

находит свое разрешение в различном строении листьев на одном и том же побеге.

Изучение Новиковой Н.Г. (1957) более 60 видов сорных растений разных семейств еще раз подтвердили положения, высказанные За-ленским В.Р. Исследования показали, что в явлении ксероморфизма верхушечных листьев растений нет абсолютного сочетания всех признаков засухоустойчивости у одного вида. Преобладание одних признаков наблюдается наряду с уменьшением других. Цель растения в данном случае одна — борьба с засухой, но достигается она разными средствами. Было установлено, что пути эволюции ксероморфизма листьев различны:

- уменьшение площади листа и упрощение его формы;
- увеличение сети сосудисто-волокнистых пучков;
- увеличение количества устьиц и уменьшение их размеров;
- развитие опушения;
- усиленное развитие столбчатой паренхимы и уплотнение мезофилла.

В более поздних работах, в том числе и на культурных растениях, получены сходные результаты. Так, исследования Зверевой Г.К. (1985) по выявлению влияния засухи на анатомию листа и его пластидного аппарата у степных растений показали значительные изменения в структуре листьев. У растений уменьшались размеры клеток, а развитие мелкоклеточного мезофилла привело к возрастанию числа хлоропластов на единицу площади и в объеме листа. В целом, ответные реакции на действие засухи у листьев степных растений связаны, главным образом, с количественными изменениями анатомических структур. Степень их изменения неодинакова и зависит от экологических и физиологических особенностей вида.

Отдельные элементы ксероморфизма имеют важное значение лишь на определенных этапах роста и развития. Например, волоски во много раз увеличивают поверхность несущего органа и способствуют увеличению интенсивности транспирации. Значение этой роли волосков становится понятным, если учесть условия их развития. Исследованиями Мирославова Е.А. (1965) доказано, что волоски формируются и начинают функционировать как образования, насыщающие и испаряющие воду в период эмбрионального роста органа, когда его транспирация очень сильно затруднена. В это время он закрыт кроющими листьями, межклетники развиты еще очень слабо, устьица не сформированы. В данном случае деятельность волосков — существенный фактор, обеспечивающий непрерывный приток воды и питательных веществ к тканям растущего органа. С ростом органа, диффе-

ренциацией его тканей, развитием мощной системы межклетников, формированием устьиц роль волосков, как образований, способствующих передвижению воды и питательных веществ, снижается.

Таким образом, значение ксероморфизма листьев, прежде всего верхушечных, выражается в повышении жизненности растений в завершающей стадии его развития. При этом в благоприятное время года, когда в почве имеется достаточное количество влаги и когда наиболее интенсивна транспирация растений, преобладающее значение в регуляции водного режима будут иметь структуры, способствующие увеличению отдачи воды, поскольку при открытых устьицах толстостенность эпидермиса, восковый налет и подобные структуры не будут иметь решающего значения. Толстые стенки клеток эпидермиса и различные покровы листа начинают играть значительно большую роль в водном режиме с наступлением засухи, при открытых устьицах. Удерживая влагу, они, тем самым, предохраняют растение от гибели.

Однако, как показали опыты с плодовыми культурами (Крым), анатомическая структура листа не всегда отражает свойства растения: к засухе могут адаптироваться растения как с мелкоклеточным строением, так и с крупными клетками тканей листа. Ведущая роль в приспособлении к неблагоприятным условиям принадлежит физиологическим свойствам, позволяющим лучше перенести напряженные погодные условия.

Физиологические и биохимические аспекты засухоустойчивости растений

Под влиянием засухи в растительном организме может проходить целый ряд функциональных и структурных изменений. Существенную роль в функциональных изменениях играет изменение активности ферментных систем. Обнаружено, что засуха приводит к усилению активности почти всех гидролитических ферментов, в том числе, рибонуклеазы. В опытах было обнаружено: по мере возрастания степени обезвоживания в растении происходит снижение суммарной РНК. Причиной послужило не столько нарушение интенсивности синтеза РНК, сколько усиление ее распада при обезвоживании в результате рибонуклеазной активности.

Под влиянием засухи происходит распад полисом на рибосомы и субъединицы, в результате чего сильно падает синтез белка (на 50-

70%). В то же время наблюдается сравнительно небольшое (на 10%) снижение РНК, так как рибонуклеаза атакует в первую очередь информационную РНК. В сбалансированной системе у оводненных листьев участие рибонуклеазы заключается в разрушении РНК, выполнивших свою роль. При наличии водного дефицита повышается суммарная активность рибонуклеазы, усиливается распад РНК, в результате чего нарушается сбалансированность белоксинтезирующей системы.

Засуха снижает активность оттока ассимилятов из листьев, тормозит дыхательный метаболизм углерода и приводит к снижению темновой фиксации CO_2 , снижает синтез АТФ, вызывает денатурацию белков протоплазмы и органоидов клетки.

Под влиянием обезвоживания происходит изменение вязкости протоплазмы, усиливается ее проницаемость, нарушается структура мембран.

Среди свойств, обуславливающих повышение засухоустойчивости, можно отметить повышенную гидратацию и гидрофильность коллоидов протоплазмы, более высокий осмотический потенциал, значительную гидрофильную вязкость протоплазмы, большое содержание связанной воды. В экстремальных условиях засухоустойчивые растения характеризуются меньшими изменениями в содержании воды, концентрации пигментов и белков. Им характерна активация водоудерживающей способности листьев, увеличение количества прочносвязанной воды на фоне замедления процессов роста и развития.

Высокая гидратированность белков является одним из определяющих факторов жизнедеятельности организма. В неблагоприятных условиях значение коллоидно-связанной воды еще больше возрастает, и вода, помимо роли растворителя, среды для жизнедеятельности и метаболита (фотолиз), выполняет еще и регуляторные функции, обеспечивая тем самым ту или иную степень устойчивости к жару. Наличие коллоидно-связанной воды является необходимым условием жизнедеятельности организма как системы.

Особое место в засухоустойчивости растений занимает азотный обмен. С одной стороны, нарушения, связанные с распадом белка, приводят к дезорганизации структуры протоплазмы, сопровождающейся изменениями в состоянии воды в клетках и далеко идущими нарушениями метаболизма. С другой стороны, благодаря высокой способности клеток к саморегуляции, на каждом этапе возникают, по типу обратной связи, встречные процессы, приводящие к превращению токсических продуктов в нетоксические соединения за-

пасного характера, в соединения, отличающиеся "выгодными" для растения повышенными гидрофильными свойствами и, наконец, приводящие к условиям внутри клеток, когда эти соединения могут быть использованы на ресинтез белка.

Под действием засухи наблюдается возрастание водоудерживающих сил листьев. Повышение водоудерживающей способности является следствием изменения состава белков при обезвоживании: увеличение количества водорастворимых и не экстрагируемых белков, которые условно относятся к более гидрофильным белкам по сравнению с глобулинами и глютелинами. Установлено, что при действии различных стрессовых условий в растениях могут индуцироваться, как общие ответные реакции, особые группы белков, полипептидов, называемых стрессовыми белками. Обнаружены такие специфические белки и при водном дефиците. Однако роль специфических белков, появляющихся при водном стрессе, пока не ясна.

Длительное обезвоживание вызывает различные сдвиги в метаболических реакциях. При этом происходит распад белков до аминокислот, а при далеко зашедшем гидролизе аминокислот происходит отщепление аммиака. При репарации растений возможна реутилизация аммиака на ресинтез белка.

При засухе идет накопление аланина, как приспособительная реакция. При образовании аланина связывается аммиак и, кроме того, аланин способствует повышению осмотического давления в клетках. Сохраняется при засухе и высокая активность фермента глутаминсинтетазы, что приводит к использованию аммиака для образования глутамина. Образование глутамина и других амидов во время воздействия суховея, по-видимому, один из путей борьбы растений с засухой.

Еще один механизм приспособления к засухе — накопление пролина. Он является запасным материалом, обладающим разносторонними свойствами, способным к участию во многих метаболических реакциях, и он является соединением, богатым энергией. При водном стрессе содержание пролина увеличивается в 10-100 раз. Предполагают, что вследствие своей колоссальной водорастворимости, по сравнению с другими аминокислотами, пролин может участвовать в осморегуляции клеток, быть протектантом многих ферментов и мембран и представлять собой нетоксическое резервное соединение, содержащие углерод и азот. Концентрация пролина увеличивается вследствие подавления его окисления, которое в отсутствии стресса высоко в результате активной работы фермента пролиноксидазы.

Интересны данные о снижении синтеза триптофана в листьях. Учитывая значение триптофана как предшественника ауксинов, это явление можно рассматривать как приспособительное, приводящее к снижению роста в неблагоприятных условиях.

Таким образом, на разных уровнях азотного метаболизма можно встретить различные приспособительные реакции, позволяющие растениям с наименьшим ущербом переносить неблагоприятные условия.

Оценка засухоустойчивости полевых культур

В настоящее время существует множество физиологических методов оценки засухоустойчивости полевых культур. Наиболее простые, косвенные методы для массовой оценки относительной засухоустойчивости, основаны на определении прорастания семян и роста проростков в растворах осмотиков, имитирующих недостаток влаги. Способность семян прорасти в этих условиях отражает, с одной стороны, наследственное свойство прорасти при относительно меньшем количестве воды, с другой — наличие высокой сосущей силы, обеспечивающей быстрое поглощение нужного количества воды.

Семена каждого сорта представляют собой популяцию, в которой одни семена способны прорасти при более высоком осмотическом давлении, другие — при более низком. Поэтому, чем больше в популяции первых семян, тем выше процент их прорастания при какой-то одной средней концентрации осмотика. Экспериментально установлены для разных культур концентрации растворов сахарозы, на которых наблюдалась наилучшая дифференциация образцов по степени прорастания семян и накопления проростками сухой массы (таблица 1). Для распределения образцов по группам устойчивости достаточно проращивать семена при одной концентрации. Выбор ее зависит от особенностей репродукции семян. Как правило, семена, полученные в условиях жаркого, сухого климата, имеют большую сосущую силу, поэтому для дифференциации образцов следует использовать раствор более высокой концентрации. Чаще всего для оценки мягкой пшеницы используют раствор сахарозы с осмотическим давлением в 16 атмосфер, а для твердой — 10 атмосфер.

Используя растворы нескольких концентраций, по степени снижения процента прорастания с увеличением осмотического давления, можно более глубоко судить о степени устойчивости отдельных образцов внутри групп.