**ЭКОЛОГИЯ ВОДНОГО ОБМЕНА РАСТЕНИЙ**

1 Водный баланс растений

2 Особенности водообмена у растений разных экологических групп

3 Связь водного обмена с другими физиологическими процессами и с продуктивностью

4 Регулирование водного обмена

**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 ·100, где а – 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 = (с – а) / (с – b) · 100,

где а – сырая масса; b – абсолютно сухая масса; d – водный дефицит, %; с – масса исследуемой ткани при полном насыщении.

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 растению 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 небеспредельно. 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 ослаблений 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.

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

Соотношения между добыванием и расходованием 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 следующие основные группы.

***Гигрофиты*** – растения влажных местообитаний. У гигрофитов нет необходимости развивать приспособ­ления, ограничивающие расход воды. У них слабо развита корневая система, крупные листовые пластинки, постоянно открытые немногочисленные устьица, тонкая кутикула. Пре­обладает не устьичная, а кутикулярная транспирация. Клетки крупные, с тонкими оболочками, осмотический потенциал их невысок, механические ткани развиты слабо.

Среди гигрофитов различают:

1) *типичные*, или так называемые *теневые, гигрофиты* обита­ют в сырых теплых и тенистых тропических лесах. В умеренно холод­ном климате теневые 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) светолюбивые гигрофиты:*

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

– 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 маловетвящиеся: калужница болотная*,* сердечники, подмаренник болотный и др;

3) *гелофиты* (от греч. helos – болото и phyton – растение) – 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 трехлистнаяи 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*.* Они 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.

***Гидрофиты*** (от греч. hydror – вода и phyton – растение) – 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 (*Elodea canadensis)* – 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 насасывание 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 запасающих органов и обеспечи­вают вегетативное размножение.

Недостаток в водоемах минеральных веществ и света, за­трудняющие фотосинтез, способствуют возникновению расте­ний-хищников, питающихся мелкими водными организмами. У нас в олиготрофных водоемах распространены восемь видов пузыр­чаток и 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).

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

1) *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).

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

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

Приспособления растений первых двух групп дают им воз­можность сохранить мезофитную организацию в засушливых местообитаниях. Таковы эфемер туркменских пустынь мак павлиний, эфемероиды среднеазиатских пустынь – развивающая мощные подземные клубни *Ferula* из зонтичных, тюльпаны. Из *фреатофитов* 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 (s.str.) по характеру адап­тации к засухе и анатомо-морфологическому строению делит­ся на две подгруппы: *суккуленты* и *склерофиты*.

***Суккуленты***(от лат. succulentus – сочный) – обитатели аридных областей, где периодически бывает влажный период. Это многолетние сочные мясистые растения с сильно развитой водозапасающей паренхимой. Биоколлоиды 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 транспирацию, а открываются для поступления СО2 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 являются 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 мм2). 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***(от греч. scleras – твердый, phyton – растение). 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.

***Мезофиты*** – растения, обитающие в условиях умеренного увлажнения, к которым приспосабливалось 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.

**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, обусловливающих 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 обусловливается 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 передавалась 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 СО2 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 тургора, 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.

Переполнение листьев ассимилятами не всегда способствует физиологически оправданному подъему дыхания. Однако устой­чивость самих хлоропластов не является безграничной, и при существенном снижении тургесцентности в них начинаются деградационные 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 *токсин.* Наиболее часто в условиях кислородной недостаточнос­ти оказываются озимые хлеба, соя, рис, хлопчатник, плодовые культуры. Состояния 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 же объектов при меньшей интенсивности этот процесс может происходить в течение про­должительного времени, что обеспечивает более надежную по­ставку энергии. 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 маслянокислое 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 гемиоксида (закиси) железа. Такие продукты называются болотными токсинами. К числу вредных для растений последствий анаэробных условий относится и чрезмерное накопление водородных ионов, делаю­щих почвы 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 буйно 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. Всеволжской 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 *анmиmранспиранmам.* 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. Это снижение может достигать 50 % и более, сохраняя тем самым в большей степени сравнительно с контрольными саженцами водные запасы в течение нескольких суток. Фотосинтез обработанных антитранспирантами растений снижается в гораздо меньшей степени, а темновое дыхание остается практически на прежнем уровне. Таким образом, пленочные антитранспиранты оказывают достаточно большое сопротивление для прохождения через них паров воды и гораздо меньшее – для СО2 и О2 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 закрывание устьиц.

***Физиологические основы орошения.*** Наиболее радикальным способом повышения урожайности культур в засушливых условиях является орошение. Однако только правильное его применение эффективно. Как избыточное, так и недостаточное орошение может дать отрицательный результат. 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 м3/га, яблони – 5000–6000 м3/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. Для учета видовых особенностей растений вводятся поправочные коэффициенты.

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 обмене веществ. Даже кратковременный недостаток 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. Следует также помнить, что 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 (ККС) растительной ткани, которая при недостатке влаги очень быстро возрастает.

В эффективном использовании воды растениями существенную роль играют удобрения, на что указывал еще Д.Н. Прянишников (1955). 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 условиях 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.