. Для того чтобы избежать повреждающего фактора, необходима доставка в корни атмосферного кислорода. Этому способствуют разнообразные морфолого-анатомические и физиологические свойства растений.

В условиях ограниченной аэрации корни укорачиваются, утолщаются, не образуют корневых волосков. Деревья тропических мангровых лесов имеют воздушные корни-подпорки, покрытые многочисленными порами, через которые воздух поступает в растение. Для гигрофитов типичным является образование непрерывной системы воздухоносных полостей от надземной части растений до корней. Возникновение аэренхимы при ограничении доступа кислорода происходит и у мезофитов: кукурузы, ячменя, пшеницы.

Увеличение объемов воздухоносных полостей наблюдается обычно в дополнительно образующихся адвентивных корнях. Наибольшую роль в снабжении корневой системы кислородом играют листья. Существует не только анатомо-морфологическая, но и метаболическая адаптация листьев к дополнительному поглощению кислорода и транспорту его в корни. У листопадных растений снабжение корневой системы кислородом осуществляется также через чечевички ветвей.

Помимо приспособлений для сохранения близкого к нормальному уровня содержания кислорода в корнях при длительном затоплении растения используют внутренние резервы для функционирования при недостатке и даже отсутствии кислорода. Таковыми могут быть изменения в обмене веществ, или *метаболические способы адаптации*.

В связи со спецификой воздействия ведущими являются изменения процесса дыхания. Одним из них может быть низкая интенсивность дыхания устойчивых растений или отдельных их органов даже в нормальных условиях аэрации, что позволяет растению сохранять его почти без изменений в условиях недостатка кислорода. Происходит также качественная перестройка дыхания.

Основным путем распада углеводов у всех растений в анаэробных условиях является гликолиз. У неустойчивых растений резкое увеличение доли и активности гликолитического распада глюкозы наблюдается уже в первые часы анаэробного воздействия, но бывает весьма кратковременным, и растение оказывается на пороге гибели. У приспособленных растений положительную роль также играет включение пентозофосфатного пути, поставляющего восстановители и необходимые для биосинтеза промежуточные продукты.

Усиление гликолиза сопровождается накоплением конечных продуктов брожения, прежде всего этанола, обладающего токсическим действием. Физиолого-биохимическая стратегия избавления от высоких концентраций этанола и других неблагоприятных продуктов обмена является разносторонней. При корневой гипоксии происходят экссудация продуктов анаэробного обмена (этанола, ацетальдегида, молочной кислоты) в ризосферу, а также подъем с транспирационным током в надземную часть и выброс их в атмосферу или включение в обмен веществ листа. Приспособление к аноксии может быть связано также с частичным предотвращением накопления этанола путем обращения конечных этапов брожения и дикарбоновой части цикла Кребса.

Известно, что при затоплении у устойчивых растений вместо этанола накапливаются нетоксичные соединения – малат и сукцинат. При аноксии роль кислорода как акцептора электронов временно могут выполнять нитраты. Обычно использование растением нитратов в анаэробных условиях называют нитратным дыханием и относят к эндогенному аноксическому окислению. Причем комплекс защитных

реакций имеется у любого растения независимо от степени его приспособленности. Различие состоит в том, что у устойчивых объектов переход на новый режим происходит постепенно и сопровождается изменением состава и свойств мембран, а также синтезом белков адаптивных ферментов. Это обеспечивает сохранение целостности мембранных структур и их нормальное функционирование, т.е. поддержание гомеостаза в новых условиях. У неустойчивых растений защитные реакции, включаясь быстро, оказываются краткосрочными, и как следствие истощения приспособительных возможностей возникают необратимые повреждения.

Кроме прямого воздействия недостатка кислорода на корни, заполнения почвенных капилляров и уменьшения или прекращения аэрации почвы существует и ряд косвенных неблагоприятных последствий. Главное из них заключается в том, что прекращаются нормальные окислительные процессы в почве, вызываемые деятельностью аэробных почвенных бактерий, и начинают преобладать анаэробные, преимущественно маслянокислые и другие виды брожения. При этом в почве накапливаются органические кислоты, а также восстановленные органические и неорганические соединения, многие из которых чрезвычайно ядовиты для корней растений, например соли гемеоксида (закиси) железа. Такие продукты называются болотными токсинами. К числу вредных для растений последствий анаэробных условий относится и чрезмерное накопление водородных ионов, делающих почву сильнокислыми.

Неблагоприятное воздействие избыточного увлажнения почвы сказывается на протяжении всей жизни растений. Семена, попавшие в переувлажненную почву, плохо и медленно всходят, что связано с затруднением их дыхания и ухудшением энергообеспечения ростовых процессов. При временном чрезмерном повышении влажности почвы, например, весной при таянии снега или при затяжных дождях, вызывающих на пониженных местах пашни застаивание воды, наблюдается вымокание растений. Непродолжительное застаивание воды вызывает повреждение и задержку роста растений, и снижает эффективность борьбы с сорняками, обычно особенно бурно развивающимися на вымочках. Длительное же застаивание воды приводит к полной гибели культурных растений. Наиболее часто от вымокания страдают озимые культуры и земляника.

## 4 Регулирование водного обмена

Растение в течение своей жизни нередко испытывает длительный или кратковременный недостаток или избыток воды в почве. В общей системе мероприятий по повышению продуктивности растений *орошение* в засушливых и *дренаж* в водоизбыточных районах имеют первостепенное значение. Вместе с тем в том и другом случае при несоблюдении научно обоснованных приемов мелиорации водный режим почвы не достигает оптимальных значений, что сказывается на свойствах почвы и на урожайности растений. Так, превышение норм полива в южных районах приводит к повторному засолению почвы и потере ее плодородия. Осушение заболоченных лесов таежной зоны редкими канавами улучшает водный режим почвы лишь в узкой приканавной полосе, остальное пространство остается избыточно увлажненным, и гидротехническая мелиорация оказывается малоэффективной.

Одна оптимизация водного режима почвы приводит к заметному, но все же меньшему повышению продуктивности растений, чем *комплекс мероприятий*. Это связано с тем, что на фоне оптимального водного режима почвы растению требуется повышенное количество элементов минерального питания. В связи с этим предпочтение отдается поливу растворами минеральных солей, осушению с последующим внесением удобрений и т.д. В лесах эти мероприятия сочетаются с рядом лесохозяйственных приемов, например, с прореживанием загущенных лесных насаждений, что регулирует одновременно и условия освещения в лесу, а с ними – температуру почвы и микробиологическую активность последней.

Орошение и обводнение земель в засушливых районах сказывается на протекании физиологических процессов растений. Установлено, что интенсивность транспирации дуба, ясеня и особенно акации желтой в полдень при орошении почти вдвое превышает соответствующую величину этого процесса у неорошаемых деревьев и кустарников. Повышается интенсивность транспирации и после проведения дренажных работ на затопленных лесных почвах, и при этом в большей степени на участках, осушенных интенсивнее других.

Торможение процесса транспирации под влиянием минеральных подкормок наблюдалось в частности у ели. В наших опытах внесение в почву фосфора вызвало снижение интенсивности транспирации у

хвои ели обыкновенной на 13 – 22 %. Вместе с тем различные условия увлажнения почвы вносят коррективы в действие удобрений на интенсивность транспирации. В опытах Г. В. Всевожской при высокой влажности почвы внесение удобрений приводило к повышению интенсивности транспирации саженцев дуба черешчатого и тополя белого, а при низкой влажности – к понижению.

Существенная роль в регулировании водного режима растений принадлежит *антитранспирантам*. Наибольшее распространение получили пленочные антитранспиранты – полистирол, поливинилхлорид, полиэтилен, нативный или искусственный латексы. Обработка листьев растений эмульсиями этих веществ приводит к образованию на них пленок различной толщины, закрывающих устьица и тем самым снижающих интенсивность процесса транспирации. Таким образом, пленочные антитранспиранты оказывают достаточно большое сопротивление для прохождения через них паров воды и гораздо меньшее – для  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$  в особенности. Использование антитранспирантов не только положительно сказывается на приживаемости и росте лесных культур, но и удлиняет срок лесопосадочных работ.

Обработка антитранспирантами саженцев древесных растений приводила вместе с другими агроприемами к 100 %-ной приживаемости на лесокультурной площади. Полезны они оказались при пересадке крупных деревьев в городских условиях, в том числе в летний период при максимальном напряжении факторов внешней среды, и при черенковании древесно-кустарниковых пород.

В качестве антитранспирантов можно использовать также некоторые физиологически активные вещества, в том числе абсцизовую кислоту и некоторые органические кислоты, способные при нанесении их слабых растворов на листья вызывать закрытие устьиц.

*Физиологические основы орошения.* При избыточном орошении есть опасность ухудшения снабжения корней растений кислородом, уплотнения и вторичного засоления почвы. При недостаточных поливах с длительными межполивными периодами растения периодически попадают в условия засухи, происходят задержка роста листьев, снижение их фотосинтетической активности.

Для орошаемого земледелия важно установить интервал влажности почвы, благоприятный для роста и развития культур. На дерново-подзолистых почвах пороговые величины влажности, при которых полностью прекращаются ростовые процессы, составляют 20-30 и

90 % ПВ.

Нижний предел связан с возрастанием водоудерживающих сил, верхний – с ухудшением аэрации почвы. Оптимальной для накопления сухого вещества является влажность 70-80 % ПВ. Но постоянно поддерживать поливом такой узкий интервал влажности в полевых условиях крайне сложно и невыгодно. Экономически целесообразно получение примерно 80 % максимального урожая. В практике орошаемого земледелия наиболее эффективно поддерживать влажность почвы в пределах 50-80 % ПВ с учетом биологических особенностей культуры, фазы онтогенеза, уровня агротехники, почвенных и климатических условий.

При разработке рациональных режимов орошения культур нужно определить *оросительную норму* – количество воды, необходимое для полива определенной культуры за весь вегетационный период в расчете на 1 га. Ее можно установить на основании многолетнего опыта хозяйств и исследовательских учреждений или рассчитать на планируемый урожай с использованием средних коэффициентов водопотребления данной культуры. Сезонное водопотребление полевых культур составляет 3000-4000 м<sup>3</sup>/га, яблони – 5000-6000 м<sup>3</sup>/га, среднесуточный расход влаги полевыми культурами – 2,5-3,5 мм.

Можно рассчитать оросительную норму по метеорологическим данным. Наиболее широко применяют расчеты по уравнению водного баланса, сумме среднесуточных температур, относительной влажности, дефициту влажности воздуха, тепловому и радиационному балансам.

Для определения потребности растений в орошении используют данные испарения воды с поверхности эвапорометров. Этот метод основан на соответствии эвапотранспирации сплошного покрова растений при оптимальном снабжении их влагой и испарения со свободной водной поверхности, их сходной зависимости от метеорологических факторов.

Что касается установления сроков орошения, то необходимо провести полив, когда растение еще не испытывает недостатка в воде, но уже успело израсходовать почти всю полученную с предыдущим поливом воду. Сигналом для очередного полива не могут служить такие внешние признаки, как завядание листьев, утрата тургора стебля. Подвядание растений приводит к серьезным нарушениям в ультраструктуре клеток и обмену веществ. Даже кратковременный недоста-

ток влаги не проходит для растений бесследно. После установления оптимальных условий водоснабжения поглотительная деятельность корня и фотосинтез восстанавливаются лишь через 5-7 дней, рост – через 2-3 недели, что приводит к значительной потере урожая. У орошаемых культур развивается большая листовая поверхность, у них нет анатомо-морфологических приспособлений для ограничения расхода воды, и поэтому при перерывах в водоснабжении они страдают сильнее, чем растения на богаре.

Физиологическими исследованиями установлено, что все сельскохозяйственные растения особенно чувствительны к недостатку влаги во время закладки репродуктивных органов. У хлебных злаков это конец кущения – колошение, у плодовых культур – осень предшествующего года. Период наибольшей чувствительности к недостатку влаги называется *критическим*. Он может не совпадать с периодом максимальной потребности в воде, который обычно приходится на более жаркое время года или связан с формированием листового аппарата и наливом сочных плодов.

В сухие годы плоды обычно опадают раньше, чем на листьях можно обнаружить признаки увядания. Происходит это не из-за более высокой транспирации плодов, а из-за способности листьев в условиях водного дефицита оттягивать от них влагу.

Для определения времени полива часто определяют влажность почвы. Полезно также вести наблюдение за физиологическим состоянием растений. Хорошим показателем условий водоснабжения плодовых и овощных культур является динамика устьичных движений: сразу после полива устьица открываются очень широко, по мере расходования поливной воды щель их открывается все меньше и меньше, и при исчерпании запаса доступной воды они вовсе перестают открываться. Полив необходим раньше, чем наступит такое длительное закрывание устьиц. Другим достаточно надежным показателем условий водоснабжения может быть концентрация клеточного сока растительной ткани, которая при недостатке влаги очень быстро возрастает.

В эффективном использовании воды растениями существенную роль играют удобрения. Даже такие почвы, которые в условиях богарного земледелия не нуждаются в удобрениях, при орошении уже не в состоянии обеспечить питательными веществами значительное повышение урожайности. Оптимизация минерального питания в ус-

ловиях орошения снижает транспирационный коэффициент на 20–30 %. В орошаемом земледелии удобрения – важнейший фактор повышения не только урожая, но и его качества. Известно, что при орошении наряду с увеличением урожайности часто снижаются сахаристость плодов, корнеплодов сахарной свеклы, содержание белка в зерне пшеницы. Однако, применяя минеральные удобрения, можно добиться повышения качества урожая.

С физиологической точки зрения наиболее рациональны орошение дождеванием и мелкодисперсные увлажнительные поливы. Частые поливы малыми порциями, соответствующими 20–30 мм осадков, позволяют поддерживать почву в равномерно увлажненном состоянии, снижают в жаркие часы дня температуру воздуха и растений, что обеспечивает благоприятный баланс газообмена и высокую продуктивность растений.

## Вопросы для самоконтроля

- 1 Какие условия создают физиологическую сухость почвы?
- 2 В каком случае интенсивность транспирации больше – у обособленного растения или у такого же растения в густом посеве? Обоснуйте свой ответ.
- 3 Каковы средние величины сезонного водопотребления сельскохозяйственных культур?
- 4 Назовите критические периоды в жизни плодовых и зерновых культур по отношению к влаге.
- 5 Какие физиологические показатели наиболее точно определяют необходимость полива?
- 6 Какие адаптации сформировались у гидрофитов для выживания в условиях повышенного содержания воды в почве?
- 7 Какие приспособления к затоплению возникают у мезофитов в ходе онтогенеза?
- 8 Какие приспособления для экономного расходования воды возникли у суккулентов в ходе филогенеза?
- 9 Что помогает тонколиственным ксерофитам компенсировать потерю воды при интенсивной транспирации?
- 10 Какие особенности в строении органов помогают жестколиственным ксерофитам уменьшать транспирацию?
- 11 Эфемеры адаптируются к засухе или избегают ее?
- 12 Почему при затоплении у растений формируется ксероморфная структура?
- 13 Что такое засуха? Какие типы засухи существуют? Что такое засухоустойчивость? Как влияет засуха на растение?
- 14 Какие растения способны выдерживать длительное обезвоживание?
- 15 Какие приспособления сформировались у эпифитов для запасаания воды?
- 16 Почему в условиях засухи сначала увеличивается интенсивность транспирации, дыхания, фотосинтеза? Какое это имеет значение?
- 17 Почему в условиях засухи сначала увеличивается интенсивность транспирации, дыхания, фотосинтеза? Какое это имеет значение?

18 Как изменяются концентрация и соотношение гормонов у растений во время засухи?

19 Какие процессы, происходящие во время засухи, подготавливают возвращение растения в нормальное состояние после начала дождей или полива?

20 Какие существуют физиологические механизмы адаптации к засухе? Дайте их характеристику.

21 Какие адаптации к дефициту воды возникают на молекулярном уровне? Какие молекулярные механизмы адаптации существуют?

22 Чем отличаются устойчивые к засухе сорта от неустойчивых?

23 Какие органы растения устойчивее к водному дефициту?

24 Что такое антитранспиранты? На какие группы они делятся по механизму своего действия?

25 Как можно снизить интенсивность транспирации?

## Литература

- 1 Физиология растений: Учеб.пособие / В.М. Юрин. – Мн., 2010. – 455 с.
- 2 Физиология растений: Учебник / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М., 2006. – 742 с.
- 3 Физиология растений: Учебник для вузов по направлению «Лесное дело» / А.В. Веретенников. – М., 2006. – 479 с.
- 4 Физиология растений: Учебник / Под ред. И.П. Ермакова. – М., 2005. – 640 с.
- 5 Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений: Учебник / Под ред. Н.Н. Третьякова. – М., 2005. – 655 с.
- 6 Физиология растений Учеб. Пособие / Н.И. Якушкина. – М., 2005. – 464 с.
- 7 Физиология растений: Учебник / С.С. Медведев. – СПб., 2004. – 336 с.
- 8 Физиология растений / В.В. Полевой. – М. : Высш. шк., 1989. – 464 с.
- 9 Гэлстон, А. Жизнь зеленого растения/ А. Гэлстон, П. Девис, Р. Сэттер; пер. с англ. – М.: Мир, 1983. – 552 с.
- 10 Кретович, В.В. Биохимия растений. – М.: Высш. школа, 1980. – 445 с.
- 11 Физиология древесных растений / П. Д. Крамер, Т. Т. Козловский. – М.: Лесн. пром-сть, 1983. – 464 с.
- 12 Крючков, В. А. Практикум по физиологии древесных растений: учебное пособие / В. А. Крючков, И. К. Булатова. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2006. – 248 с.

Для заметок

*Учебное издание*

**Храмченкова Ольга Михайловна**

**ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ.  
ЭКОЛОГИЯ ВОДНОГО ОБМЕНА**

Практическое руководство по теме УСР  
для студентов специальности 1-31 01 01-02 «Биология  
(научно-педагогическая деятельность)»

Технический редактор *О.Н. Ермоленко*

Подписано в печать 12.09.2016.

Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура Times. Печать на ризографе.

Усл. печ. л. 2,5. Усл. краск.-отт. 2,5. Уч.-изд. л. 2,33.

Тираж 100 экз. Заказ № 0056.

Отпечатано ООО «Издательство «Десна Полиграф»

Свидетельство о внесении субъекта издательского дела в Государственный реестр  
издателей, изготовителей и распространителей издательской продукции.

Серия ДК № 4079 от 1 июня 2011 года  
14027 г. Чернигов, ул. Станиславского, 40  
Тел.: (0462)972-664