

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
И ПРОДОВОЛЬСТВИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ,
НАУКИ И КАДРОВОЙ ПОЛИТИКИ

Учреждение образования
«БЕЛОРУССКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ
ОРДЕНОВ ОКТЯБРЬСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ
И ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ»

С. Н. Козлов, В. Р. Кажарский

НЕИНФЕКЦИОННЫЕ БОЛЕЗНИ РАСТЕНИЙ

*Рекомендовано учебно-методическим объединением
в сфере высшего образования Республики Беларусь
по образованию в области сельского хозяйства
в качестве учебно-методического пособия для студентов
учреждений образования, обеспечивающих получение
общего высшего образования по специальности
6-05-0811-05 Защита растений и карантин*

Горки
Белорусская государственная
сельскохозяйственная академия
2025

УДК 632:633/635(075.8)

ББК 44.7я73

K59

*Рекомендовано методической комиссией
агротехнологического факультета 28.05.2024 (протокол № 9)
и Научно-методическим советом
Белорусской государственной сельскохозяйственной академии
26.06.2024 (протокол № 10)*

Авторы:

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *С. Н. Козлов*;
кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *В. Р. Кажарский*

Рецензенты:

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *Е. В. Стрелкова*;
кандидат сельскохозяйственных наук *А. Л. Новик*

Козлов, С. Н.

K59 Неинфекционные болезни растений : учебно-методическое пособие / С. Н. Козлов, В. Р. Кажарский. – Горки : Белорус. гос. с.-х. акад., 2025. – 219 с.

ISBN 978-985-882-722-9.

Дано понятие о болезнях растений, их классификация, вредоносность и симптомы появления. Приведены физиологические и экологические причины возникновения неинфекционных заболеваний. Дано описание основных болезней, вызываемых неблагоприятным водным и тепловым режимом. Описано влияние засоления и уплотнения почвы, ледяной корки, солнечных ожогов, града, молнии и других факторов на рост и развитие растений. Приведены методы снижения или недопущения негативного влияния абиотических факторов на урожайность и качество сельскохозяйственной продукции.

Для студентов учреждений образования, обеспечивающих получение общего высшего образования по специальности 6-05-0811-05 Защита растений и карантин.

УДК 632:633/635(075.8)

ББК 44.7я73

ISBN 978-985-882-722-9

© Белорусская государственная
сельскохозяйственная академия, 2025

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
1. ПОНЯТИЕ О НЕИНФЕКЦИОННЫХ БОЛЕЗНЯХ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЧИНЫ ИХ ПРОЯВЛЕНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ СНИЖЕНИЯ ИХ ВЛИЯНИЯ НА СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЕ ПРОИЗВОДСТВО.....	8
2. ТЕМПЕРАТУРНЫЕ УСЛОВИЯ ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ.....	16
2.1. Уровни оптимальных требований растений к температуре.....	16
2.2. Болезни, вызываемые низкими температурами.....	19
2.2.1. Вымерзание.....	19
2.2.1.1. Морозоустойчивость картофеля.....	32
2.2.1.2. Морозоустойчивость плодовых культур.....	33
2.2.1.3. Морозобоины на плодовых деревьях.....	37
2.2.1.4. Отлуп.....	38
2.2.1.5. Меры по снижению вредоносности вымерзания.....	39
2.2.2. Заморозки.....	43
2.2.2.1. Влияние заморозков на рост и развитие озимой пшеницы.....	52
2.2.2.2. Влияние заморозков на рост и развитие яровой пшеницы.....	59
2.2.2.3. Влияние заморозков на рост и развитие картофеля.....	60
2.2.2.4. Влияние весеннего заморозка на рост и развитие кукурузы.....	61
2.2.2.5. Влияние заморозка на плодовые культуры.....	65
2.2.2.6. Методы снижения вредоносности заморозков.....	68
2.2.3. Влияние пониженных положительных температур.....	77
2.2.3.1. Холодоустойчивость.....	77
2.2.3.2. Методы повышения холодостойкости.....	85
2.2.4. Выпревание.....	87
2.2.4.1. Выпревание озимых зерновых культур.....	87
2.2.4.2. Выпревание озимого рапса.....	91
2.2.4.3. Выпревание земляники садовой.....	93
2.2.4.4. Выпревание плодовых культур.....	94
2.2.4.5. Меры по снижению вредоносности выпревания.....	96
2.2.5. Выпирание.....	98
2.2.5.1. Причины выпирания.....	98
2.2.5.2. Меры по снижению вредоносности выпирания.....	99
2.2.6. Ледяная корка.....	100
2.2.6.1. Причины появления ледяной корки и ее вредоносность.....	100
2.2.6.2. Меры по снижению вредоносности ледяной корки.....	101
2.3. Болезни, вызываемые высокими температурами.....	102
2.3.1. Высокотемпературный стресс.....	102
2.3.1.1. Влияние высокотемпературного стресса.....	102
2.3.1.2. Методы снижения вредоносности высокотемпературного стресса.....	109
2.3.2. Солнечный ожог.....	110
2.3.2.1. Причина и вредоносность солнечного ожога.....	110
2.3.2.2. Меры по снижению вредоносности солнечного ожога.....	115
3. ЗНАЧЕНИЕ ВОДНОГО ФАКТОРА ДЛЯ РАСТЕНИЙ.....	116
3.1. Водопотребление и водообеспеченность.....	116
3.2. Недостаток влаги.....	127
3.2.1. Устойчивость к недостатку влаги.....	127

3.2.2. Методы снижения вредоносности засухи.....	140
3.2.3. Действие зимней засухи.....	144
3.3. Переувлажнение.....	145
3.3.1. Влияние переувлажнения.....	145
3.3.2. Вымокание.....	152
3.3.3. Влияние переувлажнения на рост и развитие сельскохозяйственных культур.....	153
4. ЗАСОЛЕНИЕ.....	159
5. ВЛИЯНИЕ АТМОСФЕРЫ НА РАСТЕНИЯ.....	164
5.1. Роль ультрафиолетового излучения в жизни растений.....	166
5.2. Влияние газового состава атмосферы на растения.....	168
5.2.1. Загрязнение воздушной среды тропосферным озоном.....	170
5.2.2. Роль углекислоты в жизни растений.....	173
5.2.3. Загрязнение атмосферы окислами азота.....	175
5.2.4. Загрязнение атмосферы диоксидом серы.....	178
6. КИСЛОТНЫЕ ДОЖДИ.....	180
7. ПЕРЕУПЛОТНЕНИЕ ПОЧВЫ.....	183
7.1. Влияние переуплотнения почвы.....	183
7.2. Меры по снижению вредоносности переуплотнения почвы.....	188
8. ГРАД.....	189
8.1. Вредоносность града.....	189
8.2. Меры по снижению вредоносности града.....	192
9. ВЛИЯНИЕ МОЛНИИ НА РАСТЕНИЯ.....	194
10. ЛУЧЕВЫЕ БОЛЕЗНИ.....	195
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	197

ВВЕДЕНИЕ

Необходимость издания данного учебно-методического пособия продиктована внедрением в процесс подготовки студентов специальности 6-05-0811-05 Защита растений и карантин нового учебного плана (№ 6-05-08-014/пр. от 18.01.2023), который предусматривает изучение новой дисциплины – «Неинфекционные болезни растений». Вопросы данной учебной дисциплины ранее фрагментарно осваивались при изучении агрохимии, почвоведения, физиологии растений, фитопатологии и других предметов.

Все болезни растений делятся на инфекционные (паразитарные) и неинфекционные (непаразитарные). К возбудителям инфекционных болезней растений относятся:

1. Паразитические грибы (по ориентировочным подсчетам, существует не менее 10 000 видов фитопатогенных грибов). Грибы образуют особые структуры, с помощью которых проникают через покровы тканей растений и клеточную стенку. Большинство грибов образуют два вида спор, одни из которых служат для распространения, а другие – для выживания в неблагоприятных условиях.

2. Паразитические бактерии (возбудителями болезней растений являются только 150–200 видов). Бактерии лишены способности активно проникать в ткани растений. Только часть бактерий образует споры, тогда как у остальных для распространения служат сами бактериальные клетки. Бактерии не имеют также специальных органов для перезимовки, благодаря чему их сохранение от одного вегетационного сезона до другого значительно затрудняется.

3. Паразитические цветковые растения, живущие за счет других растений, носящих название растений-хозяев.

4. Паразитические животные или растительные нематоды. Чаще всего – это обитающие в почве круглые черви, называемые фитогельминтами. Они прокалывают растение, проникают в него и питаются его содержимым. Некоторые нематоды выделяют биологически активные соединения, способствующие притоку к ним питательных веществ. Вокруг места проникновения таких нематод начинается усиленное деление клеток и образуются утолщения – галлы.

5. Вирусы – инфекционные болезнетворные агенты, находящиеся на грани между веществами и существами. Вирусы составляют вторую по вредности после грибов группу патогенов растений. В настоя-

щее время известно около 600 фитопатогенных вирусов. Все они заражают только живые ткани растений.

Непаразитарные болезни возникают под воздействием на растения различных неблагоприятных физических и химических факторов:

- нарушения в минеральном питании, чаще – недостаток, реже – избыток макроэлементов (азота, фосфора, калия, магния) и дефицит микроэлементов, особенно железа, бора, меди, цинка;
- недостаток или избыток воды;
- высокая относительная влажность воздуха, особенно в теплицах;
- неблагоприятный световой режим;
- влияние на вегетирующие растения высоких или низких температур, резких колебаний температуры в короткие промежутки времени;
- действие засухи, засоления или затопления;
- действие ксенобиотиков и промышленных отходов, загрязняющих атмосферу (диоксида серы, окислы азота);
- побочное действие пестицидов;
- действие токсинов, выделяемых в почву некоторыми грибами (виды *Fusarium*, *Botrytis* и др.);
- негативное действие переуплотнения почвы;
- негативное действие атмосферных осадков (града, дождя), сильного ветра, молнии;
- действие ряда других факторов.

Неинфекционные болезни снижают урожай основных сельскохозяйственных культур на 25–50 % от оптимально возможного и резко ухудшают качественные показатели сельскохозяйственной продукции.

Неинфекционные болезни имеют ряд особенностей:

1. Отсутствие возбудителя патологического процесса. Причинами развития заболевания в данном случае служат абиотические факторы окружающей среды. Их неблагоприятное воздействие в значительной степени нарушает различные функции растений, влияет на патоморфологические признаки, существенно изменяет процессы жизнедеятельности растений, т. е. вызывает патологический процесс.

2. Одновременное массовое появление симптомов на растениях. Это объясняется воздействием неблагоприятных факторов внешней среды сразу на все растения в поле, саду или теплице. Если неблагоприятными факторами являются почвенные условия, микроклимат или неравномерное внесение удобрений, болезнь может проявляться очагами. В таких случаях область действия неблагоприятных факторов четко ограничена территориально и за пределы их влияния заболевание распространиться не может.

3. Непаразитарные болезни незаразны, не передаются по наследству. Они обратимы при снятии фактора, вызывающего их. Однако если одни неблагоприятные факторы устранить легче, например путем внесения макро- и микроудобрений, проведения известкования, нормализации температурного и водного режима в защищенном грунте, проведения ирригации в открытом грунте, то на другие, такие как уменьшение озонового слоя, повышенное содержание солей и различных элементов в почве, высокая температура окружающей среды, быстро повлиять не получится. Человек может только каким-либо образом снизить негативные последствия таких факторов. Немаловажным моментом является также предвидение и заблаговременное проведение мероприятий по снижению или недопущению потерь от неинфекционных болезней. Например, установка противогорадовых сеток над плантациями сельскохозяйственных культур в местах, подверженных частому выпадению осадков в виде града.

Так как на рост и развитие сельскохозяйственных растений влияет целый ряд абиотических факторов, то возникает вопрос: можно ли планировать сельскохозяйственные работы в соответствии с долгосрочными прогнозами погоды? К сожалению, даже с учетом всех последних разработок, пока нельзя. Обеспеченность долгосрочных прогнозов погоды (т. е. отношение числа прогнозов, в которых отклонения значений прогнозируемых метеорологических величин от фактических не вышли за установленные допустимые пределы, к общему числу данных прогнозов), составляемых всеми известными сегодня научными методами, сегодня еще ниже требований, предъявляемых практикой сельскохозяйственного производства. Поэтому ставить выбор посевного материала, определение сроков выполнения различных видов полевых работ, способы обработки земли в прямую зависимость от ожидаемых по долгосрочному прогнозу метеорологических условий на ближайший сезон слишком рискованно и экономически неоправданно. В практике сельскохозяйственной деятельности долгосрочные прогнозы погоды принимаются во внимание, но не в качестве основы для планирования всех видов работ, а лишь как вспомогательный материал, учитываемый наряду с другими обстоятельствами. В основу планирования берутся средние климатические данные, т. е. наиболее типичные для данной местности условия погоды, характерные для каждого сезона.

1. ПОНЯТИЕ О НЕИНФЕКЦИОННЫХ БОЛЕЗНЯХ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЧИНЫ ИХ ПРОЯВЛЕНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ СНИЖЕНИЯ ИХ ВЛИЯНИЯ НА СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЕ ПРОИЗВОДСТВО

По условиям произрастания растения различаются очень существенно. В растительном мире присутствуют виды, обитающие в условиях пустынь, болот, полярных зон, кислых, засоленных почв. Известны и парадоксальные явления – жизнь растений на льдах, в горячих вулканических источниках, в пещерах.

По мере продвижения с севера на юг разреженная растительность тундры сменяется пышной зеленью лесов умеренных широт, которые, в свою очередь, уступают место растениям степей и пустынь. Такой «порядок» обусловлен не случайными причинами, например проникновением на территорию семян, давших начало господствующим там видам. Семена очень многих растений за счет собственных приспособлений и при посредничестве физических факторов (воды, ветра), животных, человека мигрируют на далекие расстояния, но выживают не все виды, а только те, которые окажутся приспособленными к тем или иным условиям.

Природа в целом располагает неисчерпаемым богатством хорошо приспособленных к условиям существования видов, однако что касается культурных форм, они более прихотливы, и из-за этого до сих пор освоено человеком лишь 10 % суши. Огромные территории не заняты посевами только потому, что они либо чересчур кислые или засоленные, либо недостаточно или избыточно увлажнены, и не всегда традиционные меры почвоулучшения решают проблему рационального землепользования.

При наблюдении за жизнью организмов в природе возникает ряд вопросов. Почему переселение из одной среды обитания в другую для одних видов завершается успешно, а для других – нет? Почему одни виды могут жить в сильно изменяющихся условиях среды, а другим для жизни требуется относительное постоянство этих условий?

Объяснить эти особенности позволили экологические знания о жизнедеятельности организмов в зависимости от силы воздействия экологических факторов. Так, любая ответная реакция организма на действие фактора среды в конечном итоге отражается на его жизнедеятельности. Она зависит не только от природы фактора, но и от силы и продолжительности его воздействия на организм (дозы фактора).

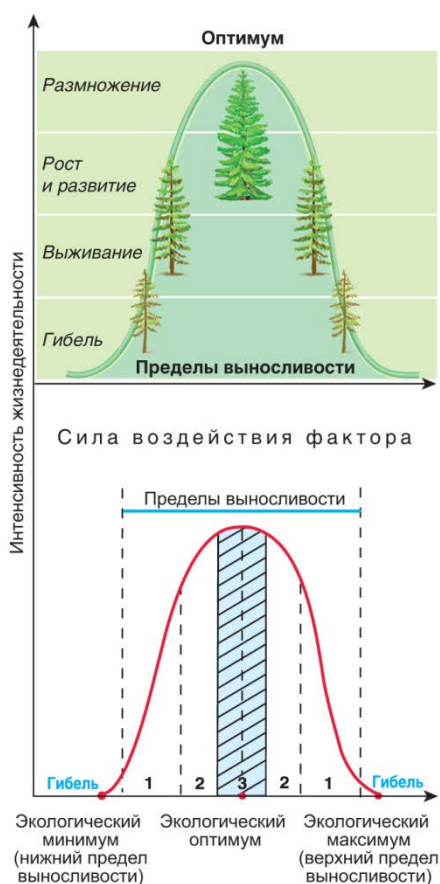


Рис. 1.1. Зависимость жизнедеятельности организма от силы экологического фактора:
1 – зона пессимума; 2 – зона нормальной жизнедеятельности; 3 – зона оптимума

Несмотря на разнообразие экологических факторов, был выявлен ряд общих закономерностей в ответных реакциях живых организмов.

Теоретически зависимость жизнедеятельности организма от силы воздействия фактора в общем виде можно выразить куполообразной кривой (рис. 1.1). В реальной ситуации эта кривая, как правило, не бывает идеально симметричной. Как видно из графика, организм проявляет жизнедеятельность не при любой силе воздействия фактора, а в определенном ее диапазоне. Этот диапазон ограничен минимальным и максимальным значениями силы воздействия фактора, переносимыми организмом. Минимальное значение силы воздействия фактора, при котором начинается проявление жизнедеятельности организма, называется экологическим минимумом или нижним пределом выносливости, а максимальное значение, при котором жизнедеятельность организма прекращается, – экологическим

максимумом или верхним пределом выносливости. Разные виды могут существенно различаться по этим значениям. В зоне умеренного климата экологический минимум по температуре для древесных растений лежит в области отрицательных температур. Для травянистых растений он немного выше 0°C (пырей ползучий, тимфеевка луговая, пас-

тушья сумка), а для некоторых культурных растений (огурец, томат) он не ниже 10 °С. Следовательно, для каждого вида характерны свои пределы выносливости.

Пределы выносливости, или толерантности (от лат. *tolerantia* – терпение, выносливость), – диапазон силы воздействия фактора, в котором возможна жизнедеятельность организма. Если сила воздействия фактора выходит за эти пределы, то жизнь организма в данной среде становится невозможной и он погибает. В пределах выносливости жизнедеятельность организма сильно варьируется в зависимости от степени выраженности фактора. Но можно выделить три зоны воздействия фактора, в которых организм проявляет характерную ответную реакцию:

1) зона пессимума (лат. *pessimum* – причинять вред), или зона угнетения, – диапазоны (их два) силы воздействия фактора, в пределах которых жизнедеятельность организма снижена. При такой силе воздействия фактора невозможны рост и развитие организма, но сохраняется возможность для его существования;

2) зона нормальной жизнедеятельности, или зона нормы, – диапазоны (их два) силы воздействия фактора, в пределах которых наблюдаются рост и развитие организма. Однако данная сила воздействия фактора неблагоприятна для его размножения;

3) зона оптимума (лат. *optimum* – наилучший) – диапазон силы воздействия фактора, в пределах которого организм проявляет максимальную жизнедеятельность. При такой силе воздействия фактора наблюдаются его рост, развитие и размножение.

Для некоторых видов организмов в зоне оптимума можно выделить конкретное значение силы фактора, наиболее благоприятное для жизнедеятельности. Его называют экологическим оптимумом. Однако чаще всего наилучшие показатели жизнедеятельности наблюдаются в определенном диапазоне силы воздействия фактора, то есть в зоне оптимума.

Таким образом, закономерностями воздействия факторов среды на организм являются: экологический минимум, экологический максимум, пределы выносливости. В пределах выносливости можно выделить зоны пессимума, нормальной жизнедеятельности и оптимума.

У всех видов организмов в процессе эволюции выработалась способность воспринимать силу воздействия факторов среды в тех пределах, которые благоприятно влияют на их жизнедеятельность. Виды, долго жившие в относительно стабильных условиях среды, утратили

способность выдерживать значительные отклонения факторов от их оптимальных значений. В то же время виды, которые были подвержены существенным колебаниям факторов, стали выносливыми по отношению к сильно изменяющимся условиям среды. Врожденное свойство видов приспосабливаться к тому или иному диапазону изменения факторов среды называется экологической пластичностью или экологической валентностью. Экологическая валентность вида шире экологической валентности отдельной особи. У взрослого организма она шире, чем у молодого.

В зависимости от экологической пластичности у организмов имеются разные пределы выносливости к различным экологическим факторам. В связи с этим одни виды обитают в сильно изменяющихся условиях среды, а другим для жизни требуется относительно постоянство этих условий. Поэтому переселение из одной среды обитания в другую для одних видов завершается успешно, а для других заканчивается гибелью.

В зависимости от пределов выносливости виды разделяют на две группы: стенобионты и эврибионты. Стенобионты (от греч. *stenós* – узкий) – виды организмов, имеющие узкие пределы выносливости. Они способны существовать на ограниченных территориях с относительно постоянными условиями среды. Таким образом, стенобионты маловыносливые в отношении изменяющихся условий среды. Их представителями являются типичные обитатели морей и пресных водоемов. Стенобионтность ограничивает возможность расселения и обуславливает локальное распространение видов.

Но у разных видов значительно больше общего, чем отличий. Все они состоят из мельчайших частиц – химических элементов. По единому плану реализуется их наследственная программа развития, но бывает достаточно и незначительных отклонений, чтобы тот или иной вид приобрел специфические качества. Например, озимая рожь, озимая пшеница и озимая тритикале в отличие от яровых форм нуждаются во временном действии низких температур, без такой «закалки» процесс развития их подавляется и не завершается образованием семян; рису и некоторым другим видам необходимо затопление и т. д.

Воздействие на растения неблагоприятного фактора (недостаток или избыток элементов питания, влияние неблагоприятной температуры, недостаток воды, света и т. д.), так же как и инфекционной болезни, приводит к стрессу в обмене веществ растений и к визуальному проявлению. Неинфекционный стресс – это изменение в организме

под воздействием сильных факторов химической или физической природы. Причем эти изменения могут быть на молекулярном, тканевом, органном или организменном уровне.

Стрессы, вызываемые действием неблагоприятных условий внешней среды, особенно засухой, низкой температурой и морозами, являются основными факторами, ограничивающими распространение и продуктивность растений на земном шаре. Морозы и засухи в основном определяют ареал распространения культурных растений и их урожайность, а также продуктивность естественных лесов и лугов. Эти факторы оказывают сильное влияние на уровень мирового производства продуктов питания, качество, доступность и цены пищевых продуктов. Кроме того, они оказывают косвенное влияние на мировую торговлю, социальные и экономические условия и здоровье населения нашей планеты. Исследования стрессов, вызываемых неблагоприятными внешними условиями, могут принести быструю и реальную выгоду путем увеличения и стабилизации продуктивности культурных растений, уменьшения потерь, оптимизации использования минеральных удобрений и водных ресурсов.

Было подсчитано, что понижение средней температуры на Земле только на 1 °C приведет к снижению мирового производства риса на 40 %. Этот пример является иллюстрацией того, какие отрицательные последствия могут вызвать небольшие изменения климата. В равной степени огромно и положительное воздействие небольших изменений микроклимата.

В целом проблему видоспецифичности и рационального землепользования следует рассматривать с точки зрения ближайшей и отдаленной перспективы, и решается она с позиции культуртехнических и физиолого-генетических мероприятий. Первые предполагают рациональное размещение растений по земельным районам в соответствии с их особенностями и использование приемов дифференциальной агротехники. Вторые рассчитаны на перспективу и сводятся к детальному морфоанатомическому и физиолого-биохимическому исследованию растений отдельных экологических групп для осуществления направленного генетического вмешательства и создания устойчивых растительных форм.

Важного повышения устойчивости можно достигнуть путем исследования генетики устойчивости к стрессам техническими воздействиями на физиологию сельскохозяйственных растений. В результате это

позволит осуществить направленное селекционное вмешательство в природу растений.

Например, повышение морозостойкости citrusовых деревьев, озимых злаков, картофеля, цветков листопадных плодовых деревьев и теплолюбивых овощных растений на 2 °С сильно повлияло бы на продуктивность этих культур. Так, увеличение морозостойкости озимой пшеницы на 2 °С может распространить ее производство на обширные площади, используемые сейчас под яровую пшеницу, урожайность которой на 25–40 % ниже.

В ограниченных масштабах можно создавать условия, необходимые для выращивания сельскохозяйственных культур и снижения риска повреждения неинфекционными заболеваниями. Этому могут служить возведение теплиц, проведение мелиоративных мероприятий, применение росторегуляторов, индукторов иммунитета, внесение в почву макро- и микроудобрений, затенение растений и т. д. Однако нужно помнить, что вмешательство в среду в глобальных масштабах чревато нежелательными последствиями, приводящими к нарушению природных комплексов, сбалансированное равновесие которых складывалось веками.

Симптомы неинфекционных заболеваний сходны с симптомами инфекционных болезней. Они связаны с изменениями окраски или формы органов растения. Это может быть хлороз листьев, ожог листьев и плодов, опадение завязей, скручивание листовых пластинок, гибель растения. Главный вред неинфекционных болезней такой же, как и инфекционных заболеваний – ухудшение качественных и количественных показателей сельхозпродукции. Недобор урожая варьируется в очень высоких пределах – от минимальных до полной гибели.

Классификация неинфекционных болезней

Неинфекционные заболевания принято систематизировать по характеру воздействия факторов окружающей среды на растения.

Различают следующие типы заболеваний.

Нарушение питания – недостаток или избыток элементов минерального (азот, железо, калий, магний, сера, фосфор, кальций, микроэлементы) и органического питания. Симптоматика различна.

Нарушение климатических условий выращивания – нарушение водного режима, температурного режима, влажности воздуха, продолжительности фотопериода и освещенности. Симптоматика различна.

Химический токсикоз – вызывается высокими концентрациями различных химических веществ, в том числе пестицидами. Симптомы – искривление побегов, деформация цветков, плодов, листьев, некрозы, хлорозы, опадение листьев и генеративных органов, филлогенетическая редукция и др.

Загрязнения воздуха – отравление ядовитыми примесями окружающего воздуха (диоксид серы, озон, хлор, диоксид азота и др.). Симптомы – некрозы вегетативных и генеративных органов, гибель растений и др.

Механические повреждения – повреждение растений при перевалке рассады, посадке растений на постоянное место, поддергивании растений, привязанных к шпалере, проведении агротехнических мероприятий, полегание растений и др. Симптоматика – краткосрочное привядание, снижение урожайности, гибель, появление на полегших участках подседа и подгона и др.

Тератоплазии – генетически наследуемые либо приобретенные нарушения. Причины – наследственность или результат травмирующего воздействия факторов окружающей среды на верхушечные и латеральные меристемы. Симптомы – уродливость или ненормальное развитие различных органов или всего растения.

Болезни, вызываемые действием проникающих излучений, – возникают при воздействии рентгеновских, космических, γ -лучей, α - и β -частиц. Действие зависит от дозы. Обычно летальная доза облучения составляет 2000–3000 рентген. При продолжительном облучении значительными дозами развивается лучевая болезнь.

Сопряженные заболевания. Сопряженное заболевание – это связь между неинфекционным заболеванием и следующей за ним инфекционной болезнью. Неинфекционный патологический процесс вызывает ослабление растений. В результате снижается и устойчивость к фитопатогенам. Сопряженные заболевания значительно усиливают вредоносность возбудителей инфекционных заболеваний. В частности, корневые и прикорневые гнили стеблей огурца развиваются в условиях нарушения технологии возделывания. Неблагоприятная температура, влажность, особенно резкие колебания этих факторов, ослабляют растения и снижают их устойчивость к воздействию возбудителей корневых и прикорневых гнилей огурца. В этом случае указанное заболевание выступает в качестве сопряженной болезни – ослабление растений под воздействием низкой агротехники дополняется заражением фитопатогенами – и ее распространение получает массовый характер.

Стресс, получаемый растениями, косвенным путем изменяет predisposedness их к поражению. При этом часто невозможно определить общую направленность изменений. Она зависит от ряда факторов: вида стресса, срока действия стресса, его интенсивности, взаимодействия системы «паразит – хозяин». Например, ячмень после засухи меньше поражается таким заболеванием, как гельминтоспориозная корневая гниль злаковых культур, но при этом больше поражается мучнистой росой злаковых культур.

Любые механические повреждения ветвей, стволов, плодов и других частей растения являются «воротами» для проникновения вредных микроорганизмов, находящихся обычно на поверхности органов растения, в воздухе, почве, в ящиках для сбора плодов.

При механических повреждениях коры ветвей и стволов деревьев поврежденные клетки и участки тканей отмирают, а в местах повреждений образуется раневая ткань из живых паренхиматических клеток. Часто вокруг раны получают наплывы, которые легко повреждаются морозами, и такая рана плохо зарастает, оставаясь открытой, язвенной. В результате получается заболевание, называемое раковой язвой или раком, аналогичное заболеванию, вызываемому морозом или паразитическим грибом. Открытая раковая язва служит местом проникновения различных паразитических грибов и других инфекций, которые впоследствии приводят к гибели отдельные ветви или целые деревья.

При недостатке калия в почве резко снижается устойчивость картофеля к фитофторозу, зерновых культур к ржавчине. В результате борного голодания отмирают молодые центральные листья в розетке свеклы (отмирание точки роста) и развивается сухая гниль корнеплода.

После выпадения града в садах больше бывает поражений яблок и груш фруктовой гнилью, так как возбудитель этого заболевания *Stromatinia fructigena* Aderh. проникает в мякоть плода только при наличии механического повреждения кожицы плода.

Ятрогенные болезни являются разновидностью сопряженных болезней. Под ятрогенными болезнями понимают инфицирование растений патогенами после применения пестицидов. Например, гербицид 2,4-Д снижает содержание сахаров в растении, в результате чего повышается вероятность заболевания альтернариозом.

2. ТЕМПЕРАТУРНЫЕ УСЛОВИЯ ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ

2.1. Уровни оптимальных требований растений к температуре

Жизнь растений возможна лишь в определенном интервале температур, поскольку всякая физиологическая функция сопряжена с потреблением энергии, иначе говоря, тепла. Интервал этот невелик – 1–45 °С для активной жизни, оптимальными же считаются 15–30 °С. Температурные оптимумы различны у разных растений и даже у одного растения на протяжении вегетации. Прорастание семян, например, растений умеренной зоны происходит при 8–25 °С, тропической – 15–30 °С, горных и северных районов – при 5–30 °С. Рост побегов у большинства растений умеренной зоны начинается при температурах на несколько градусов выше 0, у тропических – при 12–15 °С, а у растений севера и ранозцветающих этот процесс протекает уже при 0 °С. Температурные границы роста корней также широки. У многих растений умеренной зоны нижний предел лежит между 2 и 5 °С. Растения теплых зон предъявляют более высокие требования и нуждаются в температурах порядка 10 °С. Температурные оптимумы роста корней, таким образом, несколько ниже, чем оптимумы роста стеблей. Поэтому корни трогаются в рост обычно первыми, задолго до распускания почек, и не прекращают его до поздней осени. Способствуют этому и более выравненные температурные условия почвенной среды. Процессы деления и дифференциации клеток протекают даже зимой, хотя и очень медленно. Но для активной дифференцировки нужны высокие температуры. Оптимальная амплитуда их зависит от места обитания растения. Она выше в континентальном климате и сглаживается в условиях тропиков. Есть виды, нуждающиеся в суточном ритме температур, причем некоторые из них предпочитают более высокие температуры днем, а другие, наоборот, – ночью.

Цветение происходит в узком интервале температур. Озимые зацветают только в том случае, если на протяжении нескольких недель подвергались действию низких температур (от –3 до –13 °С). А чтобы раскрылись бутоны и созрели плоды, нужно больше тепла.

У большинства растений фотосинтез протекает в интервале температур, отличающихся от предельных значений выносливости растений лишь на 5 °С. Такая устойчивость фотосинтетического аппарата очень важна, поскольку позволяет поддерживать жизнедеятельность растений и в трудных условиях. Однако чтобы фотосинтез протекал активно

и обеспечивал не только поддержание жизни, но и нарастание фитомассы, требуются уже достаточно высокие температуры. Они, как правило, совпадают с температурами, благоприятствующими активному росту. Оптимумы фотосинтетической активности у каждого вида свои. У холодостойких они соответствуют 10 °С (ветреница дубравная), у растений умеренной зоны – 25–35 °С (овес), у теплолюбивых – 40 °С (тыква). Самая низкая температура, при которой возможен фотосинтез, равна –5...–8 °С (ель и сосна). Жизнедеятельность синезеленых водорослей происходит и при 80–90 °С.

Дыхание возможно и при отрицательных температурах (–6...–10 °С). С повышением температуры оно заметно возрастает. После 40–50 °С оно вновь резко снижается.

На питание растений также влияет температура. Чтобы питание осуществлялось нормально, необходима разница температур почвы и атмосферы. Для льна и гречихи, например, оптимальны условия, при которых температура почвы равна 10 °С, а атмосферы – 20–22 °С. Если температура в зоне корня и стебля одинакова, развитие растения подавляется. Резкое снижение температуры почвы приводит к отрицательным последствиям, поскольку в этом случае поглощение веществ корнем отстает от потребления их клетками тканей.

Влияние оказывает температура и на водный режим. Обычно с ее увеличением усиливается и транспирация у растений, что увеличивает приток воды к листьям. Но при этом в районах с очень высокими температурами интенсивный расход влаги при малых запасах ее в почве может привести к обезвоживанию организма растений. Для защиты от этого устьица таких растений закрываются, снижая тем самым интенсивность водообмена.

Тепло распределяется по поверхности Земли крайне неравномерно. Так, среднегодовая температура приэкваториальной зоны равна 25 °С, субтропической и умеренно теплой – не выше 16 °С, умеренно холодной и холодной – ниже 0 °С. Большое влияние на жизнь растения оказывают и межсезонные колебания температур. В наиболее выгодном положении в этом отношении оказываются растения приэкваториальной зоны. Здесь колебания температур составляют не более 5 °С и вегетация возможна круглый год. По мере продвижения к полюсам условия меняются. В субтропиках сезонные колебания температур могут достигать 10–15 °С и 1–4 месяца в году там бывают прохладными. В умеренно холодной и холодной зоне колебания температур еще

шире – резкая смена времен года сопровождается жарким летом и морозной зимой.

Распределение тепла по зонам зависит в первую очередь от положения Земли по отношению к Солнцу. Обращенная к Солнцу экваториальная часть нагревается больше, а по обе стороны от него – меньше. Приток тепла меняется на протяжении суток (вращение Земли вокруг своей оси) и в течение года (вращение Земли вокруг Солнца). Океан, благодаря свойству воды аккумулировать тепло, смягчает колебания температур, снижая их летом и повышая зимой. На местное распределение тепла влияют и такие факторы, как экспозиция склона, густота стояния растений, минералогический состав и влажность почвы.

Относительно сильные морозы со среднегодовым минимумом до -20°C зафиксированы на более 40 % поверхности территории Земли. Примерно на четверти суши бывают периоды с отрицательными температурами, и только на одной трети ее температура не опускается ниже 0°C . Такие условия не соответствуют оптимальным требованиям. Жизнь в таких температурных режимах возможна благодаря способности снижать, при необходимости, обменные процессы и впадать в состояние покоя. Например, хвоя сосны в летнее время гибнет даже от кратковременных заморозков ($-2\dots-5^{\circ}\text{C}$), зимой же выдерживает длительные морозы (более -40°C); ветки черной смородины, обычно чувствительные к низким температурам в период вегетации, после закаливания в экспериментальных условиях, приводящих к покою, сохраняют жизнеспособность при -253°C . То же самое происходит при слишком высоких температурах. Типичные представители жарких мест – суккуленты выдерживают 66°C благодаря малоактивному образу жизни. Еще большую устойчивость к высоким температурам проявляют синезеленые водоросли – существование их возможно при $85\text{--}90^{\circ}\text{C}$. Рекордсменом жароустойчивости являются споры сенной палочки, выдерживающие в течение нескольких часов температуру до 100° . И это при том, что белки цитоплазмы свертываются при температуре 70°C .

Многие тропические и субтропические виды не способны жить в умеренной полосе только из-за зимних температурных условий, даже несмотря на то что имеют фазу покоя. Табак, фасоль, тыква страдают от понижения температуры до $2\text{--}5^{\circ}\text{C}$, банан и какао не выдерживают 8°C .

В связи с неравнозначной реакцией растений на температурные факторы у экологов различают холодолюбивые (криофильные) и тепло-

любивые (термофильные) виды. Первые приурочены к полярным и высокогорным областям, а также к холодным местообитаниям умеренных широт. Вторые обитают в тропическом и субтропическом климате, а в умеренных поясах – на хорошо прогреваемых участках. В физиологии прижилась иная классификация: различают морозо-, жаро- и холодоустойчивые виды, выдерживающие соответственно экстремально низкие, высокие и низкие положительные температуры.

2.2. Болезни, вызываемые низкими температурами

2.2.1. Вымерзание

Очень низкие температуры не являются физиологической потребностью растений. Действие их всегда отрицательно. В силу снижения температуры зимой ограничено расселение многолетних теплолюбивых культур на территориях, где летние условия вполне благоприятны для них. Это отмечается даже в том случае, если холодные периоды длятся недолго. От чрезмерно низких температур иногда страдают и местные виды. Жесткие условия, типичные и нетипичные для тех или иных районов, являются мощным эволюционным фактором, выбраковывающим случайные виды и формирующим тип растительности, соответствующий определенным условиям существования. Однако в процессе эволюции отобрались и растения, способные избегать неблагоприятных воздействий и тем самым жить в достаточно нетипичной для себя среде. Поэтому в каждом конкретном районе обитают истинно устойчивые и лжеустойчивые виды. У первого вида отмечается физиолого-биохимический тип приспособления (устойчивость приобретает протоплазма и заключенные в ней органеллы). Существование лжеустойчивых видов обусловлено выработкой различных признаков и свойств, позволяющих растениям уклоняться от прямого воздействия довлеющего фактора. Условно этот тип приспособления назван морфоанатомическим. К морфоанатомическим формам защиты от низких температур можно отнести сокращение линейных размеров и изменение формы роста растений. Обычно высокорослые в средней полосе береза и ива не превышают высоты снежного покрова на севере (рис. 2.1, 2.2). Все, что выступает из-под снега, подвергается вымерзанию – «стрижке холодом». Так с помощью довольно простых приемов природа приводит в соответствие тип растения и условия произрастания.



Рис. 2.1. Береза умеренной широты



Рис. 2.2. Береза северной широты

В холодных районах распространена и так называемая подушкообразная форма роста. Растения-подушки, или подушкообразные растения, или растения подушковидной формы – жизненная форма растительных организмов, для которой характерны многочисленные короткие, интенсивно ветвящиеся побеги, без явно выраженного главного

ствола, между которыми накапливается субстрат, состоящий из отмерших частей растения и характеризующийся своеобразной, круглой, подушкообразной формой (рис. 2.3). Годичный прирост всех побегов одинаков и ничтожен по величине. Такие растения принадлежат к различным семействам и родам (азорелла – к семейству зонтичных, проломник – к семейству первоцветных).

Обычно растут в районах с крайне неблагоприятными климатическими и почвенными условиями, на освещенных открытых местообитаниях – в тундрах, пустынях, горах, на океанических побережьях. Температура внутри подушки может превышать температуру окружающего воздуха на 10–15 °С.



Рис. 2.3. Подушкообразное растение
смолевка бесстебельная

Более сложной формой защиты от морозов является периодический переход сравнительно высоких деревьев к горизонтальному росту и образование стелющихся форм – стланцев. Так ведет себя, например, костенец зонтичный и кедровый стланник. У последнего крона, возвышающаяся в летнюю пору над землей на 2,5 м, осенью опускается до уровня 50–60 см, подготавливая себя к зимовке под снегом (рис. 2.4).

В какой-то мере «имитация» защиты от холода в форме геотропных проявлений, т. е. изгибания по направлению к земле, развита и у дуба и липы. В морозные дни их ветви провисают вниз, а при потеплении выпрямляются.

Наряду с ростовыми реакциями у растений, обитающих в условиях холодных зим, широко проявляется способность к избавлению от чувствительных к низким температурам частей и сохранению органов размножения: луковиц, корневищ, почек, которые на зиму укрываются. Например, клетки корня клевера и люцерны с наступлением холодов сокращаются в продольном направлении и расширяются в поперечном, втягивая тем самым точку роста в землю. Ежегодное отмирание вегетативных органов и длительное существование семян однолетних яровых также относится к рассматриваемому явлению.



Рис. 2.4. Кедровый стланник

Средством защиты от неблагоприятных факторов служит и такое интересное явление, как озимность. Для определенных фаз развития ряда зимующих растений нужны низкие температуры, поэтому в летне-осенний период развитие их задерживается на устойчивой к морозам фазе. Наступающие холода не застают, таким образом, растения «врасплох», а, наоборот, создают условия для подготовки их к вегетации в теплый период следующего года.

Для предотвращения льдообразования и чрезмерной потери (вымораживание) воды зимой у растений иногда скручиваются листья, что уменьшает испаряющую поверхность и формирует своеобразный внутрилистовой климат, или развиваются признаки ксероморфности, т. е. уменьшаются размеры клеток и количество устьиц. Хвойные рас-

тения отличаются высокой морозоустойчивостью, обладают хорошо выраженными признаками ксероморфности.

Повреждение растительных клеток в цикле заморзания-оттаивания может произойти в разное время:

- 1) во время заморзания;
- 2) после достижения равновесного заморзания;
- 3) во время оттаивания;
- 4) после оттаивания.

В результате действия отрицательных температур вода в растении превращается в лед. Имеется три типа образования льда (табл. 2.1).

Таблица 2.1. Типы образования льда

Внеорганный	Внеклеточный	Внутриклеточный
Рядом с меристематическими тканями	Наблюдается у всех зимующих растений (травянистые, кустарники, древесные и др.)	Редко наблюдается в природе
Наименее вредоносен	Результат медленного охлаждения (1–5 °C/ч)	Результат быстрого перепада температуры (10 °C/мин)
	Может не вызывать повреждения мембран	В естественных условиях всегда летален для клетки

Внеорганный тип образования льда присущ, в частности, почкам зимующих растений, находящимся в состоянии покоя. Из всех видов образования льда наименее вредоносен для растения.

Если лед образуется внутри клеток, то происходит их гибель даже у морозостойких растений. Как правило, такой тип льдообразования при отрицательных температурах происходит в клетках теплолюбивых и холодостойких растений, и причиной гибели при этом является механическое разрушение клеток под влиянием кристаллов льда.

При этом внутриклеточное заморзание паренхимных клеток явно подразделяется на 2 типа: вспышкообразное и замедленное. Первый тип характеризуется внезапным заморзанием, проявляющимся в немедленном потемнении всей клетки, тогда как при втором типе рост льда в клетке ясно виден. Скорость роста льда внутри этих клеток четко указывает на степень переохлаждения содержимого клетки к моменту начала льдообразования. Высокая скорость охлаждения способствует вспышкообразному заморзанию клетки. Вместе с тем различие в типе заморзания определяется не только скоростью охлаждения, но и

свойствами самой клетки. Клетки органов неустойчивых растений, например плодов томата, дыни или стручков фасоли, обычно замерзают по типу вспышки даже при медленном охлаждении. В то же время паренхимные клетки различных овощных культур, таких как капуста, турнепс, сахарная свекла и шпинат, которые способны закаливаться, обычно в летний период, даже при средней скорости охлаждения, например 4 °C в минуту, замерзают по замедленному типу. При этом замерзание распространяется по клетке непрерывно, но с короткими интервалами при переходе от клетки к клетке. В этом случае лед внутри клетки растет не из одной точки, а широким фронтом или со стороны поверхности клетки, прилегающей к соседней, уже замерзшей. Отсюда несколько гладких фронтов льда растут параллельно друг другу к противоположной стороне клетки и достигают ее приблизительно за полсекунды или несколько секунд. Содержимое клетки целиком концентрируется между массами этих ледяных кристаллов. Замерзшие таким образом клетки выглядят довольно прозрачными и светлыми в противоположность значительно более темным клеткам, характерным для вспышкообразного замерзания.

Тонкие полоски эпидермиса различных травянистых растений также являются удобным объектом для наблюдения замерзания клеток. Очень интересные данные по динамике процесса замерзания клеток были получены много лет назад на эпидермисе лука. В умеренно переохлажденном состоянии, например при температуре на несколько градусов ниже точки замерзания выжатого из ткани сока, замерзание идет по типу вспышки, потемнение начинается с одного конца клетки и очень быстро, обычно за доли секунды, волнообразно достигает другого конца. Такое вспышкообразное замерзание начинается с точки инокуляции ткани и последовательно от одной к другой клетке распространяется через всю полосу ткани с большой скоростью. В момент вспышки клетка сильно мутнеет и темнеет, однако вскоре заметно светлеет. При очень низкой температуре замерзшая клетка долгое время остается мутной.

В момент внутриклеточного замерзания структура протопласта полностью разрушается. Слои цитоплазмы вследствие образования дендрических кристаллов льда имеют грубогранулярную структуру, затем светлеют, так как разрушенная цитоплазма быстро концентрируется вокруг растущих масс льда, что иногда приводит к образованию сетчатой структуры. Ядро деформируется в плотную гранулярную массу. Вакуоль трансформируется в множество глобул, состоящих из

концентрированного клеточного сока и пузырьков газа, включенных в массы льда. Чем ниже температура заморозания, тем более разветвлен фронт льда в клетке. Это приводит к образованию большого числа мелких капелек сока, включенных в ледяную массу. По этой причине при быстром, т. е. вспышкообразном, внутриклеточном заморозании клетка темнеет. Сразу же после оттаивания такой клетки разрушенное ядро имеет губчатую структуру, существенно отличающуюся от той, которая возникает при денатурации от внеклеточного заморозания.

Установлено, что клетки различных организмов могут переносить внутриклеточное заморозание, если заморозание и оттаивание проходят достаточно быстро и формируются очень мелкие, безопасные для клетки кристаллы льда, которые затем быстро тают, не успевая вырасти до опасных размеров. Однако такое безопасное льдообразование в клетках возможно лишь при чрезвычайно быстром охлаждении, свыше 1000 °C/мин. Поэтому можно с уверенностью утверждать, что в природе нет растений, способных переносить внутриклеточное заморозание.

Внеклеточное же льдообразование, несмотря на все его отрицательные последствия, оказалось единственно возможным и наиболее распространенным путем выживания растений при отрицательных температурах. Суть патологического процесса при внеклеточном льдообразовании состоит в том, что при низких температурах вода выходит из растительных клеток в межклетные пространства ткани, где она замерзает с образованием кристаллического льда. Выкристаллизовавшийся лед действует как сухой воздух, иссушая клетки и сильно изменяя их осмотические свойства. При этом клетка обезвоживается, теряется тургор. А растущие кристаллы льда производят механическое сжатие и ранение клеток. В результате действия двух факторов – обезвоживания и сжатия – происходит необратимое свертывание коллоидных веществ клеточной плазмы, выход ионов K^+ и сахаров из клеток (повреждение мембран и транспортных систем).

Первоначально полагали, что предзимнее снижение оводненности тканей, предотвращающее льдообразование, обуславливает морозоустойчивость. Были и экспериментальные подтверждения этому. В опытах с черной смородиной эффекта устойчивости к низким температурам удавалось достичь только при обязательном обезвоживании тканей. В противном случае образующиеся в них при промораживании кристаллы льда вызывали необратимые повреждения ультраструктуры клеток. Однако истинная природа морозоустойчивости стала прояс-

няться после того, как было установлено отрицательное влияние межклеточного льда, образующегося в период перезимовки растения. Выяснилось, что в процессе льдообразования растения страдают не столько от механических повреждений, сколько от обезвоживания. Получался парадокс: обезвоживание необходимо для предотвращения льдообразования и повышения морозоустойчивости и вместе с тем оно вызывает повреждения растений. Тем не менее противоречия здесь нет. Для повышения морозоустойчивости нужно умеренное обезвоживание растений, чтобы предотвратить образование крупных кристаллов льда, чрезмерно обезвоживающих ткани.

Поврежденные морозом растения имеют вид как бы обваренных, они утрачивают тургор, листья их буреют и засыхают. При оттаивании клубней картофеля или корнеплодов сахарной свеклы вода легко вытекает из тканей. Такое явление длительное время объясняли разрывом клеточных стенок под влиянием льда, образующегося в тканях растений. Однако установлено, что лед образуется главным образом в межклетниках и клеточные стенки остаются неповрежденными. Но, как отмечалось выше, гибель растений под влиянием морозов обуславливается изменениями, происходящими в протопласте, его коагуляцией.

Не всякое образование льда приводит к гибели клеток. Так, если льда образуется немного, то после оттаивания растение может остаться живым. Например, в листьях капусты, выдержанных при температуре $-5...-6^{\circ}\text{C}$, образуется некоторое количество льда, воздух из межклетников вытесняется, и листья становятся прозрачными. Однако образование льда в межклетниках опасно, и после оттаивания листья возвращаются в нормальное состояние.

Морозоустойчивость характеризует способность растений выжить при действии отрицательной температуры. Разные растения переносят зимние условия, находясь в различных состояниях. У однолетних культур зимуют семена (яровые растения), раскустившиеся растения (озимые), у двулетних и многолетних – клубни, корнеплоды, луковицы, корневища, взрослые растения. Способность озимых, многолетних травянистых и древесных плодовых культур перезимовывать обуславливается их достаточно высокой морозоустойчивостью. Ткани этих растений могут замерзать и даже промерзать насквозь, однако растения при этом не погибают. Морозоустойчивость формируется в процессе онтогенеза под влиянием определенных условий внешней среды в соответствии с генотипом, связана с явлением покоя и не является постоянной.

На процесс замерзания растений решающее влияние оказывают:

- количество свободной воды и сахаров, содержащееся в клетках (чем больше в органе растения воды – тем больше он подвержен замерзанию);

- состояние растения или его органа (более стойки к замерзанию части растения, которые находятся в покоящемся состоянии);

- концентрация клеточного сока (насыщенный растворимыми углеводами орган менее подвержен вымерзанию);

- генотип растения (до недавнего времени понимание свойства низкотемпературной устойчивости базировалось главным образом на физиологической и биохимической основе. В настоящее время выявлены гены, отвечающие за устойчивости к морозу);

- скорость снижения температуры (постепенное снижение температуры со скоростью 0,5–1,0 °C/ч приводит к образованию кристаллов льда прежде всего в межклетниках и первоначально не вызывает гибели клеток. Однако последствия этого процесса могут быть губительными для клетки. При быстром понижении температуры образование льда, как правило, происходит уже в протопласте клетки. В результате отмечается денатурация белков протоплазмы, кристаллами льда повреждаются клеточные структуры и клетки погибают);

- условия, предшествовавшие наступлению морозов и влияющие на характер льдообразования (в протопласте клетки или в межклеточном пространстве);

- физиологическое состояние (состояние плазмалеммы, обмен веществ, образование сложных органических соединений, масса цитоплазмы. В клетках внутренние слои цитоплазмы повреждаются раньше, чем плазмалемма, которая способна к быстрому новообразованию за счет молекул остальной массы цитоплазмы. Недостаточно закаленные клетки не могут быстро восстанавливать плазмалемму).

Каждая клетка имеет свою границу обезвоживания и сжатия. Переход этих границ, а не только снижение температуры – причина гибели клеток. Такое явление следует рассматривать не как непосредственное влияние холода на протопласт, а как действие, вызывающее обезвоживание протопласта вследствие вымораживания воды.

Разные растения по-разному реагируют на образование льда в тканях:

- клубни картофеля, георгина погибают сразу;

- капуста, лук переносят умеренное промораживание;

– озимые зерновые культуры (рожь, пшеница) выдерживают понижение температуры до $-15...-20^{\circ}\text{C}$.

– наиболее выносливы зимующие почки лиственных и иглы хвойных деревьев.

Нечувствительность к морозам достигается физико-химическими изменениями в клетках. В зимующих листьях и других частях растения накапливается много сахара, а крахмала в них почти нет. Сахар защищает белковые соединения от коагуляции при вымораживании, и поэтому его можно назвать защитным веществом. При достаточном количестве сахара в клетках повышаются водоудерживающие силы коллоидов протопласта, увеличивается количество прочносвязанной и уменьшается содержание свободной воды. Связанная с коллоидами вода при действии низких температур не превращается в лед. У ряда древесных пород в результате преобразования углеводов в коровой паренхиме накапливаются жиры и липоиды, которые не замерзают и проявляют защитное действие в зимний период. Кроме того, белковые вещества, частично гидролизуясь, переходят из менее устойчивой в более устойчивую форму азотсодержащих веществ – аминокислоты, которые при замерзании в меньшей мере подвергаются денатурации.

На морозоустойчивость растений оказывает влияние фотопериод. И. И. Туманов предложил теорию трехэтапного повышения устойчивости растений, которое начинается с вхождения многолетних растений в органический, а озимых злаков в вынужденный покой. Обязательным внешним условием для вступления древесных растений и кустарников в состояние покоя является укорочение длины дня и в меньшей мере – пониженная температура. При коротком световом дне происходит снижение содержания ауксинов и гиббереллинов или значительное повышение количества абсцизовой кислоты. В результате тормозится рост апикальных меристем и растения переходят в состояние глубокого (органического) покоя. Например, длинный день способствует образованию в листьях черной смородины стимуляторов роста, а короткий – накоплению ингибиторов. В целом этот процесс не приводит к значительному повышению морозостойкости растений. Вхождение в состояние покоя является для многолетних растений необходимой основой для последующей адаптации сначала при низких положительных температурах (I фаза закалывания), а затем при небольших морозах (II фаза закалывания).

Морозоустойчивость повышается под действием закалывания – приобретения обратимой физиологической устойчивости к неблаго-

приятным воздействиям внешней среды. Сущность ее состоит в том, что у растений под влиянием низких положительных температур (до 10 °C) и умеренной влажности почвы накапливаются сахара и другие соединения – первая фаза закаливания. Излишняя влажность почвы при дождливой осени затрудняет этот процесс, повышая вероятность образования внутриклеточного льда в последующем и гибели растений. Накапливающаяся в тканях абсцизовая кислота увеличивает проницаемость мембран для воды и водоотдачу клеток. К концу I фазы закаливания все зимующие растения переходят в состояние покоя. Однако процессы закалки и перестройки обмена веществ продолжаются.

Прекращение роста – необходимое условие прохождения первой фазы закаливания. Озимые злаки проходят первую фазу при среднесуточной температуре 0,5–2 °C за 6–9 дней, древесные – за 30 дней. За это время количество сахаров в озимых растениях возрастает до 22 % на сырую массу, что близко к содержанию сахаров в корнеплодах лучших сортов сахарной свеклы. Пониженные температуры в ночное время значительно снижают расход на дыхание и процессы роста. В результате в клетках растений накапливаются сахароза, другие олигосахариды, растворимые белки и т. д., в мембранах возрастает содержание ненасыщенных жирных кислот, снижается температура замерзания, отмечается некоторое уменьшение содержания внутриклеточной воды.

Дальнейшее повышение морозоустойчивости происходит уже при отрицательных температурах (немного ниже 0 °C), которые не повреждают клетки, – вторая фаза закаливания. Для травянистых растений она может протекать и под снегом. Длится она около 2 недель при постепенном снижении температуры до –10...–20 °C и ниже со скоростью 2–3 °C в сутки. При этом фотосинтез у большинства растений прекращается. В этой фазе наблюдается частичная потеря воды клетками. Под действием сахаров, накопившихся в клетках, изменяются биокolloиды и возрастает относительное количество коллоидно-связанной воды. Такие изменения придают биокolloидам устойчивость к низким температурам.

В связи с этим надо иметь в виду, что низкая температура всегда вызывает остановку роста ткани. Листья капусты являются единственным примером, противоречащим этим наблюдениям.

Существуют некоторые разногласия относительно требований к температурному и световому режимам, необходимым для развития

максимальной устойчивости. Эта несогласованность часто связана с разнообразием тканей, а также различными экспериментальными условиями и методами, которые используют для оценки повреждений от морозов в разных лабораториях. Более детально были проведены исследования на озимых зерновых культурах и озимом рапсе.

Первая фаза у озимого рапса индуцируется снижением температуры до 5 или 2 °С, в результате исходная морозостойкость, которая составляет для листьев рапса –5 °С, повышается на 4–5 °С.

Вторая фаза связана с небольшими морозами (от 0 до –2...–3 °С) и не проходит в естественных условиях, если минимальная температура воздуха не снижается ниже 0 °С; на этой стадии может достигаться максимальная устойчивость тургесцентных тканей, если температурные условия, предшествующие закаливанию, были благоприятны для роста.

Сходные температурные условия требуются для закаливания растений люцерны, красного клевера, а также листьев капусты. Опыты Гринье и др. показали, что растения озимой пшеницы могут развивать максимальную устойчивость при постоянной пониженной температуре 1 °С.

Содержание незамерзающей (связанной) воды в тканях зимостойкой пшеницы почти в 3 раза выше по сравнению с незимостойкой. В период закаливания растений высокоморозоустойчивого сорта озимой пшеницы при температуре, близкой к 0 °С, количество сахаров в хлоропластах листьев увеличивалось в 2,5 раза. Следовательно, сахара оказывают стабилизирующее действие на клеточные структуры. В опытах была установлена связь зимостойкости озимой пшеницы с содержанием сахаров в узлах кущения. Так, в листьях в декабре содержание растворимых углеводов достигает 18–24 % (на сухое вещество), а в узлах кущения – 39–42 %. Менее зимостойкий сорт озимой пшеницы расходовал углеводов за зиму 23 %, а более зимостойкий сорт – всего 10 %.

Если осенью погода ясная и прохладная, озимые хлеба хорошо перезимовывают, так как первая фаза закаливания у них проходит в благоприятных условиях.

В итоге на морозоустойчивость растений особенно заметное влияние оказывают условия закаливания растений в осенний период, определяемые в первую очередь соотношением числа ясных дней с пониженными положительными температурами ночью и числа пасмурных дождливых дней с относительно сближенными высокими температу-

рами днем и ночью. Чем это соотношение выше, тем лучше условия для закалики. При неустойчивой осенней и зимней погоде приобретенная в процессе закалики морозоустойчивость снижается. Переход к состоянию покоя всегда сопровождается повышением устойчивости, а от состояния покоя к росту – снижением ее. Повышение температуры весной сопровождается противоположными закаливанию физиолого-биохимическими изменениями – происходит процесс раззакаливания растений. Поэтому весной такие растения могут погибать даже от небольших заморозков.

При закаливании озимых растений свет необходим не только для накопления в клетках защитных веществ в процессе фотосинтеза, но и для поддержания ультраструктуры протопласта и ростовых процессов.

Если I фаза закаливания повышает морозоустойчивость озимой пшеницы с -5 до -12 °C, то II фаза – до $-18...-20$ °C, а у озимой ржи – до $-20...-25$ °C.

Способностью к закаливанию обладают не все растения. Например, теплолюбивые культуры (фасоль, рис, огурец) при длительном пребывании при температурах немного выше 0 °C не только не становятся устойчивыми, а сильнее повреждаются или даже погибают. У чувствительных форм предзимняя согласованность обменных процессов выражена слабее. В силу чувствительности к осенним температурам они не способны даже к сахаронакоплению, с которого и начинается принципиальная предзимняя перестройка метаболизма.

Для приобретения способности к закаливанию растения должны закончить процессы роста. Разные органы растений имеют неодинаковую способность к закаливанию. Так, листья листопадных плодовых деревьев (яблоня, груша, вишня) не обладают способностью к закаливанию, а цветочные почки закаливаются хуже, чем листовые. У вегетирующих растений легко вымерзают растущие и не закончившие рост органы. Выносливость растений к низким температурам в этот период незначительная. В естественных условиях к закаливанию способен лишь организм в целом, при обязательном наличии корневой системы, так как в корнях вырабатываются вещества, повышающие устойчивость растения к морозу. Закаливание может не произойти, если по каким-либо причинам (засуха, поздний посев, посадка и др.) произошла задержка развития растений. Например, если в течение лета у плодовых из-за летней засухи процессы роста не успели закончиться. Причиной отсутствия закаливания может служить избыточное азотное питание, которое удлинит период роста до поздней осени.

Морозостойкость различных сортов определяется как количеством сахаров, накопленных в осенний период, так и экономным расходованием их в течение зимы. У растений в зимний период с понижением температуры содержание моносахаридов (глюкозы и фруктозы) увеличивается за счет расщепления сахарозы на глюкозу и фруктозу. Это «молекулярный актив» зимующего растения (возрастает концентрация клеточного сока, что снижает точку его замерзания).

На морозоустойчивость также оказывает влияние происхождение конкретного сорта. В районах с неустойчивой весной и частым возвращением весенних холодов новые побеги образуются медленно и неодновременно из почек, находящихся в состоянии покоя в узлах кущения. Наоборот, у злаковых, возделываемых в районах с устойчивым и большим снежным покровом, наблюдается дружное прорастание всех спящих почек узла кущения, что свидетельствует о приспособленности к прохождению озимыми растениями зимнего покоя. При этом глубина залегания узла кущения и мощность его развития зависят от качества семян, способа посева, обработки почвы и оказывают большое влияние на перезимовку озимых. Обычно, когда узел кущения находится близко от поверхности (1,5 см), такие растения менее зимостойки, чем растения с более глубоким залеганием узла кущения (3–4 см).

Рассматривая действие отрицательных температур, следует обратить внимание и на явление витрификации. Это переход жидкости (воды) при понижении температуры в стеклообразное состояние. Явление витрификации воды в растительных клетках наступает при резком охлаждении ниже -20°C . Застывшая растительная ткань в виде аморфной стекловидной массы долго сохраняет свою жизнеспособность. Условия витрификации клеток изучали у древесных растений и озимой пшеницы. При медленном отогревании замерзшей ткани жизнеспособность клеток восстанавливалась, а при быстром наблюдалось их отмирание, так как сильно в обезвоженный протопласт мгновенно поступает в большом количестве талая вода, повреждая ядро, хлоропласты и цитоплазму, в результате чего утрачивается полупроницаемость плазмалеммы. Очевидно, при таких условиях происходит быстрое смещение структурных частиц по отношению друг к другу, что приводит к разрушению субмикроскопической структуры протопласта, и он отмирает (И. И. Туманов).

2.2.1.1. Морозоустойчивость картофеля

Картофель культивируют главным образом в зонах умеренного климата северного полушария, а также в высокогорьях тропических Анд, где мороз часто является основным фактором, ограничивающим его выращивание. Разные по силе морозы могут либо полностью убивать растения, либо сильно повреждать листву, что приводит к снижению урожаев. Небольшая разница в морозостойкости растений (всего лишь 2–3 °С) во многих случаях определяет, будет ли хорошим урожаем картофеля или погибнет, что важно для выведения более приспособленных видов. Успех в работе по повышению морозоустойчивости картофеля в значительной мере будет зависеть от результатов физиологических и генетических исследований, целью которых является выяснение природы устойчивости и повреждений растений морозами.

Solanum tuberosum, наиболее широко культивируемый вид картофеля, обладает слабой морозостойкостью или вообще не имеет ее, в то время как ряд некультивируемых видов, таких как *S. sanctae*, *S. rosae*, *S. vernei* и др., считаются морозостойкими. Летальной температурой для листьев картофеля обычно считается та, при которой вымывается 50 % электролитов. Температура замораживания, при которой листья полностью теряют тургор, темнеют и пропитываются водой, тоже может рассматриваться как точка гибели растений от мороза.

Главное различие между неустойчивыми и устойчивыми видами картофеля состоит в способности последних выдерживать образование больших количеств замерзшей воды при температурах, не убивающих растения. Например, *S. acaule* может выдержать заморозание до 80 % воды, в то время как *S. tuberosum* – только до 60 %. У листьев картофеля не было обнаружено корреляции между морозостойкостью, концентрацией клеточного сока и содержанием воды в тканях.

Постепенное снижение температуры (день/ночь) и укороченный фотопериод являются наилучшими условиями для закаливания устойчивых видов *Solanum*, тогда как *S. tuberosum* в этих условиях неспособен закаливаться. Одна низкая температура тоже может повышать морозостойкость независимо от фотопериода. В тепле на коротком дне устойчивость растений картофеля не повышается. Это показывает, что низкая температура является главным фактором повышения морозостойкости картофеля. *S. tuberosum* не имеет физиологической основы для развития морозостойкости. Электронно-микроскопические наблюдения показали, что у устойчивого вида *S. acaule* во время закаливания

происходят существенные структурные перестройки. У всех устойчивых видов, изученных под световым микроскопом, наблюдался двойной слой клеток палисадной паренхимы, что может послужить одним из признаков в селекционной практике для отсеивания из больших популяций морозостойких клонов.

2.2.1.2. Морозоустойчивость плодовых культур

Плодовые культуры прошли вековые испытания практикой, что свело до минимума повреждения от низкой температуры в большинстве зим. Основным фактором, определяющим реакцию растения на низкую температуру, является его генетическая структура. Географическое распространение плодовых культур обусловлено практикой производства. На основании физиологических исследований, проведенных главным образом на неплодовых древесных культурах, развились представления, которые явились теоретической основой, объясняющей успешность определенных приемов в садоводстве, описывающей и предсказывающей сезонные изменения устойчивости к холоду и дающей необходимую информацию для улучшения защитных мероприятий.

Устойчивость к очень низкой температуре не может развиваться, пока не прекратится активный рост. В разных частях плодовых деревьев торможение роста происходит несинхронно. Плодовые почки образуются летом, они медленно развиваются и не находятся в состоянии активного роста. У некоторых побегов терминальный рост заканчивается рано, у других, сильных побегов, он может продолжаться до конца лета или начала осени. Камбиальная активность прежде всего затухает на периферии дерева, а в стволе и развилках – в последнюю очередь. Возраст дерева, плодородие и влажность почвы, регуляторы роста и осенние температуры могут влиять на время окончания роста. Ранние зимние морозы прежде всего повреждают ткани, вступившие в покой последними.

Как отмечалось выше, по теории, разработанной И. И. Тумановым, закаливание к морозу у плодовых деревьев начинается многодневным (до нескольких недель) воздействием температур чуть выше нуля. В этой фазе, предшествующей закаливанию, в протоплазме накапливаются сахара и другие защитные вещества, клетка становится беднее водой, центральная вакуоль распадается на множество мелких вакуолей. Благодаря этому протоплазма оказывается подготовленной к сле-

дующей фазе, проходящей при регулярных слабых морозах от -3 до -5 °C. При этом ультраструктуры и ферменты протоплазмы перестраиваются таким образом, что клетки переносят обезвоживание, связанное с образованием льда. Только после этого растения могут, не подвергаясь опасности, вступать в заключительную фазу процесса закаливания, которая при непрерывном морозе, по меньшей мере от -10 до -15 °C, делает протоплазму в высшей степени морозоустойчивой.

Зарубежные исследователи (Э. Л. Пробстинг) также упоминают о трех стадиях закаливания плодовых деревьев. Первая стадия вызывается уменьшением продолжительности светового дня. На второй стадии мороз вызывает основные метаболические изменения, а на третьей – происходит дальнейшее обратимое увеличение устойчивости, когда ткани (не клетки) находятся в замерзшем состоянии. Действие отрицательных температур может значительно повысить морозостойкость покоящихся жаленных древесных растений.

Действие отрицательных температур может значительно повысить морозостойкость покоящихся закаленных древесных растений. Это очень важно для листопадных плодовых культур. У персика и черешни к середине ноября, т. е. вскоре после естественного листопада, температура, убивающая половину почек (T_{50}) составляет обычно $-20...-23$ °C. На протяжении периода покоя этот уровень устойчивости значительно не меняется, если нет продолжительных морозов. После выхода из органического покоя почки начинают развитие при наступлении тепла. По мере развития T_{50} медленно повышается, но редко возрастает выше -15 °C до начала быстрого набухания почек, ведущего к цветению. Эту величину T_{50} иногда называют минимальным уровнем морозоустойчивости (МУМ).

В любое время после завершения второй стадии закаливания почки могут развить дополнительную устойчивость, если они продолжительное время выдерживаются при температуре ниже -3 °C. Устойчивость возрастает со скоростью около $1-2$ °C в день, причем у черешни более быстро, чем у персика. После оттаивания это добавочное увеличение устойчивости почти немедленно теряется. Например, черешня при 24 °C теряет 6 °C устойчивости за 4 ч. МУМ ограничивает эту потерю устойчивости. Отрицательные температуры, длящиеся несколько дней, приводят к дополнительному небольшому увеличению устойчивости. При этом T_{50} для черешни достигала -34 °C, а для персика -27 °C. Регулярные определения уровня устойчивости плодовых почек персика и

черешни в садах показали, что морозостойкость в разных садах неодинакова и, по-видимому, зависит от типа почвы.

Весной существует тесная связь между активированием распускания почек и ходом изменения устойчивости. Особенно чувствительны к холоду репродуктивные органы – зачатки цветков в зимующих почках и завязи в цветках.

Основным фактором, определяющим реакцию растения на низкую температуру, является его генетическая структура, т. е. наследственность. Существенными компонентами зимостойкости являются:

- время и скорость развития способности к закалке;
- потенциальный уровень морозостойкости;
- степень снижения морозостойкости после оттепелей;
- способность к повторной закалке после оттепелей;
- способность к регенерации.

В последнее время в странах СНГ зимостойкость деревьев (компоненты зимостойкости) обозначают римскими цифрами:

I – устойчивость к раннезимним сильным морозам;

II – устойчивость к критическим низким температурам середины зимы;

III – устойчивость к возвратным морозам после оттепелей;

IV – способность к повторной закалке после оттепелей.

С учетом этих компонентов существует большой «разброс» в зимостойкости по сортам.

Интенсивность ростовых процессов, цветение и плодоношение деревьев яблони сильно влияют на развитие морозостойкости. Деревья с умеренным цветением и ежегодным плодоношением, которые вовремя заканчивают терминальный и радиальный рост, способны достигать оптимального уровня зимостойкости. У них значительно повышена морозостойкость осенью, они хорошо закаливаются зимой и медленнее теряют устойчивость ранней весной. Обильно цветущие и плодоносящие деревья менее устойчивы по сравнению с умеренно и слабо цветущими и плодоносящими.

Морозостойкость сорта, а точнее зимостойкость, хоть ее величина генетически запрограммирована, не является постоянной. Как уже упоминалось, в год обильного цветения и плодоношения дерево не успевает серьезно подготовиться к зиме и зимостойкость сорта может существенно снизиться до уровня незимостойкого. Запоздание с уборкой особенно опасно при обильном плодоношении. Очень резко снижается зимостойкость при слабой защите от парши, когда поврежден-

ные паршой (у вишни – коккомикозом) листья осыпаются в заметном количестве летом. Холодный и сырой летне-осенний период, внесение больших доз азотных удобрений во второй половине лета, сильные повреждения листового аппарата листогрызущими насекомыми, тлей и клещами снижают зимостойкость.

В суровые зимы у молодых деревьев чаще подмерзают концы однолетних приростов. Низкие температуры могут вызвать повреждения и более крупных частей дерева. Наименее устойчива к понижению температуры и может подмерзнуть древесина внутри ветвей и ствола, а наружные слои – камбий и кора могут остаться здоровыми. Если разрезать подмерзшие побеги или ветви, то видна побуревшая часть древесины. Это связано с отмиранием и закупоркой клеток и сосудов. Пластические вещества, запасенные с осени, после отмирания клеток становятся недоступными растению, при закупорке сосудов ухудшают передвижение воды и минеральных элементов. Если подмерзание не коснулось камбия, то растение постепенно может восстановить нормальный рост и плодоношение, так как камбий дает начало новым слоям живой древесины и коры, и древесина может функционировать по окружности ствола.

Частичное или полное отмирание коры, древесины и сердцевины приводит к гибели отдельных ветвей или всего дерева (рис. 2.5). При слабом повреждении ослабляется рост деревьев, мельчают и опадают листья и плоды, наблюдаются явления хлороза и млечного блеска.

В более холодном климате окончание покоя не является важным фактором, непосредственно приводящим к снижению морозостойкости. Обычно органический покой заканчивается, когда погода еще достаточно холодная, чтобы удерживать деревья в состоянии вынужденного покоя. Морозостойкость в этом случае

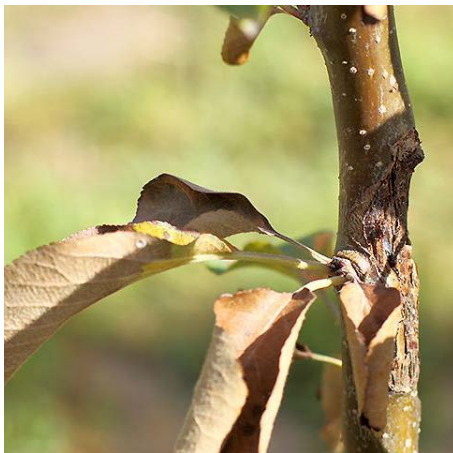


Рис. 2.5. При сильном повреждении ствола распутившимся листочкам не хватает питания и они погибают

не теряется до тех пор, пока не накопится достаточно тепла для начала развития тканей.

2.2.1.3. Морозобоины на плодовых деревьях

Морозобоина – это наружная трещина, идущая вдоль ствола почти перпендикулярно поверхности земли или отклоняющаяся на небольшой угол, более широкая по периферии (снаружи) и суживающаяся к сердцевине. В зависимости от степени повреждения длина морозобоин может быть различной, так же как и глубина. Получив такое повреждение, дерево пытается активизировать свои жизненные процессы и самостоятельно «вылечиться». В теплый период года дерево «просыпается», в нем начинают активно протекать жизненно важные процессы. После зимы камбиальная ткань приступает к восстановлению поврежденных участков – морозобоин, начинает самостоятельно затягивать рану (рис. 2.6). Но в следующую морозную зиму дерево снова не справится с нагрузкой самостоятельно, и на месте уже слегка затянувшегося повреждения опять образуется свежая рана. Несколько лет дерево будет тратить свою энергию на затягивание раны, пока на поверхности не образуется морозобойный хребет. Трещина может полностью зарости, и по прошествии нескольких лет ее не будет видно.



Рис. 2.6. Результат самостоятельного заживления морозобоины

Но это самый лучший вариант естественного заживления морозобоин небольшого размера. Очень часто морозобоина является входом для инфекционного начала и поэтому такое самоизлечение невозможно. Патогенные грибы проникают в открытую рану дерева, и камбиальная ткань прекращает активно делиться и залатывать рану новыми слоями. Патологические процессы поражают поверхностные слои тканей дерева, а затем проникают вглубь до самой сердцевины.

Самой классической версией возникновения морозобоин является стрессовый фактор – сильное переохлаждение дерева во время силь-

ных морозов, что в итоге приводит к замерзанию воды в центре ствола. При замерзании жидкость расширяется, что невольно способствует деформации древесины, развивающейся в разных направлениях. От этого возникают критическое напряжение и разрыв тканей.

Другая, менее популярная версия происхождения морозобоин кроется в резких перепадах температур, которые чаще всего возникают в начале весны. Например, ночью столбик термометра иногда опускается до $-10...-12\text{ }^{\circ}\text{C}$, а днем поднимается до $0...-3\text{ }^{\circ}\text{C}$. Получается, что днем сильное весеннее солнце нагревает поверхность ствола, а ночью заморозки снова возвращают дерево в зимнюю стужу. Такие перепады температуры и приводят к перегреву коры днем и замерзанию сока внутри дерева ночью, к деформации внутренних и внешних слоев тканей, а впоследствии – к появлению морозобоин.

Какая бы причина ни вызывала морозобоины, но устойчивость пород к возникновению таких повреждений выше у аборигенов.

2.2.1.4. Отлуп

Отлуп в отличие от морозобоины представляет собой внутреннюю трещину в стволе дерева, возникающую между годичными слоями древесины (рис. 2.7). Он образуется при внезапном и быстром повышении температуры после больших морозов, когда внутренние части ствола, не успевшие сравняться по температуре с наружными, отстают от них в расширении, в результате чего появляется разрыв по кругу между годичными слоями древесины или между древесиной и корой. Отлуп может образоваться у всех древесных пород, главным образом в нижней части ствола, и распространяться в высоту на несколько метров.



Рис. 2.7. Отлуп

2.2.1.5. Меры по снижению вредоносности вымерзания

Морозоустойчивость растений можно повысить путем селекции морозоустойчивых сортов, хорошо адаптирующихся к климатическим условиям данного региона.

Морозоустойчивые сорта озимых зерновых культур не только содержат больше сахаров в узлах кущения, но и экономно их используют. Растения, закладывающие узел кущения глубоко (3–4 см), как правило, более морозоустойчивы, чем те, у которых узел кущения находится близко к поверхности (1–2 см).

У озимых зерновых культур глубину залегания узла кущения и мощность его развития можно регулировать качеством посевного материала, способом посева и качеством обработки почвы.

Улучшение условий почвенного питания макроэлементами (азот, фосфор, калий) и микроэлементами (кобальт, цинк, молибден, медь, ванадий и др.), особенно в осенний период, также повышает морозоустойчивость. При этом недопустим избыток азотных удобрений, способствующий процессам роста и делающий растения более чувствительными к морозам.

Для повышения устойчивости растений к действию отрицательных температур при переходе в состояние покоя возможна обработка ингибиторами роста. Причиной этому является то, что при переходе в состояние покоя происходит изменение баланса фитогормонов – уменьшается содержание ауксина и гиббереллинов и увеличивается содержание абсцизовой кислоты, которая ингибирует ростовые процессы.

Вымерзание озимых культур случается при внезапном переходе от осени к зиме, при малоснежных суровых зимах на возвышенных оголяющихся местах, на переувлажненных с осени глинистых почвах, при образовании ледяной корки. Поэтому актуальным на таких полях является снегозадержание.

Для успешного культивирования плодовых культур нужно подбирать участки, соответствующие требованиям культуры.

Большое внимание нужно уделять приемам, которые тормозят рост поздней осенью и в начале зимы. Важно, чтобы сигнал об укорочении длины дня не был подавлен избытком азота или воды, особенно у молодых деревьев, которые могут быть менее чувствительными к длине дня. Обрезка перед наступлением низких температур имеет тенденцию усиливать повреждения.

Закаливание – активный метаболический процесс, который требует продуктов фотосинтеза. Листья должны быть защищены от вредителей. Раннее прореживание завязей увеличивает морозостойкость. Рано созревающие сорта часто выдерживают низкую температуру осенью лучше, чем сорта, у которых в это время плоды еще находятся на дереве или недавно убраны.

В районах с малым количеством осадков, где применяется орошение, можно контролировать влажность почвы. Это позволяет дополнительно контролировать морозостойкость. В настоящее время практикуется уменьшение орошения в конце лета – начале осени, чтобы помочь деревьям прекратить рост. Затем ко времени листопада деревья орошают так, чтобы корни были влажными всю зиму. Этот заключительный полив замедляет скорость падения температуры почвы ниже температуры замерзания, что помогает избежать повреждения корней морозом. В зимы с недостаточным количеством осадков он обеспечивает нормальный рост и развитие весной. С другой стороны, имеются данные, что плодовые почки более устойчивы при низкой влажности почвы на протяжении зимы. Поэтому следует решить, где риск меньше. Обычно предпочитают защитить корни от повреждений и избежать сухой зимы ценой уменьшения устойчивости почек. В некоторых местностях потеря почек может случаться в 5 раз чаще, чем повреждение корней.

При выборе сорта во время закладки сада весьма желательно знать природу сорта в разрезе зимостойкости. Потенциальным уровнем морозостойкости обладают сорта, выведенные в Орле, Мичуринске, Москве, Беларуси. При этом некоторые сорта, в частности яблони, не способны к повторной закалке после оттепелей (Орлик). Низкой морозостойкостью обладает чешский сорт Чемпион, но он имеет высокую способность к регенерации. При этом при описании сортов в литературе не упоминается компонент зимостойкости, но и исследования эти довольно сложны, а в Беларуси зимы сильно отличаются друг от друга. Например, яблоневого сада в Гродненском районе неплохо перенесли зиму 1987 г. при температуре ниже -33°C , но при этом были заметно повреждены в марте 1991 г. при температуре около -20°C .

При закладке сада нужно обязательно учитывать рельеф: на возвышенностях следует сажать менее зимостойкие культуры и сорта. Особенно опасны низины, не имеющие резкого стока холодного воздуха, где разница в температурах в тихую морозную ночь может быть ниже на 5°C по сравнению с возвышенностью.

Сорта плодовых культур с рискованной зимостойкостью для данной зоны не должны занимать более 30 % площади в структуре сортов. Эти сорта необходимо размещать на возвышенных местах и в одном квартале, чтобы в случае очень суровой зимы сохранить 70 % сада и при необходимости раскорчевки не иметь неудобств.

В садах с незимостойкими подвоями с конца августа не следует убирать сорную растительность под деревьями для задержания снега.

Подмерзание тканей, как правило, усиливается к основаниям ветвей. Избежать этого можно, создавая хорошие условия освещения в кроне, размещая обрастающие ветки на полускелетных ветвях, закладывая последние ближе к основаниям скелетных ветвей, ограничивая высоту и ширину кроны.

При незначительном повреждении взрослого дерева зимой необходимо провести удаление пострадавших верхушек побегов до здоровой ткани. Оптимальным периодом для обрезки после подмерзания является ранняя весна, когда температура воздуха уверенно держится выше отметки +5 °С, но при этом сокодвижение в тканях растения еще не началось. Однако процедура не должна быть интенсивной. Лучше удалить больше побегов в будущем сезоне, когда дерево окрепнет после подмерзания. Сильно пострадавшую зимой взрослую яблоню нужно обрезать на этапе распускания вегетативных почек. Это даст возможность определить степень подмерзания, а также то, какие участки и побеги подлежат удалению. Крупные поврежденные ветки нужно срезать «на кольцо», дать возможность ранам подсохнуть в течение нескольких дней, а затем замазать их садовым варом.

Иногда случается так, что взрослая яблоня замерзла сверху и остались только нижние ветки. В этом случае нужно спилить основной проводник наискось немного ниже зоны повреждения. Причем срез должен проходить вровень с основанием верхней живой почки, не оставляя пенька. Это в дальнейшем приводит к усиленному росту волчков внутри дерева после подмерзания. Из них нужно выделить самый крепкий, прищипнуть его, а остальные постепенно удалить в течение 2–3 лет. Из нового побега можно сформировать новую крону.

В условиях Беларуси осенняя побелка была и остается эффективным способом защиты плодовых деревьев не только от морозобоин (весной поверхность ствола не будет перегреваться от сильных солнечных лучей), но и от солнечных ожогов.

Ультрабыстрый способ залечить морозобоину – нанести тонкий слой садового вара и обмотать мешковиной. Однако весной не всегда

легко обнаружить свежие повреждения. А со временем такие трещины становятся заметными: поврежденная кора усыхает и отслаивается, ствол дерева растет и расширяется, а кора с годами все больше «раскрывается», обнажая древесину. Если не принимать меры, на месте морозобоины образуется продолговатое некрасивое дупло вдоль ствола и дерево погибнет, несмотря на то, что оно хорошо растет и уже взрослое. Для недопущения гибели дерева нужно провести следующие манипуляции: 1) очистка коры; 2) опрыскивание фунгицидом; 3) замазывание садовым варом; 4) оборачивание мешковиной или пленкой.

1. Сначала нужно тщательно очистить место морозобоины от старой, гнилой, отмершей коры до здоровой ткани светлого цвета (рис. 2.8). Это можно сделать скребком, острым ножом или металлической щеткой. Инструмент должен быть обязательно обеззаражен, чтобы не занести дополнительных инфекций. Процесс этот достаточно трудоемкий, занимает много времени. От того, как тщательно подготовлено место для замазки садовым варом, будет зависеть окончательный результат.

2. После зачистки морозобоины до светлой древесины можно обработать это место 1%-ной бордоской смесью, 3%-ным раствором медного купороса или другим медьсодержащим препаратом (рис. 2.9). Опрыскивание помогает уничтожить бактериальное и грибное инфекционное начало, которое может остаться под варом и разрушать дерево.



Рис. 2.8. Зачистка места морозобоя



Рис. 2.9. Обработка фунгицидом

3. Подготовленную поверхность морозобоины нужно замазать садовым варом. Садовый вар наносится тонким слоем продезинфицированным инструментом (рис. 2.10).

4. После заделки и замазывания морозобоины ствол нужно обернуть мешковиной (рис. 2.11), чтобы защитить обработанную поверхность. Мешковина при намокании быстро высыхает, и ствол дерева не будет преть. Есть мнение, что обработанную рану нужно плотно затянуть пленкой, чтобы образовалась «влажная камера». В таких условиях нарастут новые ткани, и рана затянется через несколько лет.



Рис. 2.10. Замазка садовым варом



Рис. 2.11. Оборачивание ствола мешковиной

2.2.2. Заморозки

Заморозки – обычное явление во всех районах Беларуси. Они в природе представляют собой сложное комплексное явление, которое определяется биологическими, агрометеорологическими и климато-

географическими показателями. В условиях республики заморозки возможны еще в первой декаде июня. Поэтому ряд культур – яровые зерновые, технические, овощные, плодовые и ягодные – не успевают пройти вегетацию в безморозный период.

По классификации И. А. Гольцберга и Н. И. Сальниковой, в природе различают заморозки трех типов: адвективные, адвективно-радиационные и радиационные. Причем наибольшее распространение на территории Беларуси получили заморозки радиационные, связанные с ночным выхолаживанием поверхности почвы или растительного покрова в результате теплового излучения, и смешанные – адвективно-радиационные, возникающие в результате вторжения холодного воздуха.

По интенсивности проявления заморозки предложено подразделять на слабые (до -3°C), средние (от -3 до -5°C), сильные (от -6°C и ниже), а по продолжительности – на короткие (до 5 ч), средние (от 5 до 12 ч) и продолжительные (более 12 ч). И. А. Гольцберг относит к слабым заморозкам летние заморозки смешанного типа, проявляющиеся при относительно высоком уровне средних суточных температур. Они очень опасны для растений, так как действуют в период наименьшей их устойчивости. К средним относятся весенние и осенние заморозки радиационного типа при суточных температурах около $-5\dots-6^{\circ}\text{C}$. Сильные заморозки адвективного типа характерны для начала весны и поздней осени.

Частота повторяемости, время наступления и прекращения повреждающих или губительных заморозков для сельскохозяйственных культур зависят от географического положения, рельефа местности, наличия водоемов. Заморозки радиационного и смешанного типов возникают чаще в пониженных местах: в долинах, замкнутых котловинах и на лесных полянах, где застаиваются холодные массы воздуха.

Период между датами самых поздних весенних и самых ранних осенних заморозков называется беззаботным. В последние десятилетия наблюдается его увеличение в среднем на 5–10 дней, а по данным отдельных метеорологических станций, – более чем на 10 дней. Причем наиболее существенное увеличение характерно для северной части Беларуси. Средняя продолжительность беззаморозкового периода в воздухе (на высоте 2 м) на территории страны колеблется в основном от 140 до 170 дней, на почве – на 10–20 дней меньше. Более короткий беззаботный период на почве объясняется тем, что заморозки на ее поверхности заканчиваются весной позже, а осенью начинаются раньше, чем в воздухе. Самый короткий беззаботный период свойственен

торфяникам Полесья – в Лунинецком районе Брестской области средняя продолжительность беззаботного периода составляет около 100 дней. Заморозки на торфяниках из-за их теплофизических свойств более интенсивные и длительные, а повторяемость их выше (рис. 2.12).

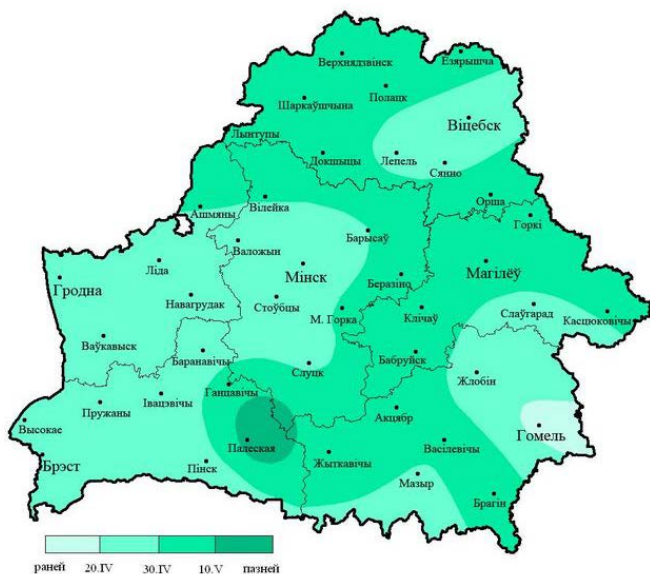


Рис. 2.12. Средняя дата последнего весеннего заморозка в воздухе (1989–2018 гг.)

За последний тридцатилетний период март и апрель значительно «потеплели». Переход среднесуточной температуры воздуха через $+10^{\circ}\text{C}$ чаще всего происходит в третьей декаде апреля, в наиболее ранние весны – в середине месяца. Это привело к более раннему началу активной вегетации культур, раньше начинают цвести плодовые насаждения, происходит сев яровых, в том числе теплолюбивых культур. Часто в южном регионе Беларуси цветение алычи, сливы, вишни можно наблюдать во второй половине апреля, когда возможность возникновения заморозков в воздухе еще очень высока. В мае она снижается.

По средним многолетним данным, заморозки в воздухе весной прекращаются в третьей декаде апреля – первой декаде мая, а на почве – в первой половине мая. Изменения температурного режима из всех

весенних месяцев наименее коснулись мая, он по-прежнему остается заморозкоопасным месяцем. При этом в годы, когда апрель выдается аномально теплым, опасность майских заморозков существенно возрастает.

Наибольшая повторяемость лет с понижениями температуры в мае свойственна для Витебской и Могилевской областей, а также для Полесья. Частота заморозков в первой декаде мая – один раз в 2–3 года, во второй – в 4–7 лет. На большей части территории Беларуси сохраняется возможность возникновения заморозков и в последней декаде мая – один раз в 10–20 лет. В отдельные годы заморозки могут отмечаться в июне: они характерны для осушенных торфяников, сконцентрированных в основном в южной части страны. Например, на Болотной станции Полесская такие явления в июне случаются раз в шесть лет. Позже всего последний заморозок весной (на почве) за последние 30 лет здесь зарегистрировали 1 июля 2000 г.

По сравнению с периодом до потепления повторяемость лет с весенними заморозками в среднем несколько уменьшилась. Однако в южной зоне республики на торфяниках отмечается обратное явление – частота майских заморозков увеличилась. Скорее всего, это связано с последствиями осушительных мероприятий (рис. 2.13).

Изучение влияния естественного заморозка на растения может идти лишь по линии учета видимых повреждений у них в разные фазы онтогенеза. Обобщить такие сведения не представляется возможным, так как в полевых условиях практически невозможно учесть все факторы, сопутствующие заморозку, и иметь растения, не получившие повреждения, как контрольные для сравнения.

Действие заморозков на растения – явление специфичное и сводить его целиком к непродолжительному влиянию незначительных отрицательных температур в весенний или осенний периоды нельзя. Дело в том, что заморозки действуют на вегетирующие растения в их самой активной фазе. При этом растения испытывают отрицательные воздействия и от колебаний температур, предшествовавших заморозку или после него в суточном цикле, а также световых, водных условий, возникающих в этот период. И, наконец, своеобразие явления состоит в том, что различные внешне заметные и незаметные повреждения, полученные в ходе заморозков, сказываются на дальнейшем развитии и продуктивности растений.

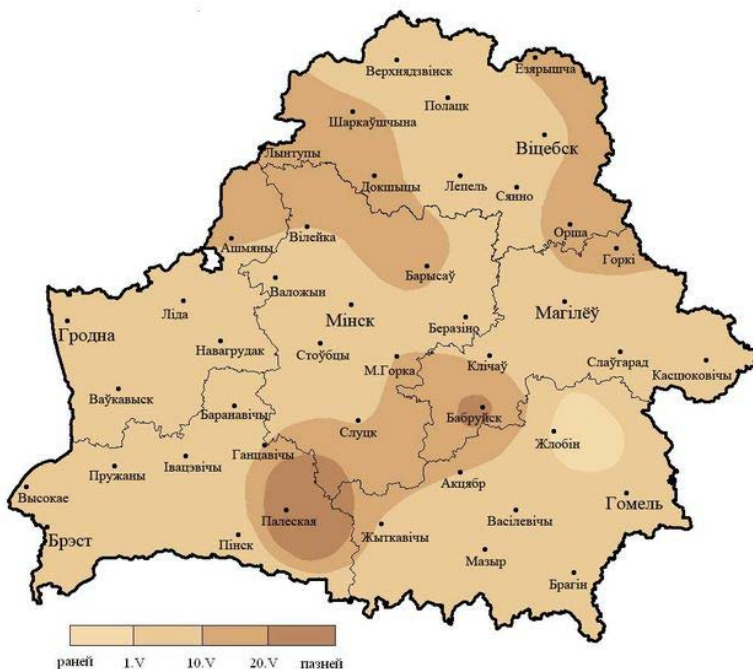


Рис. 2.13. Средняя дата последнего весеннего заморозка на почве (1989–2018 гг.)

Так, А. Ф. Чудновский пишет: «Заморозки и мороз – категории совершенно различные. Растения переживают их по-разному. Внезапное похолодание, кратковременное пребывание растений в атмосфере пониженных температур в период активной вегетации, сама степень понижения температуры (обычно менее значительная) – вот что отличает обстановку заморозка от состояния мороза, проходящего обычно в период покоя растений». В этом и состоит специфика вопроса устойчивости к заморозкам активно вегетирующих, незакаленных растений, содержащих до 90 % воды в тканях. Следовательно, заморозок действует на растения через изменение состояния воды в клетках, т. е. через водный обмен в широком понимании этого слова. То есть в растениях за короткий промежуток времени (5–6 ч) происходит резкое изменение физических свойств внутриклеточной воды. Следует иметь в виду, что при разных температурах меняются физико-химические

свойства воды. Особенно в диапазоне температур от 4 до 0 °С сильно изменяется термодинамическая активность воды в клетках в зависимости от ее содержания, и температура перехода жидкость – лед, и соотношение замороженной и размороженной фаз (табл. 2.2).

Таблица 2.2. Физико-химические свойства воды

Температура, °С	Плотность, г/мл	Давление насыщенного водяного пара, мм рт. ст.
20	0,99823	17,535
4	1,00000	6,101
0	0,99987	4,579

Температурные аномалии в свойствах внутриклеточной воды проявляются при действии заморозка на активно вегетирующие растения, содержащие до 80–90 % свободной воды, когда наблюдается эффект замораживания – оттаивания воды, или ее длительное переохлаждение. Эти изменения состояния внутриклеточной воды при понижении температуры в момент заморозка имеют существенное значение в природе при естественных заморозках. Избегать их помогают, во-первых, вышеотмеченные аномальные свойства воды в диапазоне температур от 4 до 0 °С, во-вторых, аномальные свойства воды, заключенной в узкие капилляры-сосуды, в-третьих, способность воды переохлаждаться в этих условиях. Переохлаждение – это пребывание вещества в жидком состоянии при температуре ниже точки замерзания. Равновесие переохлажденной воды со льдом может существовать в течение длительного времени, пока не наступят условия, способствующие возникновению новой фазы – кристаллизации воды.

При температуре от –3 до –4 °С растения чаще всего переносят заморозок в переохлажденном состоянии (температура тканей +1...–2 °С). Скрытые повреждения растения связаны со стрессовым состоянием воды в тканях в связи с аномальными ее свойствами при этих температурах пребывания в течение всей продолжительности заморозка.

Лед в тканях листьев кукурузы образуется при температуре –3...–6 °С как при естественном, так и при искусственном заморозке. Переохлаждение наблюдается в тургисцентных и подвядших листьях. Инфильтрированные водой листья замерзают без переохлаждения. Капли «росы» на кончиках или влагалищах листьев являются центрами кристаллизации воды.

Во время естественных заморозков радиационного типа разность температур лист – воздух составляет 2–6 °С. Лед образуется в момент

снижения температуры листа от -3 до -6 °C. В камерах же искусственных заморозков образование льда происходит при снижении температуры до -3 °C. Температура образования льда при заморозках не зависит от частоты колебания температуры воздуха и листа.

В природе в континентальных районах весной после дневной жары наступает резкое понижение ночных температур вплоть до точки замерзания протопласта. В этих условиях повреждение растений происходит вследствие образования льда в межклетниках, обезвоживания протопласта и механического давления кристаллов льда на поверхностные слои протоплазмы. Образованию большого количества льда в межклетниках способствует высокое содержание воды в тканях вегетирующих растений. Вегетирующие и слабо закаленные растения могут отмирать при образовании льда только в межклетниках, тогда как в искусственных условиях в растущих тканях образование межклеточного льда получить не удастся. Отрицательное действие льда при этом связано не с давлением его на клетки, а с удалением воды из них, что приводит к сильному обезвоживанию, дегидрированию плазмы и растяжению ее между клеточными стенками и вакуолью.

Результаты опытов свидетельствуют о том, что влажность воздуха во время заморозка является одним из основных факторов, определяющих степень повреждения растений. Например, в опытах с регулированием влажности воздуха установлено, что при заморозке с высокой (100 %) влажностью воздуха замерзание в тканях листа кукурузы происходит практически сразу после перехода температуры через 0 °C одновременно во многих точках. Листья повреждаются уже при снижении температуры до -2 °C, а при заморозке интенсивностью -4 °C сохраняются живыми только отдельные участки тканей листа. При влажности воздуха 60 % и ниже наблюдается переохлаждение воды до температуры -3 °C, сопровождающееся быстрым образованием внутриклеточного льда и полной гибелью листа.

Не менее важной причиной повреждения активно растущих растений в момент заморозков могут стать продукты усиленного протеолиза (процесс гидролиза белков). Так, в поврежденных заморозками растениях отмечено увеличение содержания небелкового азота в форме аммиака, который отравляюще действует на ткани растений, особенно на меристематические.

Устойчивость растений к заморозкам и степень их повреждения зависят от многих факторов: времени наступления, интенсивности и продолжительности заморозка, скорости и условий оттаивания расте-

ний, а также от состояния самих растений, их вида и сорта, фазы развития, условий выращивания и т. д.

Температуру, ниже которой растения повреждаются или гибнут, называют критической. Разным растениям свойственны свои критические температуры, морозостойкость различных органов одного и того же растения также неодинакова. В. Н. Степановым выделено пять групп полевых культур по их устойчивости к заморозкам в различные фазы развития растений при средней продолжительности заморозков 5–6 ч (табл. 2.3). Из представленных данных видно, что в начальный период роста растения наиболее устойчивы к заморозкам, за исключением двух последних групп. Слабые и даже сильные заморозки в этот период мало сказываются на их урожае. Заморозки в период цветения наиболее опасны, так как заморозкоустойчивость генеративных органов растений меньше, чем вегетативных. В этот период гибель урожая у большинства растений наступает при температуре $-1...-3^{\circ}\text{C}$, т. е. при слабых заморозках.

Таблица 2.3. Классификация сельскохозяйственных культур по их устойчивости к заморозкам в разные фазы развития (по В. Н. Степанову), $^{\circ}\text{C}$

Культуры	Всходы	Цветение	Созревание
1	2	3	4
Наиболее устойчивые			
Яровая пшеница	$-9...-10$	$-1...-2$	$-2...-4$
Овес	$-8...-9$	$-1...-2$	$-2...-4$
Ячмень	$-7...-8$	$-1...-2$	$-2...-4$
Чечевица	$-7...-8$	$-2...-3$	$-2...-4$
Горох	$-7...-8$	-3	$-3...-4$
Устойчивые			
Вика яровая	$-5...-7$	-3	$-2...-4$
Люпин узколистный	$-5...-6$	$-2...-3$	-3
Бобы	$-5...-6$	$-2...-3$	$-2...-3$
Подсолнечник	$-5...-6$	$-2...-3$	$-2...-3$
Морковь	$-6...-7$	$-$	$-$
Среднеустойчивые			
Люпин желтый	$-4...-5$	$-2...-3$	$-$
Соя	$-3...-4$	-2	$-2...-3$
Редис	$-4...-5$	$-$	$-$
Малоустойчивые			
Кукуруза	$-2...-3$	$-1...-2$	$-2...-3$
Просо	$-2...-3$	$-1...-2$	$-1...-2$
Сорго	$-2...-3$	$-1...-2$	$-1...-2$
Картофель	$-2...-3$	$-1...-2$	$-1...-2$

1	2	3	4
Неустойчивые			
Огурец	0...–1	0...–1	0...–1
Томат	0...–1	0...–1	0...–1
Гречиха	–1...–2	–1	–1,5...–2
Фасоль	–1...–1,5	–0,5...–1	–0,5...–2
Бахчевые	–0,5...–1,5	–0,5...–1	–0,5...–1

Для плодовых и ягодных культур заморозки также наиболее опасны во время цветения и особенно в период образования завязей (табл. 2.4).

Таблица 2.4. Критические температуры для генеративных органов плодовых и ягодных культур, °С

Культуры	Генеративные органы	Температура
Виноград	Распустившиеся почки	–1
	Цветки	0
Яблоня, груша, вишня, слива	Закрытые бутоны	–4
	Цветки	–2
	Завязи	–1
Черешня	Бутоны и цветки	–2
	Завязи	–1
Абрикос, персик	Закрытые бутоны	–3
	Цветки	–2
	Завязи	–1
Малина, земляника	Цветки, завязи	–2

Степень заморозкоустойчивости цветков зависит еще и от погодных условий во время их раскрытия. Установлено, что если цветки растений раскрываются в прохладную погоду, то их критическая температура ниже, чем у распустившихся при высокой температуре. Например, цветки яблони, распустившиеся в прохладную погоду, гибнут при температуре воздуха –4 °С, а цветки плодовых и ягодных кустарников и косточковых культур – даже при –5...–6 °С.

Снижение урожая вследствие повреждения заморозками при прочих равных условиях (интенсивность, продолжительность и т. д.) бывает различным в зависимости от температуры воздуха до заморозка. Если температура была относительно высокой (для холодостойких культур, например, это более 10 °С), то отрицательные последствия будут больше, если низкой – меньше. Дело в том, что в данном случае сказывается закаливающее адаптационное действие пониженных температур. Закаливающее действие оказывает и амплитуда суточных

колебаний температуры до заморозков: чем больше амплитуда, тем сильнее закаливание и меньше ущерб от заморозка. В то же время если до заморозка растение развивалось при избытке влаги, то повреждение и снижение урожая в любом случае будут больше. Степень повреждения растений заморозками зависит и от вида вносимых удобрений. Азотные удобрения у большинства культур снижают устойчивость к заморозкам, а у бобовых – повышают. Обильное калийное питание повышает устойчивость гречихи и картофеля, но снижает ее у кукурузы и сои, и т. д.

Сразу после заморозка листья теряют способность испарять воду из-за паралича устьиц. Транспирация у них идет так, как с открытой поверхности. Если растения картофеля находятся на солнце, то их листья теряют очень много воды, в тканях листьев происходят необратимые изменения, что приводит к завяданию и гибели растений. Если же растения после заморозка находятся час-два в тени, то испарение воды идет более медленно, потеря воды не достигает критических размеров. За это время парализованные устьица начинают функционировать и ткани листьев не погибают.

2.2.2.1. Влияние заморозков на рост и развитие озимой пшеницы

Время возобновления вегетации озимой пшеницы весной и состояние растений зависят от сочетания благоприятных для жизни солнечных и тепловых факторов. Раннее возобновление вегетации наиболее комфортно для развития корневой системы и узла кущения в условиях ранней весны, в которых лучше восстанавливаются поврежденные за зиму растения, что обеспечивает их высокую урожайность. Позднее наступление весеннего тепла – всегда стресс для озимых и снижение урожайности. Поврежденные за длительный морозный период растения не успевают развить адекватную корневую систему и узел кущения. В условиях быстрого повышения температуры на фоне длинного дня и прямого солнечного света замедляется выведение из растений токсинов, накопившихся за зиму. Они блокируют реакции синтеза, чем вызывают «ожоги», розеточность ослабленных и поврежденных растений.

Также возникает вопрос: почему одни поля с озимой пшеницей после весеннего подмерзания повреждаются, а другие – остаются неповрежденными? Как отмечает Г. М. Карпеня, в большей мере травмам от мороза подвергаются:

- посевы раннего срока созревания в силу их опережающего роста и стадии развития;
- посевы, расположенные вдоль рек и понижений, куда «стекает» холодный воздух.

В благоприятных условиях выращивания, к которым можно отнести высокое плодородие почвы, достаточную влажность почвы и обеспеченность доступным азотом, пшеница лучше кустится и становится менее чувствительной к заморозкам, так как холод замедляет ее созревание. Стресс от засухи и плохое кущение повышают риск повреждения заморозками.

Американские ученые детально проанализировали последствия весенних заморозков для озимой пшеницы в ключевые фазы роста и развития.

Возобновление вегетации. В этой стадии растения находятся у поверхности почвы и максимально защищены от повреждений. Симптомы обморожения растений проявляются через несколько дней в виде скрученных светло-зеленых или желтых листьев с «обожженными» сверху кончиками и сильным специфическим запахом (рис. 2.14). Однако с повышением температуры воздуха рост новых листьев возобновляется. Обморожение в период кущения может замедлить их рост и снизить количество стеблей.



Рис. 2.14. Повреждения озимой пшеницы морозом в фазе кущения: листья словно обожженные, желтовато-белые, растения вялые, через несколько дней возникает запах силоса

Начало выхода в трубку. Симптомы повреждения пшеницы заморозком такие же, как и на стадии кущения. Но более очевидным становится обморожение стеблей. Заметно их продольное расщепление в точке роста, которая особо чувствительна в период образования узлов (рис. 2.15).



Рис. 2.15. Расщепление стебля от заморозка в фазе выхода в трубку

Здоровая точка роста имеет ярко-белый цвет, переходящий в желто-зеленый. Поврежденная точка роста теряет твердость и зеленоватый цвет в течение нескольких дней после подмерзания (рис. 2.16). Несмотря на повреждение точки роста, побеги остаются зелеными, но рост таких стеблей прекращается.

Проросшие позже побеги могут стереть картину более раннего повреждения. На этой стадии частичное повреждение приводит к развитию поздних побегов, что проявится в снижении и неравномерном созревании урожая зерна. На подмерзшей нижней части стебля увеличиваются узлы, она меняет цвет и становится шершавой (рис. 2.17).

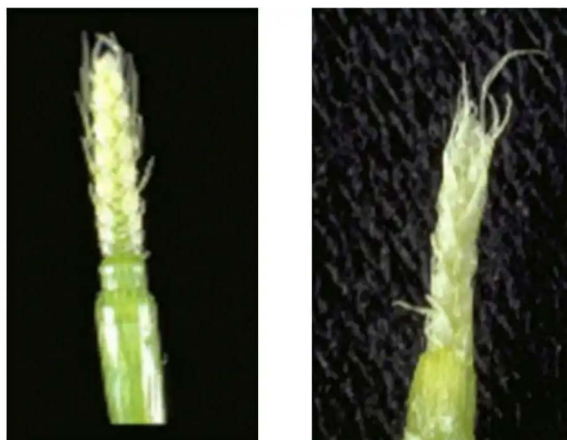


Рис. 2.16. Здоровая (слева) и поврежденная (справа) точка роста



Рис. 2.17. Обесцвечивание и шероховатость нижней части стебля (слева), искривление стебля (справа)

Незначительное повреждение стебля не мешает пшенице усваивать питательные вещества из почвы и питать ими зерновку. Поврежденные растения часто обламываются в нижней, подмерзшей части стебля. Усугубляют состояние травмированного стебля патогенные микроорганизмы, которые инфицируют растение. Опасность полегания посевов особенно возрастает при сильных ветрах и осадках.

Конец выхода в трубку. Заморозки в этой фазе сдерживают колосья в еще свернутых влагалищах листьев, где они оказываются, словно в ловушке, и не могут нормально развиваться. Появляющийся из влагалища желтый или засохший лист может указывать на повреждение точки роста заморозком (рис. 2.18).

В этот период заморозки могут повредить чувствительные к



Рис. 2.18. Желтый некротичный росток может указывать на повреждение точки роста

низким температурам мужские пыльники в цветках колоска, а также листья и нижнюю часть стебля. Поврежденные зеленые пыльники через 2 дня становятся белыми, бледно-коричневыми и сморщенными. Так как пшеница – культура самоопыляющаяся, то отдельные зерна могут завязаться и без пыльников, но урожайность пшеницы будет снижена.

Если повреждается женская часть (рыльце, столбик и завязь), то рыльце не откроется, потеряет пушистость и вместо белого цвета станет грязно-белым и коричневым.

Колошение. Повреждения морозами на этой стадии вызывают стерильность, обезвоживание и высыхание листьев. Симптомы повреждения стеблей аналогичны предыдущим стадиям развития. Наиболее характерными травмами является хлороз и побеление остей колоса. Часто после заморозка колос может нормально выметаться, но приобретает желтую или белую окраску вместо обычной зеленой, что свидетельствует о его гибели (рис. 2.19). Спустя несколько дней после заморозка на стебле ниже колоса проявляется светло-зеленое «морозное кольцо» (рис. 2.20). Хотя оно и не препятствует движению питательных веществ, но в дальнейшем стебель в этом месте может переломиться от ветра.



Рис. 2.19. Выметывание поврежденного заморозком желтого колоса. На вид будто пропитан водой



Рис. 2.20. Белое «морозное» кольцо вокруг стеблей, подмерзших в фазе колошения

Цветение (опыление). Цветение пшеницы начинается через неделю после колошения. Это самая чувствительная фаза развития пшеницы к отрицательным температурам, причем степень проявления последствий может быть разной. Заморозками могут повреждаться разные части колоса, так как цветение не происходит одновременно во всех цветках. Зерно в этом случае формируется в тех частях колоса, где на момент похолодания цветение еще не началось или уже закончилось (рис. 2.21).



Рис. 2.21. Зерно сформируется только в тех частях колоса, которые не цвели на момент заморозков

Молочная спелость зерна. Эта фаза развития пшеницы наступает через 2 недели после цветения. Зерно уже приобретает выполненный вид, но еще не имеет достаточного веса. В поврежденных холодом зерновках до созревания содержимое серое и жидкое, а не белое и вязкое, как должно быть на этом этапе развития. Слегка травмированные на стадии молочной спелости зерновки могут сформироваться до нормальных размеров, но при созревании дадут легкое и сморщенное зерно, урожай от которого будет намного ниже.

Самым серьезным последствием повреждения заморозками зерна в стадии налива является снижение его всхожести. Зародыш имеет обычно более высокое содержание влаги, чем другие части зерна, что делает его более уязвимым.

Степень повреждения пшеницы заморозками зависит не только от значения отрицательной температуры, но и от продолжительности ее воздействия на растения, которая наносит больший вред урожаю, чем кратковременное воздействие. В табл. 2.5 приведены последствия повреждений озимой пшеницы заморозками на основных репродуктивных стадиях роста и развития. При этом травмы растений могут возникать и от менее отрицательных температур, но при их более длительном воздействии.

Таблица 2.5. Последствия повреждений озимой пшеницы заморозками на основных репродуктивных стадиях роста и развития

Стадия роста	Приблизительная температура повреждения (2 ч)	Симптомы повреждения	Влияние на урожай
Весеннее кущение	-11 °C	Хлороз листьев, обожженные кончики листьев, запах силоса	От легкого до умеренного
Трубкавание	-4 °C	Гибель точки роста, пожелтевшие и обожженные листья, расщепление и изгиб стебля, специфический запах	От умеренного до тяжелого
Флаговый лист	-2 °C	Стерильность цветков, колоса заперты в свернутых листьях, повреждение нижней части стебля, изменение цвета листьев, сильный запах	От умеренного до тяжелого
Колошение	-1 °C	Стерильность цветков, белые ости или колоса, повреждение нижней части стебля, обесцвечивание листьев	Значительное
Цветение	-1 °C		
Молочная спелость	-2 °C	Белые колоса, повреждение нижней части стебля, изменение цвета листьев, усохшие, шероховатые или обесцвеченные зерновки	От умеренного до тяжелого

Заморозки в большей мере навредят посевам озимых, которые пострадали от почвенной засухи. При недостатке влаги растения слабеют, кроме того, сухая почва промерзает сильнее, чем влажная.

Когда травма растений от заморозка незначительна и нет выгодной альтернативы пересева пшеницы другой культурой, лучшим решением остается оставить посев. При несильных повреждениях пшеница дает урожай, покрывающий затраты на возделывание, хотя зерно будет щуплым.

Если отрицательные температуры весной повредили посевы на ранних стадиях развития, то поздние всходы пшеницы, которые обычно не отличаются высокой урожайностью, сразу после заморозка при благоприятных погодных условиях могут начать быстрое развитие. Однако если заморозок случился на поздних стадиях роста, то теплая и сухая погода не позволит таким побегам сформировать хороший урожай зерна.

Наиболее опасно повреждение отрицательными температурами семеноводческих посевов. Использовать в дальнейшем такие семена не стоит. Даже если их всхожесть будет высокой, урожай все равно окажется намного ниже.

При серьезном повреждении посевов заморозком самым лучшим решением является уборка зеленой массы на корм КРС в качестве силоса. В зеленой массе пшеницы содержится много белка, но ее нужно сразу проверить на содержание нитратов, так как поздние заморозки обычно травмируют определенные части пшеницы и редко убивают все растение. При этом посевы продолжают поглощать азот из почвы, но не могут направлять его на формирование зерна, и нитраты накапливаются в зеленой массе. Процесс силосования уменьшает концентрацию нитратов.

2.2.2.2. Влияние заморозков на рост и развитие яровой пшеницы

Следует отметить, что подавляющее число исследований действия отрицательной температуры на растения выполнено с зимующими растениями, находящимися в периоде покоя. Исследований действия заморозков на яровые однолетние растения значительно меньше. Яровые растения сталкиваются с заморозками неподготовленными, в период их активной вегетации. В этом и состоит некоторая специфика вопроса об устойчивости яровых растений против заморозков, которая несколько выделяет его из общей проблемы. В то же время теория вопроса заморозкоустойчивости яровых органически связана с теорией морозоустойчивости зимующих растений.

У яровых зерновых наибольшая холодостойкость наблюдается в фазе наклонувшихся семян, но она резко снижается к фазе первого листа. С появлением первого зеленого листа и началом ассимиляционной деятельности в фазе полных всходов холодостойкость несколько возрастает, а затем постепенно снижается к фазе цветения. Наименее устойчивый орган – пыльники – у яровой пшеницы гибнет при -3°C ,

приобретая темно-зеленую окраску и подсыхая. По данным Л. М. Голубинского, особенно уязвимы проросшие зерна пыльцы, которые погибают при падении температуры ниже нуля; в то же время пыльцевые зерна в пыльниках выдерживают более сильное промерзание, которое даже несколько стимулирует дальнейшее прорастание пыльцы. Рыльца и столбики более устойчивы, чем проросшая пыльца. Завязи еще более стойки против низких температур. Как показывают данные С. Н. Дроздова и других ученых, холодостойкость снижается по мере старения растения и каждого его органа. У листьев злаковых в первую очередь повреждается верхняя часть, затем основание и влагалище. Ранее возникшие нижние листья повреждаются сильнее, чем вновь образующиеся верхние. Повреждение созревающего зерна заморозками на корню снижает урожайность, ухудшает товарные и мукомольно-хлебопекарные качества зерна, затрудняет хранение зерна и отражается на его посевных свойствах.

Наиболее сильно яровая пшеница в период налива зерна повреждается в фазе зеленой спелости. В этот период даже заморозок в -3°C снижает всхожесть зерна на 20–25 %, а при -5°C всхожесть снижается на 74–78 %. В фазе молочной спелости опасны заморозки в -5°C , снижающие абсолютный вес зерна и его посевные качества; при -9°C зерно полностью теряет всхожесть. В фазе восковой спелости опасны только заморозки примерно -7°C , а в фазе полной спелости даже заморозок в -11°C на всхожесть зерна существенно не влияет.

Приведенные литературные данные по устойчивости растений против заморозков довольно относительны, так как устойчивость значительно зависит от интенсивности заморозка и его продолжительности, а также от физиологического состояния растения. Устойчивость растительного организма представляет собой динамическое свойство и сильно зависит от состояния развития растения, интенсивности физиологических процессов и активности роста, что, в свою очередь, обусловливается действием окружающей среды и особенностями каждого экотипа.

2.2.2.3. Влияние заморозков на рост и развитие картофеля

Посадки картофеля часто попадают под весенние заморозки, когда всходы находятся в начале вегетации (рис. 2.22), и под осенние – взрослые растения в конце вегетации. Вопрос о влиянии заморозков на рост, развитие и урожайность картофеля в настоящее время хорошо

изучен. Так, всходы повреждаются при заморозке от $-1,5$ до -3 °C, а при температуре $-4...-5$ °C всходы погибают. Но через неделю в первом случае стебли поврежденных растений возобновляют рост, во втором – погибшие стебли заменяются новыми за счет запасных почек или отрастания той части стеблей, которая остается неповрежденной в почве. Не следует особенно опасаться весенних заморозков в период появления всходов. Урожайность клубней при этом если и снижается, то незначительно. Снижение урожайности клубней до 20–30 % происходит при повреждении растений заморозком в фазе бутонизации (в середине июня). Но наибольший вред заморозки наносят картофелю в фазе цветения. В период естественного отмирания ботвы воздействие заморозков на урожайность примерно такое же, как и в период всходов.



Рис. 2.22. Всходы картофеля, поврежденные заморозком

2.2.2.4. Влияние весеннего заморозка на рост и развитие кукурузы

Влияние заморозков на урожайность кукурузы является одним из основных вопросов, который тревожит агрономов и от которого зависит экономика выращивания данной культуры. Заморозки приводят к снижению густоты и потере части посевов. Как отмечает С. Красновский, когда речь идет о заморозках на кукурузе, агрономов беспокоит ряд вопросов: отличаются ли гибриды кукурузы по холодостойкости и морозостойкости; какие характеристики гибрида влияют на толерант-

ность к холоду; при какой густоте стоит пересевать кукурузу, которая повреждена морозами; нужно ли вносить гуминовые кислоты и микроэлементы для поддержки поврежденных морозом всходов, и если нужно, то когда.

Что касается устойчивости к заморозкам, то при температуре $-3...-4^{\circ}\text{C}$ в течение нескольких часов, независимо от гибрида, все ростки будут приморожены с последующим отмиранием тканей и целых листьев. Уровень повреждения заморозком не слишком зависит от определенного гибрида. Повреждение посевов заморозками в большей степени зависит от рельефа поля, фазы развития растений, продолжительности воздействия низких температур, осадков и т. п.

Посевы, которые на момент снижения температуры находятся в одной фазе развития и являются равномерными и выровненными, меньше всего страдают от заморозка в смысле снижения урожайности. Поэтому для кукурузы очень важно получить равномерные всходы (рис. 2.23). Отставание в росте соседних растений очень трудно компенсировать в течение вегетации.



Рис. 2.23. Всходы кукурузы на 7-й день после заморозков. Растения находились в одной фазе на момент заморозка, начали равномерное отрастание

А если во время неравномерного прорастания и развития еще и окажут влияние стрессовые факторы, это только ухудшит ситуацию. Растения с разными фазами развития по-разному реагируют на стрессовый фактор. Растения, которые имеют один-два листа, замерзают, однако после потепления восстанавливают нормальное развитие и практически не снижают урожайность (рис. 2.24).



Рис. 2.24. Точка роста живая, корневая система имеет хорошее развитие

Ростки, которые на момент заморозка находятся в фазе прорастания, начинают закручиваться в результате перепада дневной и ночной температур, расти в противоположном направлении, происходит их деформация с последующим отставанием развития от других растений. При частом перепаде температур в течение нескольких дней такие ростки имеют несколько колен, они ослаблены и могут даже не взойти. Рассчитывать на то, что такие растения сформируют нормальный урожай, нельзя. Даже если они прорастут, то не смогут конкурировать с растениями, которые были в фазе 2–3-го листа (рис. 2.25).

Когда принимать решение о пересеве, при какой густоте? На такой вопрос ответ дает С. Красновский. Так, в зависимости от типа початка, который формирует гибрид, определяют критическую густоту стояния растений на гектар и необходимость пересева. Гибриды, которые имеют незавершенный тип початка (*flexible*), не стоит пересевать даже при густоте 40–45 тыс./га, так как при пересеве невозможно компенсировать потерянные 4–6 недель вегетации культуры. Кроме того, повышается вероятность негативного влияния жары в фазе налива зерна, которая будет проходить несколько позже, как правило, в конце августа.

Гибриды, которые имеют фиксированный тип початка (fix), рекомендуется пересевать при густоте, меньшей 45 тыс./га, поскольку они не смогут сформировать початки большего размера. Гибриды с таким типом початка обычно имеют ФАО 180–240.



Рис. 2.25. Деформация ростков кукурузы, вызванная перепадами дневных и ночных температур

Что касается поддержки поврежденных растений гуминовыми кислотами и микроэлементами, то нужно аккуратно относиться к их применению. Растения, которые только подверглись воздействию мороза, требуют в основном тепла, воздуха и влаги. Это основные элементы для нормального восстановления и дальнейшего роста. Что касается применения дополнительных микроэлементов, то их нужно использовать несколько позже, в фазе 6–9 листьев (в зависимости от ФАО), перед закладкой початка. Тогда будет более эффективное их использование, что положительно повлияет на закладку количества рядов и зерен в початке. У ранних гибридов (ФАО 180–200) закладка початков происходит в фазе 6–7 листьев, среднеранних (ФАО 200–300) – 7–8 листьев и среднепоздних (ФАО 300–400) – 8–9 листьев, поэтому перед началом закладки початка нужно обеспечить растению максимально комфортные условия.

Если во время заморозков все растения были в одной фазе развития (2–3, 3–4 листа), то даже при полном уничтожении вегетативной мас-

сы снижение урожайности может быть не более 5 %. Если же растения имели разное развитие, то снижение урожайности может достигать 10 % или даже 20 %. На снижение урожайности также будут влиять и погодные условия в фазе налива зерна.

При внесении гербицидов нужно учитывать отмершие листья. Нельзя вносить гербициды тогда, когда растения еще не отошли от стресса, а также в момент формирования початков.

Искусственное предотвращение воздействия на растения низкой температуры путем покрытия их жидкой пеной, которая быстро затвердевает и затем разрушается при повышении температуры, было предложено Симиновичем и применялось, например, на землянике.

2.2.2.5. Влияние заморозка на плодовые культуры

Поздние весенние и ранние осенние заморозки опасны для многих плодовых (вишня, яблоня, груша, слива, персик, абрикос) и ягодных (черная смородина, крыжовник, красная смородина, садовая земляника) культур (рис. 2.26).

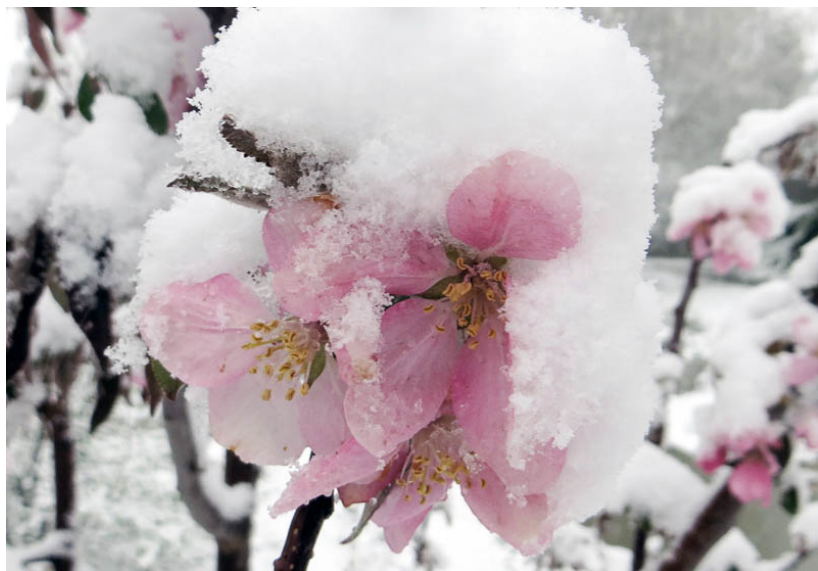


Рис. 2.26. Заморозок в период цветения

Практически не страдают от весенних заморозков малина и ежевика, так как цветут относительно поздно.

Наиболее опасными для садовых насаждений являются комбинированные заморозки, сочетающие в себе особенности радиационных проявлений (такие процессы характерны для ночного времени суток; они обычно возникают во время прохождения антициклона, когда в результате эффективного излучения происходит охлаждение почвы) и процессов адвекции (являются результатом адвекции воздушных масс и наблюдаются с приходом более холодного, чем земная поверхность, воздуха; такие заморозки характерны для второй половины мая и возникают от вторжения арктического воздуха).

Даже несмотря на незначительное снижение температурного фона, длящиеся более четырех часов заморозки всегда представляют собой очень серьезную угрозу для садовых деревьев и кустарников.

Обычно, чем раньше установилась теплая погода, тем выше становится вероятность появления поздних заморозков. Самыми опасными являются заморозки, когда дневная температура уже установилась на уровне 5–10 °С.

Все плодовые и ягодные насаждения в Беларуси находятся в зоне рискованного земледелия. Заморозкам подвержены даже зимостойкие деревья и кустарники. Они отлично переносят лютые морозы с декабря по февраль, но оказываются бессильными перед небольшими заморозками в апреле – мае. Цветки и завязи очень чувствительны даже к небольшому морозу. Бутоны яблони выдерживают заморозки от –2,7 до –3,8 °С, груши – от –1,6 до –3,8 °С, сливы – от –1,1 до –5,5 °С. Распустившиеся же цветки еще уязвимее. Для яблони и груши предел температур составляет от –1,6 до –2,2 °С, для сливы и вишни – от –0,5 до –2,2 °С. После заморозков может сложиться впечатление, что цветки мороз не повредил, так как часто лепестки остаются свежими и яркими. Но их прекрасный внешний вид обманчив, поскольку низкие температуры в первую очередь убивают пестики.

При этом наиболее чувствительно к весенним заморозкам рыльце пестика, которое может погибнуть внутри почки или после распускания цветка. Жизнеспособность пестика определяется по его цвету: светло-зеленый цвет пестика указывает на то, что он не поврежден, коричневый цвет означает, что пестик потерял свою жизнеспособность и опыление не состоится (рис. 2.27).



Рис. 2.27. Поврежденный (слева) и неповрежденный (справа) цветок яблони заморозком

Если после повреждения от заморозков цветы и завязи не осыпались, то в дальнейшем из них образуются деформированные и некачественные плоды, а урожайность будет значительно снижена.

Повреждения от заморозков цветков в фазе бутонов, уже распустившихся цветков и завязей плодов зависят от местоположения сада и вегетационных особенностей деревьев. Максимальный вред от заморозков получают вишневые, сливовые и грушевые сады. Яблони зацветают на несколько дней позже и страдают от воздействия весенних заморозков значительно меньше. Размещение садовых насаждений вблизи любых крупных водоемов и на рельефных возвышенностях снижает пагубное воздействие отрицательных температур на плодовые деревья.

Цветки, обращенные к земле, теряют меньше тепла путем теплового излучения, чем обращенные вверх. Соответственно, среди цветков, обращенных к земле, большее количество переживет заморозок.

Чем больше цветков, тем больше из них переживут слабый или умеренный заморозок.

Способствовать выживанию цветков будет их наличие в саду на разных фазах развития, так как на разных фазах развития критическая температура тоже разная, следовательно, в этом случае выживет больше цветков.

Обильная облиственность защищает цветки, расположенные под листвой, препятствуя тепловому излучению.

Растения в конце рядов повреждаются больше, чем в центре, особенно если заморозки сопровождаются ветром.

Садовая земляника также повреждается весенними заморозками

(рис. 2.28), которые нередко весной на почве, однако период цветения у нее достаточно продолжительный, так что полной потери урожая можно избежать.

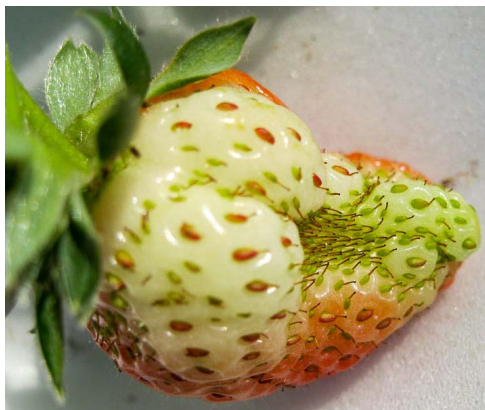


Рис. 2.28. Деформация садовой земляники, попавшей под весенний заморозок

2.2.2.6. Методы снижения вредоносности заморозков

Вопросы, связанные с организацией борьбы с заморозками, решаются в настоящее время в широких масштабах. Вскрыта природа различных типов заморозков, налажена служба прогнозов с довольно точным указанием времени возможного заморозка, разработаны физические методы борьбы. Тем не менее народное хозяйство страны продолжает нести значительные потери от поздневесенних, летних и раннеосенних заморозков. Это в значительной мере объясняется тем, что до настоящего времени не изучена физиологическая сторона действия заморозков на растения, а поэтому биологические способы борьбы с вредом, наносимым заморозками (подбор и выведение морозоустойчивых сортов; подбор удобрений, форм, доз и соотношений их; подкормки, закалки; предпосевные обработки и т. д.), не дают должного эффекта, так как не имеют достаточного теоретического обоснования.

При защите растений от заморозков необходимо воздействовать на тепловой режим приземного слоя воздуха путем снижения излучения тепла почвой и растениями, повышения теплопроводности почвы, перемешивания и подогрева приземного слоя воздуха и т. д. Обычно повышение температуры на 1–2 °С выше критической значительно снижает действие заморозков, а повышение на 3–4 °С почти полностью защищает растения от их действия.

Наиболее старый и распространенный метод защиты сельскохозяйственных культур от заморозков – дымление. Повышение температуры подстилающей поверхности и приземного слоя воздуха под дымовой завесой обусловлено комплексом факторов: обогревом воздуха при горении дымообразующих веществ, конденсацией водяного пара в воздухе с выделением тепла, уменьшением эффективного излучения. В то же время дымовая завеса в утренние часы, закрывая растения от прямых солнечных лучей, способствует более медленному и равномерному оттаиванию тканей растений, если они подмерзли, и уменьшению степени повреждения.

Для создания дымовой завесы от заморозков хорошо подходит практически любой сухой садовый мусор: листва, навоз, ботва, солома. Необходимо заранее определить подветренную сторону и разложить кучи мусора на расстоянии трех или четырех метров друг от друга. При горении не должно быть открытого пламени, основная задача состоит в создании дыма, который должен окутывать деревья. Дымление начинают, не дожидаясь сильных весенних заморозков, а при снижении температуры до нулевого значения и при прогнозе дальнейшего похолодания.

Дымовая завеса образуется вследствие температурной инверсии в приземном слое атмосферы. При безветрии в ясную ночь нижний слой воздуха сильно выхолаживается и разность температур у поверхности почвы и на высоте 8–10 м может достигать 8–11 °С. Дым, охлаждаясь в нижнем слое воздуха, быстро теряет подъемную силу и внутри слоя инверсии начинает растекаться в горизонтальном направлении.

Одним из способов дымления является окуливание растений при помощи дымовых куч (рис. 2.29), сжигая которые защищают от заморозков огородные культуры, плодовые растения во время их цветения, виноградники и т. д. В производственных условиях в большинстве случаев удается повысить температуру под пеленой дыма примерно на 1–2 °С. Следует отметить, что способы дымления могут давать эффект только на ровном месте, при отсутствии подтока холодного воздуха со стороны и при слабом ветре (1–2 м/с).



Рис. 2.29. Дымление с помощью дымовых куч

Для образования дымотуманной завесы иногда используют красный фосфор, который при сжигании дает густую пелену дыма, также применяют мазут и другие вещества. В последние годы для создания таких завес стали широко применять специальные дымовые шашки. Зажигание дымовых смесей можно начинать при температуре воздуха на 1–1,5 °C выше критической.

Для повышения температуры можно применять открытый обогрев посредством использования различного типа грелок. В качестве топлива чаще используют парафиновые грелки и грелки на твердом топливе. При использовании такого метода возможно повышение температуры воздуха в приземном слое на 1–4 °C. Определенный интерес представляет комбинированное использование открытого обогрева с ветровыми машинами, способствующими более равномерному распределению тепла, излучаемого грелками. Существенный недостаток этого метода – загрязнение атмосферного воздуха. Кроме того, продукты неполного сгорания оседают на растениях и ухудшают их фотосинтетическую деятельность.

Для укрытия растений применяют различные светопрозрачные материалы (пленку, стеклянные колпаки), тканые и нетканые материалы,

специальные пены. По своим теплозащитным свойствам жидкая пена аналогична свежевывапавшему снегу. В отдельных случаях низкорослые растения просто присыпают землей или торфом.

Продувание посевов и насаждений с помощью электрических вентиляторов, тракторных вентиляторов (рис. 2.30), снятых с самолетов двигателей, отработавших свой полетный ресурс, или с помощью вертолета, зависающего на небольшой высоте над плодовым садом, способствует перемешиванию более холодного приземного воздуха с верхним, более теплым, что разрушает температурную инверсию.



Рис. 2.30. Установка для принудительной конвекции воздуха в саду

Вентиляторы начали использовать в 20-х гг. в Калифорнии, но до 40–50-х гг. это были единичные случаи. Сейчас вентиляторы (ветряки) особенно распространены на citrusовых и виноградниках. Например, в калифорнийских citrusовых садах они установлены почти везде. В Европе такие вентиляторы устанавливают, в частности, на севере Португалии. Также используют вентиляторы для защиты сада от заморозков в Новой Зеландии (рис. 2.31).

Вентиляторы представляют собой 2- или 4-лопастные устройства диаметром от 3 до 6 м, установленные на стальных стойках. Обычно их устанавливают на высоте 10–11 м над землей, причем эта высота выбрана исключительно для того, чтобы вентиляторы не цепляли деревья. Одного вентилятора мощностью 75 кВт хватает на 4–5 га. Наиболее эффективны такие противоморозные вентиляторы при скорости вращения 590–600 об/мин. Вентилятор вращается и вокруг стойки, делая один оборот за 4–5 мин. Обычно вентиляторы располагают с небольшим (около 7°) наклоном вниз – это повышает их эффектив-

ность. Улучшает эффективность также синхронная работа вентиляторов на плантации – так, чтобы они перемещали воздух в одну сторону.



Рис. 2.31. Вентиляторы, которые защищают сад в Новой Зеландии

Эффективность таких машин зависит от микроклимата. Если в саду не наблюдается температурной инверсии (когда температура растет с ростом высоты над поверхностью земли), которая имеет место на калифорнийских цитрусовых плантациях в период их защиты от морозов (декабрь – январь), вентиляторы не будут эффективными. Также они не будут эффективными при незначительной температурной инверсии. Недостатком вентиляторов является шумовой эффект, который препятствует их установке вблизи населенных пунктов. К тому же один такой вентилятор стоит около 30 тыс. долл. США.

Примерно такой же эффект имеет полет вертолета. При пролете вертолета на скорости от 8 до 40 км/ч на высоте 20–30 м температура в приземном слое повышается на 3–4,5 °С. Интервал пролета вертолета над одним и тем же местом должен составлять от 30 до 60 мин. Точнее определить места, которые нуждаются в таком принудительном нагреве, пилотам помогают светильники, установленные на верхушках деревьев и подключенные к термостатам, которые загораются, когда температура опускается ниже заданной.

Еще одним действенным методом защиты растений от заморозков является орошение. Оно повышает температуру точки росы, способствует увеличению теплопроводности почвы и притоку тепла из более глубоких слоев к поверхности, что может повысить температуру в холодные ночи на 2 °С. Орошению подлежат не только стволы и кроны деревьев, но и вся поверхность почвы вокруг насаждений. Хороший результат дает заполнение водой заранее подготовленных широких борозд или специальных поливных колец. При опрыскивании деревьев можно использовать воду с незначительным добавлением мела. Дождевание следует проводить вплоть до повышения температурных показателей. Преждевременное прекращение таких мероприятий вызывает гибель цветов и листьев.

Наиболее эффективный способ защиты растений от заморозков – дождевание с помощью установок различных конструкций. Различают два типа дождевания: предзаморозковое (за несколько часов до заморозка) и противозаморозковое (непосредственно в период отрицательных, но не критических температур).

Предзаморозковое дождевание защищает в основном низкорослые культуры при заморозках до –2 °С и ветре 1,5–2 м/с, а при штиле – до –4 °С. Эффективность этого способа основана, так же как и при орошении, на увеличении теплопроводности почвы и повышении температуры точки росы.

Противозаморозковое дождевание дает возможность защищать растение даже от сильных заморозков (до –8 °С). Действие его основано на том, что при дождевании в период отрицательных температур сравнительно теплая вода, охлаждаясь, выделяет много тепла. Еще больше тепла выделяется при превращении воды в лед. И, кроме того, ледяная корочка, образующаяся на растении, уменьшает его радиационное охлаждение – излучающей поверхностью будет ледяной «панцирь».

Дождевание используется и для защиты сада от заморозков. При этом спринклерные системы могут устанавливаться как над верхушками деревьев (рис. 2.32), так и под деревьями (рис. 2.33).

Верховые спринклерные системы располагают над верхушками деревьев (на 30 см выше). Смысл применения таких систем заключается в том, чтобы согреть цветки за счет тепла, выделяемого при замерзании воды. Важно поддерживать лед влажным, т. е. температура воды должна составлять около 0 °С. Такие системы требуют много воды – 25,5–51 м³/га в час. Поэтому даже на хорошо дренированных почвах установка таких систем может потребовать устройства дренажа.



Рис. 2.32. Верховая спринклерная система



Рис. 2.33. Прикорневая система орошения

Верховые спринклерные системы устанавливают на относительно низкорослых насаждениях и не применяют на культурах с тонкими

ветвями, которые не могут выдержать веса льда. Также повреждения растений может вызвать неравномерное разбрызгивание воды. Переставные системы применяют на низкорослых культурах вроде земляники, а в садах – стационарные системы.

При достаточных нормах и равномерном внесении воды такие системы защищают сад от заморозков до -7°C . Однако, если температура падает еще ниже или норма расхода воды недостаточна, саду можно причинить больше вреда, чем если бы такой системы не было. Еще один недостаток системы – рост риска распространения корневых болезней на плохо дренированных почвах. Также растения могут перемерзнуть, если время оборота спринклера слишком большое. Оптимальное время оборота составляет от 30 до 60 с.

Норма расхода воды зависит от типа спринклеров, силы ветра, силы заморозка, времени оборота спринклера (чем дольше, тем норма больше). Если направление ветра известно заранее, на наветренной стороне или на прилегающем открытом участке с наветренной стороны можно установить спринклеры, расположив их с повышенной частотой. Большая равномерность обеспечивается, если спринклеры составлять не квадратами, а равносторонним треугольником.

В результате работы спринклерных систем, установленных под деревьями, лед образуется на почве, а не на цветах, как в случае со спринклерами, установленными над деревьями. К преимуществам спринклерных систем, установленных под деревьями, относятся: низкая цена и меньшее стимулирование развития болезней, высокая надежность и низкие затраты воды (2–3 мм/ч). При температуре выше -3°C эффективность работы таких систем мало зависит от типа спринклера и объема вылитой воды. Если температура ниже, то увеличение расходов воды с 45 до 65 л на дерево за час улучшило бы эффект работы системы. Смысл применения такой системы заключается в повышении температуры на поверхности почвы с минусовой до примерно нулевой. Тогда и температура приземного слоя воздуха, в котором находятся цвет или завязь, выше, чем без применения подобной системы. К тому же высокая влажность или образование льда на поверхности органов плодовых деревьев предотвращают потерю ими тепла.

Эффективность таких систем зависит от испарения, которое повышается со скоростью ветра, а также от точности регулирования нормы подачи воды. При оптимальной норме подачи воды поверхность почвы замерзает, а ее температура составляет около 0°C . Если поверхность почвы замерзает, а ее температура ниже 0°C , то норма подачи воды

недостаточна. Также следует избегать смачивания нижних ветвей деревьев.

Американские ученые отмечают, что в случае вымерзания семенных зачатков может помочь завязыванию плодов внесение препаратов, которые представляют собой смесь природных гиббереллинов и цитокинина. Их вносят на места массового опадения лепестков или за 24 ч до ожидаемого заморозка, или в течение 24 ч после. В то же время в случае вымерзания пестиков этот препарат не поможет. Также ученые советуют на яблоне, черешне и персике применять регулятор роста – ингибитор синтеза этилена, чтобы продлить время цветения в условиях холодной погоды и таким образом улучшить опыление и завязываемость. А на голубике рекомендуют применять сразу после заморозков гиббереллиновую кислоту, чтобы спасти цветки, поврежденные морозом.

Перспективно использование регуляторов роста и развития, тормозящих развитие плодовых почек и задерживающих тем самым цветение (это особенно ценно для раноцветущих культур). При этом было установлено, что некоторые регуляторы вообще способствуют существенному повышению устойчивости цветков к заморозкам.

Заморозкоустойчивость культуры можно повысить также регулированием минерального питания. Вообще заморозкоустойчивость растений повышается от усиленного питания тем элементом минерального питания, к которому данная культура требовательна. Например, картофель – калиелюбивое растение. Поэтому увеличение дозы калийных удобрений повышает его заморозкоустойчивость. Хорошо развитые и здоровые растения всегда более устойчивы к заморозку, так как они обладают большой регенерационной способностью, т. е. быстро отрастают и восстанавливают свой фотосинтетический аппарат.

Можно закрывать насаждения специальным пленочным укрытием или создавать над низкорослыми деревьями и молодыми саженцами соломенный навес.

Для обогрева стационарной стеклянной теплицы лучше всего применять электрокалорифер с вентилятором, чтобы прогревать весь воздушный объем равномерно (рис. 2.34).



Рис. 2.34. Электрокалорифер

2.2.3. Влияние пониженных положительных температур

2.2.3.1. Холодоустойчивость

Изучение влияния низких температур на растения и повышение их холодоустойчивости необходимо для увеличения урожайности теплолюбивых культур в условиях неустойчивого климата.

Еще в XIX в. Ю. Сакс описал явление холодоустойчивости, назвав его «простудой растений». Холодоустойчивость – это устойчивость к пониженным температурам. Растения, которые повреждаются пониженными положительными температурами являются теплолюбивыми, а которые не повреждаются – холодоустойчивыми. Холодоустойчивость – это также устойчивость к кратковременным заморозкам во время активной вегетации, когда в растении не образуется льда (активный тип устойчивости). Характерной особенностью нехолодостойких растений является то, что они нередко повреждаются и гибнут при температурах, которые для холодостойких оптимальны.

Теплолюбивыми являются главным образом тропические и субтропические растения, интродуцированные человеком в более северные

районы. Так, томаты привезены из Центральной Америки, арбузы – из тропической Африки, огурцы – из тропической Азии. Теплолюбивые растения подразделяются на полевые – гречиха, кукуруза, просо; овощные – огурец, томат, баклажан, перец; бахчевые – арбуз, дыня, тыква.

Теплолюбивые растения по-разному реагируют на пониженные температуры. Даже разные органы одного растения обладают различной чувствительностью к холоду. У травянистых обычно более чувствительны к охлаждению старые части, а у древесных – молодые. Органы и ткани растений отличаются разной чувствительностью к холоду: у одних в первую очередь повреждаются листья (рис, огурец, фасоль), у других – стебель (кукуруза, гречиха), черешки листьев (соя), цветки (томат), корневая система (арахис). Особый интерес представляет рост корней при охлаждении.

Чувствительность к холодовому повреждению изменяется в онтогенезе растений. Так, растения огурца, риса, зернобобовых культур наименее устойчивы к охлаждению на ранних этапах развития. Однако продуктивность падает сильнее, если охлаждение происходит на более поздних этапах.

По чувствительности (возрастанию устойчивости) к действию пониженных температур теплолюбивые растения можно расположить в следующем порядке: огурец → фасоль → кукуруза → баклажан → сорго → просо → томат → гречиха.

Теплолюбивые растения проявляют неодинаковую чувствительность к охлаждению в течение дня. Например, у томата чувствительность самая высокая, если охлаждение начинается в конце темного периода, а после начала светового периода она быстро снижается. Растения огурца наиболее чувствительны к охлаждению в начале фотопериода, а в ночной период их холодоустойчивость максимальная.

Пониженные температуры вызывают нарушение многих физиологических процессов у теплолюбивых растений, что в конечном счете вызывает снижение их продуктивности. Эти нарушения более значительны у менее устойчивых форм растений. Они зависят от возраста, физиологического состояния растения, а также от напряженности повреждающего фактора – температуры и продолжительности ее воздействия. У каждого растения есть фазы, когда оно лучше переносит пониженные температуры или повреждается сильнее. Свое влияние на выносливость оказывает физиологическое состояние: более устойчивы здоровые, хорошо развитые растения. Наконец, степень повреждения

зависит и от напряженности повреждающего фактора, т. е. от особенностей сочетания температуры и времени ее воздействия: более низкие температуры при кратковременном воздействии могут оказывать такое же влияние, как более высокие при продолжительном.

Растения реагируют на пониженные температуры появлением различных симптомов повреждений:

- замедление прорастания семян, так как происходит торможение поглощения воды, снижение активности ферментов и замедление развития зародыша;

- увядание листьев и побега;

- изменение окраски листьев и плодов;

- ускоренное старение и разрывы охлажденных тканей;

- замедленное, неполное или неравномерное созревание плодов, сопровождающееся ухудшением структуры и вкусовых качеств их и возрастом чувствительности к загниванию;

- подсыхание краев или кончиков листовых пластинок, опадание листьев при длительном (летальном) охлаждении, некроз листьев (побеление, пожелтение) и отмирание растений, что является следствием разрушения хлорофилла;

- при резком сильном охлаждении, не достигающем, однако, до заморзания, наблюдаются потеря тургора и завядание.

Еще одним из характерных внешних проявлений действия пониженных температур на теплолюбивые растения является замедление их роста. При этом нарушается соотношение между ростом корневой системы и надземных органов. Продолжительность периода вегетации растений увеличивается за счет увеличения ранних фаз по мере понижения температуры и возрастания ее суточных колебаний.

Растения реагируют на пониженные положительные температуры на структурном и функциональном уровнях.

Структурные изменения. Различные клеточные элементы проявляют неодинаковую реакцию на охлаждение. Электронная плотность цитоплазмы уменьшается, в ядре происходит конденсация хроматина и просветление кариоплазмы, также в клетке уменьшается число рибосом, разрушаются микротрубочки, увеличивается вакуолизация, наблюдаются разрушение мембранной системы и потеря клеточной компартментации (разграничение фонда ионов и низкомолекулярных соединений в живой клетке на отдельные участки (компартменты), отличающиеся функциональным значением и интенсивностью участия в обмене веществ).

Наиболее заметны изменения структуры митохондрий (рис. 2.35), проявляющиеся в набухании и дегенерации, просветлении матрикса, укорачивании крист (складки внутренней мембраны митохондрий) и уменьшении их числа, что может приводить к ослаблению окислительного фосфорилирования.



Рис. 2.35. Схема строения митохондрии

У хлоропластов при охлаждении происходит набухание и разрушение оболочки, дезинтеграция гран, уменьшение количества рибосом, образование периферического ретикулума (мелких везикул оболочки), накопление липидных капель, исчезновение крахмальных зерен, что можно рассматривать и в качестве защитно-приспособительных реакций.

В клетках семядольных листьев томата уже после 2 ч охлаждения отмечены небольшие изменения структуры митохондрий и пластид, затем происходили более тяжелые повреждения пластид, митохондрий, ЭПР, пероксисом и ядра. Тонoplast повреждался после 4 ч охлаждения, а плазмалемма оставалась неповрежденной в течение 16-часового охлаждения, т. е. структурные компоненты клетки отличаются разной холодоустойчивостью.

Клетки на разных фазах роста отличаются по чувствительности к холоду. Самыми холодоустойчивыми оказались уже дифференцированные клетки, менее холодоустойчивыми — делящиеся клетки. Минимальная устойчивость обнаружена у клеток в фазе растяжения.

Устойчивые сорта при охлаждении сохраняют стационарность роста: равное замедление процессов деления и растяжения клеток. У них высока гетерогенность клеток апикальной меристемы по длительности клеточного цикла, выше темпы восстановления роста после окончания охлаждения.

При охлаждении теплолюбивых растений происходит изменение вязкости цитоплазмы, которая уменьшается при небольшом охлажде-

нии (вследствие увеличения дисперсности биокolloидов и распада структурных образований) и увеличивается при сильном и продолжительном охлаждении (вследствие коагуляции структурных белков).

Сначала сильнее подавляются синтетические процессы, в то время как гидролитические не только остаются на прежнем уровне, но могут даже усиливаться, обуславливая нарушение обменных процессов, накопление продуктов полураспада, среди которых могут быть ядовитые для растения вещества (спирты, альдегиды, аммиак).

При пониженных температурах у теплолюбивых растений уменьшалось содержание водорастворимых белков, что приводило к сужению изoeлектрической зоны цитоплазмы (ИЭЗ). При выдерживании растений в условиях пониженных закалывающих температур ИЭЗ, напротив, расширялась.

Очень чувствительным показателем состояния клетки является движение цитоплазмы, которое у устойчивых к холоду растений (морковь, редька) продолжалось при 0–5 °C, а у теплолюбивых (томат, табак, тыквенные) прекращалось в течение нескольких минут после охлаждения до 10 °C.

Нарушение структуры клеточных мембран при охлаждении и связанное с ним повышение их проницаемости приводит к резкому увеличению скорости выхода растворенных веществ (ионов, аминокислот и др.) из тканей растений. Степень усиления выхода электролитов при охлаждении теплолюбивых растений зависит от температуры выращивания растений, интенсивности освещения и от относительной влажности воздуха. Увеличение выхода растворенных веществ из клетки может быть обратимым, если растения охлаждали в течение непродолжительного времени, или необратимым, когда охлаждение было более длительным. При этом необратимого увеличения выхода электролитов не происходит до появления внешних признаков повреждения. Следовательно, увеличение проницаемости не является первичной ступенью холодового повреждения клеток.

Пониженные температуры снижают эластичность мембран и их растяжимость; уменьшают подвижность липидов, способствуя снижению активности ряда ферментов.

В результате действия низкой температуры возрастает потеря мембранами ионов кальция, в результате чего их количество в цитоплазме увеличивается.

Изменяется состав липидной фракции мембран. Адаптация к охлаждению может происходить за счет изменения состава мембранных липидов, увеличивающих проницаемость мембран для воды. Мембра-

ны с высоким содержанием ненасыщенных жирных кислот более текучие при пониженных температурах. Эти кислоты рыхло упакованы в мембранах, в результате чего сопротивление движению воды через мембрану снижается.

Пониженные температуры увеличивают время подготовки клеток к делению и продолжительность митотического цикла в основном за счет увеличения длительности профазы. При этом снижается число делящихся клеток. Кроме того, замедляется скорость перехода мериستمатических клеток в стадии растяжения и дифференциации.

Холодные температуры изменяют липидную фракцию мембран, меняют их белковые компоненты и влияют на функции мембран. В итоге это приводит к необратимым изменениям: потеря целостности мембран, выход электролитов, снижение окислительной активности митохондрий, повышение энергии активации мембраносвязанных ферментов, остановка движения цитоплазмы, снижение содержания АТФ и интенсивности фотосинтеза, накопление токсических веществ и проявление симптомов холодового повреждения.

Одним из наиболее чувствительных к пониженным температурам процессов является дыхание. Его интенсивность в зависимости от глубины охлаждения может значительно изменяться. Для более приспособленных форм растений характерно более устойчивое дыхание, а у неустойчивых форм оно испытывает значительные колебания.

По мнению В. Н. Жолкевича, пониженные температуры снижают эффективность дыхания. Причиной этого является замедление процесса окислительного фосфорилирования, в основе которого лежит нарушение переноса энергии дыхания на макроэргические соединения, что и вызывает нарушения в сопряжении процессов окисления и фосфорилирования. Имеются данные о прямой связи холодоустойчивости растений с накоплением макроэргических соединений, особенно АДФ и АТФ.

Нарушение дыхания и энергетического обмена происходит из-за патологических изменений структуры и функций митохондрий. При пониженных температурах происходят различные изменения в гормональном обмене растения. Прежде всего уменьшается синтез фитогормонов и негормональных стимуляторов роста, при этом увеличивается образование ингибиторов роста, так что соотношение между ними изменяется, приводя к подавлению роста растения. Однако при пониженных температурах содержание свободных форм фитогормонов может не только уменьшаться, но и увеличиваться за счет осво-

бождения их из связанных форм. Это является своего рода защитной реакцией на повреждающее действие.

Пониженные температуры вызывают снижение интенсивности фотосинтеза, которое в зависимости от возраста, физиологического состояния и температуры может иметь обратимый и необратимый характер. В серии опытов с теплолюбивыми культурами было установлено, что фотосинтез у многих из них подавляется уже при 5–10 °С. При этом у более холодоустойчивых культур возможна температурная перестройка фотосинтеза. Охлаждение подавляет формирование пластидного аппарата, нарушает структуру хлоропластов, снижает содержание в них пигментов вследствие нарушения их биосинтеза, нарушает имеющиеся связи хлорофилла с белково-липидным комплексом. Снижение интенсивности фотосинтеза может быть связано и с вторичными явлениями – накопление большого количества углеводов в листьях при действии холода затрудняет работу фотосинтетического аппарата.

При пониженных температурах у теплолюбивых растений наблюдается также нарушение водного режима. Это происходит вследствие уменьшения поглощения воды корневой системой, что объясняется снижением ее активности или повреждением. Пониженные температуры вызывают также снижение интенсивности транспирации и падение водоудерживающей способности листьев. В то же время замечено уменьшение количества свободной и увеличение количества связанной воды в клетках. Снижение интенсивности транспирации объясняют уменьшением количества свободной воды, а падение водоудерживающей способности – нарушением коллоидных свойств белковых молекул цитоплазмы. Растения с повышенной устойчивостью обладают более высоким содержанием свободной воды и повышенной водоудерживающей способностью тканей. Нарушения водного режима у теплолюбивых растений приводят к появлению водного дефицита в надземных органах с последующим их завяданием.

При повреждении холодом растения завядают, бледнеют и буреют, т. е. у них проявляются признаки голодания. По данным З. И. Журбицкого, при различных температурах происходит изменение скорости поглощения минеральных элементов в зоне корней. На холодных почвах подавляется поглощение азота, особенно нитратной формы. Отмечено значительное замедление его включения в состав аминокислот и белков, что изменяет количественные соотношения между аминокислотами в белках. При пониженной температуре аммиак не может связываться в аминокислоты, что приводит к отравлению растения.

Пониженные температуры почвы затрудняют поглощение фосфора корнями, а затем его передвижение в надземную часть. В растениях снижается доля органических форм фосфора и повышается содержание неорганического, что является следствием нарушения фосфорилирования и распада органических соединений фосфора. Пониженные температуры замедляют и поглощение калия, однако в меньшей мере, чем азота и фосфора.

Влияют низкие температуры и на поглощение микроэлементов. Так, поглощение Mn и Zn кукурузой при охлаждении снижается, а транспорт Fe и Cu к побегам при охлаждении корней не ингибируется и полностью удовлетворяется. Поглощение бора и его распределение в молодых листьях тормозится, что приводит к подавлению роста органов растений и функционирования листьев.

Как было сказано выше, фотосинтез у теплолюбивых растений прекращается при 5–10 °С, а при 7–10 °С прекращается поглощение минеральных элементов и воды. Однако нарушение водно-минерального и углеродного питания не является первопричиной повреждения теплолюбивых растений низкими температурами, так как диффузия углекислоты и водно-минеральных соединений принципиально возможна и при 5–10 °С. Следовательно, снижение ассимиляционной деятельности у растений является следствием изменений, происходящих до нарушения функции питания.

Таким образом, под воздействием низких температур у теплолюбивых растений быстро выходят из строя хлоропласты и митохондрии. И только после этого подавляются фотосинтез, дыхание, процессы поглощения веществ. Низкие температуры вызывают быстрые изменения в липидном составе мембран хлоропластов и митохондрий. Причем если у теплолюбивых форм они разрушаются, то у холодостойких реконструируются. В частности, происходит замена неподвижных насыщенных кислот на подвижные ненасыщенные, обеспечивающие функционирование мембран в условиях низких температур. Если учесть, что мембраны несут ответственность за процесс поглощения и транспорта веществ, становятся понятными и преимущества холодостойких форм. У последних (в отличие от теплолюбивых) в условиях низких температур сохраняется структурная основа жизнедеятельности – активное состояние мембран.

Конечно, способность к обновлению структуры, по-разному выраженная у холодостойких и теплолюбивых форм, имеет под собой биохимическую основу. В условиях низких температур у устойчивых форм возрастает активность реакций цикла Кребса, увеличивается

биосинтез АТФ, происходит значительное обновление ферментных систем. Повышенная активность и специфическая направленность обмена веществ свидетельствуют о том, что у растений, устойчивых к низким температурам, имеется биохимический резерв, используемый ими в экстремальных условиях. Резерв этот закодирован в молекулах ДНК.

2.2.3.2. Методы повышения холодостойкости

Несмотря на давний интерес исследователей к изучению холодоустойчивости растений и важное практическое значение этой проблемы, приемы защиты растений от пониженных температур разработаны еще недостаточно.

Для снижения отрицательного влияния пониженных температур на сельскохозяйственные культуры нужно в первую очередь применять профилактические меры, заключающиеся в надлежащем уходе за ними.

Эффективны способы закалки, основанные на кратковременных воздействиях на семена перед посевом низкими температурами. Прием закаливания семян перед посевом постоянной низкой температурой был применен еще в XVIII в. Е. А. Грачевым. В дальнейшем этот прием разрабатывался В. И. Эдельштейном и А. Е. Вороновой. Суть закаливания заключается в воздействии холодом на растение в начале его жизни, что вызывает адаптивные перестройки метаболизма в течение последующей жизни. В результате происходит повышение холодоустойчивости растений, активизация их роста и увеличение урожаев. Предпосевное термическое закаливание семян холодом оказывает на них сильное физиологическое действие: повышается активность гидролитических и окислительных ферментов, активизируется дыхание, т. е. происходит общая стимуляция жизнедеятельности.

В растениях, выросших из закаленных семян, тоже наблюдается изменение физиологических процессов. Так же, как и в семенах, в них усиливаются многие ферментативные процессы, улучшается энергетический обмен, активизируется образование хлорофилла и фотосинтез, ускоряются ростовые процессы. Все это приводит к повышению урожая закаленных растений. Следует отметить, что не все растения способны к холодовому закаливанию.

При возделывании теплолюбивых культур в умеренных и северных областях использовали приемы механической защиты растений от холода. К ним относятся, например, парники, применяемые для выращивания растений в течение всего года или только для рассады в холод-

ное время с последующей высадкой ее в грунт при наступлении благоприятных в температурном отношении условий. В период же похолоданий на небольших участках растения накрывают пленкой или бумагой.

Широкое распространение получает также практика использования защищенного грунта – стеклянных зимних теплиц на электрическом обогреве и пленочных весенних – без обогрева. Широко применяют рассадный способ выращивания (томатов, огурцов). Главное преимущество его заключается в более раннем посеве и удлинении естественного вегетационного периода.

Применяют регулирование времени посева с использованием нескольких сроков, что дает возможность при повреждении или гибели ранних посевов получать продукцию с более поздних. При отсутствии же похолоданий урожай даст и ранний посев.

Известны попытки повышения холодоустойчивости химическим путем. Установлено повышение холодоустойчивости хлопчатника при обработке семян нитратом аммония. Холодоустойчивость томата повышается после дополнительного внесения фосфора (Е. Я. Ермолаева) и при обработке семян многими микроэлементами (Л. А. Лебедева).

Установлено также положительное влияние на холодоустойчивость растений некоторых гормональных веществ. При обработке верхушечных почек кукурузы и огурца гиббереллиновой кислотой происходит активизация роста растений (О. А. Зауралов). В исследованиях В. И. Жидкина и О. А. Зауралова установлено повышение холодоустойчивости и продуктивности проса в результате обработки семян и растений регуляторами роста – индолил-3-уксусной и гиббереллиновой кислотами. Есть данные и о влиянии других веществ на повышение холодоустойчивости растений (хлорхолинхлорид, янтарная кислота, абсцизовая кислота и др.).

Кроме агротехнических способов повышения холодоустойчивости теплолюбивых растений перспективным является селекционный путь – выведение холодоустойчивых сортов, однако он длителен и сложен, так как признаки устойчивости к неблагоприятным факторам и признаки продуктивности не всегда совпадают. Несмотря на это, более холодоустойчивые сорта кукурузы, огурца, томата все же созданы и успешно внедряются в северных частях ареалов распространения этих растений.

По данным Д. Ф. Проценко, холодоустойчивые гибриды кукурузы отличаются более энергичным прорастанием семян и более быстрым развитием пластидного аппарата, более высоким уровнем содержания хлорофилла и желтых пигментов – каротиноидов.

2.2.4. Выпревание

Проблема вымерзания озимых, диагностика и методы распознавания поврежденных морозами растений на сегодняшний день исследованы вполне достаточно. Этим вопросам посвящено много исследований и опубликован ряд работ. Значительно меньше исследованы и освещены в литературе вопросы повреждения и гибели озимых культур от выпревания. Еще меньше исследований имеется по проблеме выпревания на многолетних травах, на ягодных и плодовых культурах, в также на лиственных и хвойных породах.

Наиболее часто растения подвергаются выпреванию, если мощный снежный покров устанавливается рано, задолго до глубокого промерзания почвы, и залегает длительное время.

Выпревание также происходит, если на посевах озимых образуется подвесная прозрачная ледяная корка, под которой повышается температура. В этих условиях под влиянием света растения также возобновляют свою жизнедеятельность.

2.2.4.1. Выпревание озимых зерновых культур

Явление выпревания на озимых культурах распространено очень широко и наблюдается почти ежегодно на той или иной площади посевов. В отличие от вымерзания, когда губительное действие может оказать даже кратковременное снижение температуры на глубине узла кущения ниже критической, при выпревании гибель озимых определяется продолжительным действием сложного комплекса неблагоприятных условий. Среди них ведущим является длительное пребывание растений в темноте при температурах, близких к 0°C ($0 \pm 3^{\circ}\text{C}$). Чаще всего условия такого рода складываются при раннем установлении избыточного снежного покрова на талой или недостаточно промерзшей почве и при позднем сходе снега с полей весной. В таких условиях растения усиленно расходуют запасы питательных веществ в листьях и узлах кущения, истощаются. При недостатке кислорода и избытке углекислоты в тканях растений имеет место деструкция клеток, недифференцированный, аномальный рост конусов нарастания, распад пигментов и ряд других явлений, приводящих к повреждению и гибели как отдельных побегов, так и целых растений. Такие ослабленные зимой растения после схода снега и возврата низких отрицательных температур весной повреждаются при менее сильных морозах, чем осенью и зимой.

Выпревание (рис. 2.36) в отличие от вымерзания часто носит локальный характер (преимущественно на полях ранних сроков сева и в понижениях рельефа), однако более глубокий анализ этого явления свидетельствует о том, что под влиянием выпревания урожайность озимых на большой территории резко снижается.



Рис. 2.36. Выпревание озимой пшеницы

В то время как при действии низких критических температур на полях погибают обычно все или большинство растений, при выпревании часть растений может сохраниться, однако у них повреждаются и

гибнут наиболее продуктивные главные побеги. При этом число отмирающих побегов достигает 50 % и более. Такие посевы формируют урожай за счет побегов второго, третьего и последующих порядков, запаздывают с развитием, и в результате урожайность от выпревания снижается на 50–70 %. Выпревание до последнего времени исследовалось значительно меньше, чем вымерзание, так как от вымерзания озимые посевы погибали чаще, а от выпревания они погибали значительно реже на столь больших площадях.

Способствует повышению вероятности повреждений озимых культур от выпревания осеннее переувлажнение верхних слоев почвы, особенно в сочетании с глубоким снежным покровом (60 см и более). Также выпреванию способствует продолжительное пребывание растений под глубоким снегом – до 150 дней. Так, было установлено, что гибель растений на избыточно увлажненной почве достигала 57 %, а на естественно увлажненной – 24 %, причем во всех случаях ко времени выпадения снега почва была промерзшей (до 34–38 см).

Интенсивность траты сахаров под глубоким снежным покровом более значительна при температуре, близкой к 0 °С, чем при температурах –5...–8 °С и ниже. Хорошо закаленные растения значительно экономнее тратят сахара под глубоким снежным покровом по сравнению с незакаленными. Содержание сахаров в узлах кущения с 25 до 7,5 %, а в листьях – с 16,7 до 5 %, у незакаленных растений – до 2–2,5 %. При этом у закаленных растений, накапливающих с осени больше сахаров, критический минимум содержания сахаров (порядка 2–5 %) наступает позже, чем у незакаленных. Уходя в зиму с меньшим запасом сахаров, слабо закаленные растения начинают голодать под глубоким снегом значительно раньше, чем хорошо закаленные.

При сравнительной оценке устойчивости к выпреванию содержание олигосахаридов является достаточно достоверным показателем. Иногда таким показателем может являться содержание сахарозы и фруктозы. Однако при их определении надо учитывать происхождение сортов и их приспособленность к тем или иным типам зимы. Так, анализы олигосахаридов подтвердили уже известные данные о том, что наиболее морозостойкие сорта степного происхождения, где снежный покров обычно непродолжителен, далеко не всегда являются одновременно и наиболее устойчивыми к выпреванию.

Одним из существенных факторов, обеспечивающих хорошее закаливание растений и накопление сахаров, является оптимальный срок сева, соответствующий наилучшим агрометеорологическим условиям

роста растений и сортовым особенностям озимых культур. Озимые культуры, посеянные в оптимальный срок, накапливают в узлах кущения в среднем на 10–15 %, а в некоторые годы даже на 20–30 % больше сахаров, чем растения поздних сроков сева.

Одной из причин большей изреженности при выпревании является повышенная вегетативная масса растений в осенний период, чему могут поспособствовать ранние сроки посева, теплая погода и избыточное содержание азота в почве. В этом случае большой запас сахаров у озимых культур с более развитым травостоем расходуется на дыхание быстрее.

Гибель растений от выпревания наступает не сразу по израсходованию запасов сахаров, а значительно позднее, так как растения способны в некоторой степени пополнять их за счет превращения небольшого запаса крахмала в сахара. Но при этом происходит голодание растений (расход белков и распад тканей клеток растений) и наступает вторая фаза выпревания озимых. Растения начинают расходовать белки, когда у них остается всего 2–4 % сахаров (из 10–30 %). Происходит это обычно в конце зимы и в период снеготаяния, особенно в конце этого периода (до 5 мг и более на 1 г сухого вещества). Гибель растений в этот период, за 5–6 дней до схода снега, резко усиливается, что часто имеет решающее значение для исхода перезимовки растений. Также растения, подверженные истощению, подвержены гибели от весенних заморозков. Расход белков опасен для жизни растений еще и потому, что выделяющееся при этом тепло создает благоприятные условия для развития микроорганизмов и роста мицелия различных грибов. Грибы, быстро и мощно разрастаясь на голодающих растениях, резко ускоряют расход белков, что приводит к гибели сначала листьев, касающихся почвы, затем основания побегов, а в дальнейшем и узлов кущения озимых. Чем продолжительнее период голодания, тем больше растения повреждаются от выпревания.

В. А. Моисейчик пришел к выводу, что все или большинство растений гибнут при продолжительности периода голодания не менее 30–40 дней и длительном снеготаянии. Однако еще в 1935 г. было выяснено (И. И. Туманов), что истощение растений не вызывает их прямой гибели. Так, в специальных опытах в одних вариантах у озимых растений перед уходом под снег были срезаны и удалены с делянки листья – зимовали лишь одни узлы кущения и корневая система. В этом варианте сохранились живыми и дали отрастание 85 % растений. Во втором варианте, где надземные части срезались в этот же срок, но не удалялись, а оставались лежать на делянке, сохранилось

всего 33 % растений. Истощение озимых растений было одинаковым, но там, где листья срезаны не были, а также там, где срезанные листья оставались на делянке, развивалась снежная плесень. На делянках, где листья удалялись, снежной плесени не было. Были даже наблюдения и опыты, когда случайно или специально растения озимых с осени стравливали животными перед уходом в зиму. И хотя пастьба животных на посевах также наносила вред растениям, однако в некоторых случаях он был меньше, чем ущерб от выпревания.

В исследованиях Н. Н. Яковлева изучалось подрезание растений осенью в условиях трех фонов – естественного снежного покрова, избыточного снежного покрова и бесснежья. Подрезка растений проводилась в конце сентября на высоте 10 см с удалением срезанной массы. На фоне естественного снежного покрова существенных различий в перезимовке не отмечалось; при бесснежье узлы кущения, не прикрытые листьями, страдали больше, а в условиях избыточного снежного покрова удаление срезанной массы – питательной среды для развития грибов – приводило к уменьшению гибели от выпревания.

Установлена разная устойчивость к выпреванию озимых растений среди сортов разного происхождения. Растения из регионов, где озимые часто подвергаются выпреванию, гибнут меньше, чем растения, реже зимующие под избыточным снежным покровом. Так, в опытах Н. Н. Яковлева меньше всего образцов выпало из тех, которые были получены из Швеции, где высокий снежный покров часто сочетается с теплыми зимами; в горных районах Австрии также формировались сорта, устойчивые к выпреванию.

Кроме этого выявлено, что и **при отсутствии** снежного покрова при длительном пребывании озимых растений при температурах, близких к 0 °С, может иметь место истощение растений, недифференцированный рост конусов нарастания и в результате – гибель побегов, а нередко и целых растений.

Как отмечалось выше, растения озимых, которые были подвержены выпреванию, но не погибли, являются физиологически ослабленными, имеют пониженный иммунитет и легко поражаются корневыми гнилями, снежной плесенью и склеротиниозом.

2.2.4.2. Выпревание озимого рапса

Все факторы, влияющие на выпревание озимых зерновых культур и физиологические процессы, протекающие в растениях, имеют место быть и на озимом рапсе. Существенное отличие при этом состоит в

том, что озимые зерновые культуры являются классическими озимыми культурами. А это значит, что переход в генеративную стадию возможен только после прохождения стадии яровизации. Соответственно повышенная вегетативная масса зерновых культур может быть следствием усиленного кущения (высокий азотный фон) и повышенной нормы высева.

Озимый рапс, хоть и называется озимым, согласно агробиологической классификации является зимующей культурой. И поэтому он при благоприятном августе и теплой осени, особенно на высоком питательном фоне, а тем более в загущенном посеве, способен переходить в фазу стеблевания и даже – цветения. В таком состоянии растения имеют мало шансов на благоприятную перезимовку – большая площадь листовой поверхности под снегом вследствие излишнего дыхания усиливает опасность выпревания (рис. 2.37). Как уже отмечалось, оптимальные параметры растений озимого рапса для успешной перезимовки перед входом в зиму таковы: 6–8 листьев небольшой величины, корневая шейка толщиной не менее 1 см в диаметре (рис. 2.38), которая выступает над почвой не выше 1 см.

Также следует помнить, что ослабленные растения озимого рапса после перезимовки очень склонны к поражению не только грибной инфекцией, но и бактериальной. В связи с чем в весенний период, особенно в последние годы, наблюдается гибель культуры от бактериозов (рис. 2.39), иногда в виде очагов, а иногда и на больших площадях.



Рис. 2.37. Результат выпревания озимого рапса



Рис. 2.38. Диаметр корневой шейки озимого рапса



Рис. 2.39. Гибель озимого рапса от бактериоза

2.2.4.3. Выпревание земляники садовой

Выпревание происходит в результате переувлажнения почвы в осенний период и застоя воды в почве и под почвой ранней весной, с началом таяния снега. Особенно сильно повреждаются подмороженные растения, когда под толстым слоем снега в зоне растения атмосфера насыщена водяными парами. Выпреванию подвержены в первую очередь растения, сильно поврежденные вредителями (землянично-малиновым долгоносиком, земляничным клещом, нематодами), пораженные болезнями (белой и бурой пятнистостью, серой гнилью). Выпревание может быть связано с большой засоренностью насаждений сорняками, недостатком питательных веществ в почве и возрастом кустов. Выпревание земляники более вероятно на низких участках, на тяжелых и сильно переувлажненных почвах. Способствует выпреванию земляники дополнительное укрытие до наступления устойчивых морозов в $-7...-5^{\circ}\text{C}$. Под слоем мульчи, дополнительно укрытой снегом, скапливается теплый воздух и интенсивно развиваются процессы выпревания.

2.2.4.4. Выпревание плодовых культур

Выпревание растений – особенно частое явление в регионах, отличающихся многоснежными зимами, и в регионах, где снег часто выпадает на еще не замерзшую почву и препятствует промерзанию почвы, когда наблюдается чрезмерно теплая и сырая осень. Этому недугу у растений способствует также дождливое и холодное лето, когда рост растений продолжителен, а вызревание тканей недостаточно. В тканях ствола в межклеточных полостях происходит льдообразование. После установления снежного покрова температура у поверхности почвы стабилизируется на уровне от 0 до -3°C , при котором интенсивность дыхания не снижается.

В результате выпревания плодовых деревьев чаще всего отмирает кора и камбий, повреждаются корневая шейка и основание штамба (обычно до высоты около 20–35 см). В отдельные годы могут повреждаться даже скелетные ветки. Корни страдают редко. Если и повреждается, то обычно только верхняя часть корневой системы.

При выпревании отмечается резкое потемнение коры и камбия, происходит растрескивание и отслаивание коры. У таких культур, как слива и вишня, часто наблюдается камедетечение. Такие растения очень слабо растут, а при сильном повреждении вообще не наблюдается их роста. В случае сильного выпревания, когда поражается ствол по кольцу, растения гибнут. Если выпревание кольцевого характера не имеет, то возможно восстановление коры и камбия. Однако в месте повреждения наблюдается интенсивный рост тканей. К осени они нередко вызревают в недостаточной степени. Тогда может наблюдаться вторичное поражение недугом, часто уже летальное. Выпревание плодовых коварно. Заметить его непросто. Плодовые культуры имеют большой запас питательных веществ и весной, даже будучи поврежденными, они распускают листовые пластинки, могут вполне нормально цвести и даже формировать завязь. Однако в разгар лета, когда наблюдается дефицит влаги в почве, вдруг начинают засыхать.

Молодые растения страдают гораздо больше, чем взрослые. Выпревать дерево может в течение ряда лет, обычно этот процесс не является летальным за один сезон. У плодовых культур причина выпревания досконально не изучена до сих пор. Многие ученые склоняются к мысли, что основной причиной является банальное несоответствие наследственного ритма развития культур климатическим условиям, в которых оно произрастает.

Неопытные садоводы нередко путают выпревание с вымерзанием, поэтому утепляют растения, например окучивают снегом. Тем самым только усугубляют положение. Чтобы избежать ошибок, следует отличать вымерзание от выпревания. При подмерзании повреждается в первую очередь древесина и одно-, двухлетний прирост. На подмерзшей части кроны листья мелкие, прирост слабый или его нет вовсе, на здоровой – листья нормально развиты.

Из плодовых страдают от выпревания обычно лишь косточковые. Наиболее сильно к этому склонны такие культуры, как абрикос, слива (рис. 2.40), вишня войлочная и песчаная. Терн и тернослива страдают в меньшей степени, как и слива домашняя, а также разные гибриды алычи.

Что касается груши, яблони и облепихи, то эти культуры считаются стойкими к выпреванию. Однако в молодом возрасте могут пострадать в незначительной степени.



Рис. 2.40. Выпревание сливы

2.2.4.5. Меры по снижению вредоносности выпревания

Снижают опасность выпревания мероприятия, направленные на улучшение структуры, а также физических свойств почвы путем внесения навоза, торфа, зеленого удобрения; известкование кислых почв; отвод излишней влаги с озимых полей осенью и подготовка полевых каналов для обеспечения стока талых вод в осенний, зимний и особенно весенний периоды.

Применяют также агротехнические приемы, направленные на создание благоприятных условий для осеннего закаливания озимых, которое важно для повышения устойчивости как к вымерзанию, так и к выпреванию и способствует максимальному накоплению сахаров в надземных органах, а у озимых зерновых культур – особенно в узлах кущения. К таким приемам относятся выбор и обеспечение оптимальных сроков сева, норм высева (не загущать), а также осеннее внесение калийных и фосфорных удобрений.

Ведется селекция сортов, более устойчивых к выпреванию. Для этих целей целесообразно использовать родительские формы из регионов, где глубокий снежный покров часто сочетается с теплыми зимами.

При возделывании особо ценных сортов и на полях, имеющих важное хозяйственное значение, имеет смысл проведение систематического агрометеорологического контроля еще с осени за ходом температур на глубине залегания узлов кущения и на поверхности почвы под снежным покровом, а также биологического контроля за конусами нарастания растений с тем, чтобы при необходимости провести уплотнение снежного покрова с помощью катков и таким образом способствовать снижению температуры поверхностных слоев почвы до $-5...-7\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Создаются условия, ускоряющие таяние снега на полях весной, в том числе путем мульчирования лежащего снега материалами с темной окраской, что снижает вредоносное действие снежной плесени, корневых гнилей и других патогенных грибов.

Ранней весной необходим особенно тщательный уход за озимыми зерновыми культурами, пострадавшими от выпревания. Прежде всего с помощью боронования нужно обеспечить удаление листьев, пораженных снежной плесенью. Одновременно ранняя весенняя подкормка азотными удобрениями усилит рост побегов кущения у озимых зерновых культур и отрастание озимого рапса.

Состояние оптимального габитуса озимого рапса в осенний период достигается применением фунгицидов-ретардантов (Карамба Турбо, ВК; Карамба, КЭ, СК; Тилмор, КЭ и др.). Норма расхода препаратов и кратность их применения выбираются исходя из погодных условий, сроков посева, степени развития растений и других показателей.

Для борьбы с грибной инфекцией озимых зерновых культур и озимого рапса, которая нередко является следствием физиологического ослабления от выпревания, следует проводить предпосевную обработку семенного материала протравителями фунгицидного действия.

Для стимулирования образования боковых ветвей озимого рапса, дружности цветения и профилактики болезней особенно актуально на изреженных после зимовки посевах применение росторегуляторов и фунгицидов с росто-регулирующим действием в фазе начала стеблевания (25–30 см).



Рис. 2.41. Результат работы препарата Рэгги, ВРК на озимом рапсе

Не следует укрывать землянику навозом, соломой, опилками, листьями, а также теми материалами, которые быстро слеживаются и гниют. Рисканно укрывать посадки полиэтиленовой пленкой, так как в солнечную погоду под ней будет высокая температура. Допустимо укрывать землянику лапником, еловыми, дубовыми листьями, а также нетканым материалом белого цвета.

Размещать плодовые и ягодные культуры, склонные к выпреванию, нужно с южных, юго-западных и юго-восточных сторон строений. Землянику лучше разместить на небольшой возвышенности.

Подверженные выпреванию косточковые культуры (абрикос, сливу, вишню) следует высаживать в тех местах сада, где не накапливается свыше 40 см снега. Если снега много, то лучше сажать растение на небольшой возвышенности.

Снижает опасность выпревания так называемая **сухая зимовка**, когда ствол и ветви зимующего растения изолируют от прямого соприкосновения со снегом. Например, близко к стволу дерева по кругу вби-

вают 4–6 колышков. Вокруг растения, используя колышки, натягивают полипропилен (мешки из-под сахара, муки). Верх мешковины собирают шалашиком у стволика и завязывают. Стволик остается сухим, а приствольный круг, свободный от снега, промерзает быстрее. Делать это рекомендуют в конце октября – начале ноября, но до больших морозов.

2.2.5. Выпирание

2.2.5.1. Причины выпирания

Когда осенью при заморозках происходит попеременное замерзание и оттаивание воды, озимые растения повреждаются вследствие выпирания. В почве под растениями образуются линзы льда, которые, притягивая к себе воду, увеличиваются в размерах и выталкивают растения (рис. 2.42).



Рис. 2.42. Выпирание озимой пшеницы

При этом обрываются корни или растение остается на корнях как на ходулях. Выпирание может проявляться и иначе. При небольших морозах, не превышающих -7°C , вода по капиллярам из незамерзшего слоя поднимается к поверхности почвы, образуя ледяную корку. Снизу она нарастает, при этом формируется мощный ледяной слой. Лед при-

мерзает к корневой шейке или к трубке листьев. Последующие слои льда выталкивают корку выше. Растение поднимается из почвы на высоту корки, как бы повисая над ней (иногда до 12 см). Лед может образоваться и между слоями почвы. В том случае, когда верхний слой почвы толщиной 2,5–5 см замерзает, а из глубины почвы по капиллярам продолжает поступать вода, ледяная прослойка приподнимает верхний слой почвы с растениями, разрывая корни. Когда при последующем потеплении и таянии льда почва возвращается в первоначальное положение, растения остаются над почвой. Обнаженные корни высыхают при повышении температуры или замерзают при заморозках. Распределение и толщина ледяных прослоек зависят от влажности и структуры почвы, скорости ее замерзания и оттаивания. На торфяных и болотных почвах выпирание наблюдается редко. Чаше оно встречается на тяжелых, бесструктурных, перенасыщенных влагой почвах. Размеры выпирания зависят и от сопротивления корневой системы, прочности примерзания льда к растению. Ранние посевы озимых, обладая хорошо развитой корневой системой, меньше страдают от выпирания.

Кроме описанного выше активного выпирания существует еще пассивное. Оно проявляется осенью, особенно после дождей, когда посев озимых производится сразу после вспашки в рыхлую неосевшую почву. Оседая, почва обнажает узлы кушения и верхнюю часть корневой системы, которые засыхают.

2.2.5.2. Меры по снижению вредоносности выпирания

Мерами борьбы с выпиранием являются ранний посев и внесение удобрений, усиливающих развитие корней, а также снегозадержание, ослабляющее колебания температуры почвы.

Результативным является высев сортов, имеющих глубокое залегание узлов кушения, посев по хорошо обработанной и осевшей почве, прикатывание почвы до и после посева и др.

Пострадавшие от выпирания посевы весной, пока почва не просхла, прикатывают. Обнаженные узлы кушения при этом оказываются прижатыми к почве и образуют новые корни.

Для предотвращения пассивного выпирания посев необходимо проводить спустя 2–3 недели после последней обработки.

2.2.6. Ледяная корка

2.2.6.1. Причины появления ледяной корки и ее вредоносность

Ледяные корки (рис. 2.43) могут быть прозрачными или мутными, притертыми или висячими. Самой опасной считается притертая прозрачная корка, которая образуется при сильных и длительных оттепелях с последующим наступлением морозов. При этом образовавшийся лед или плотно притирается к почве, или сковывает ее на оттаявшую глубину, и озимые посевы оказываются вмержшими в него. Установлено, что теплопроводность у льда в 5 раз выше, чем у снега, поэтому влияние резких колебаний температуры на растения возрастает, что приводит к их вымерзанию. Если растения полностью вмержают в лед, то нарушается газообмен, за счет чего их ткани обесняются кислородом и обогащаются углекислым газом. При этом происходит отравление растений углекислотой.



Рис. 2.43. Ледяная корка

Степень вредности воздействия ледяной корки в основном определяется ее толщиной, временем, в течение которого она покрывает растения, температурой воздуха и степенью готовности (закалки) озимых культур к перезимовке. Чем толще корка и чем дольше она существует, тем хуже будут последствия. Так, ледяная корка без снега под ней толщиной 25–30 мм, пролежав 2–3 недели, приведет к гибели около 30–40 % всех растений, пролежав больше месяца – уничтожит практически каждое второе растение. Корка толщиной от 80 до 100 мм уничтожит половину растений за 15 дней.

Ледяная корка может нанести и древесным растениям непоправимый вред. Во-первых, деревья подо льдом страдают от недостатка кислорода. Во-вторых, почки растений вымерзают, а в-третьих, обламывающиеся под тяжесть льда ветки – это серьезные механические по-

вреждения. Случается, что заледеневшие кроны клонятся вниз так сильно, что могут и вовсе вырвать дерево с корнем. При этом хвойные деревья страдают больше от обледенения, так как у них нет спящих почек, поэтому после механических повреждений хвойные деревья хуже восстанавливаются.

2.2.6.2. Меры по снижению вредоносности ледяной корки

Для стимуляции таяния льда разбрасывают по нему темные виды удобрений.

Чтобы уменьшить отрицательное влияние притертой ледяной корки, применяют снегозадержание.

Для предохранения растений от действия ледяной корки не следует допускать накопления воды в понижениях рельефа (блюдцах).

Проводят также механическое разрушение почвенной ледяной корки (рис. 2.44).



Рис. 2.44. Разрушение ледяной корки

2.3. Болезни, вызываемые высокими температурами

2.3.1. Высокотемпературный стресс

2.3.1.1. Влияние высокотемпературного стресса

По мнению Е. И. Кошкина, высокотемпературный стресс представляет собой один из самых значимых абиотических факторов, определяющих урожайность сельскохозяйственных культур на планете. Так, на более чем 23 % территории суши среднегодовая температура воздуха в течение нескольких часов превышает 40 °С. При этом жара, как правило, сочетается с засухой, что усиливает негативные последствия стрессов. Степень отрицательного влияния высокой температуры на урожайность полевых культур зависит от продолжительности ее действия, фазы развития растений, культуры.

Из огромного разнообразия растительных форм, населяющих Землю, пожалуй, только суккулентам и некоторым термическим водорослям нужны высокие температуры.

Высокая температура выводит из строя «сторожевые посты» клетки – мембраны. В результате чего происходит увеличение их проницаемости и выделение из клетки водорастворимых веществ. Вследствие этого наблюдается дезорганизация многих функций клеток, в частности их деления. Если при температуре 20 °С все клетки проходят процесс митотического деления, то при 38 °С – каждая седьмая, а при 42 °С – лишь каждая пятисотая клетка.

Повышенная текучесть мембранных липидов, обусловленная изменением состава и структуры мембраны при перегреве, приводит к потере активности мембранно-связанных ферментов и нарушению деятельности электрон-транспортной цепи (ЭТЦ).

Перегрев оказывает заметный эффект на водный режим растения, быстро и значительно повышая интенсивность транспирации. В результате у растения возникает водный дефицит. Сочетание засухи с жарой и высокой солнечной инсоляцией оказывает максимальное отрицательное влияние на посевы, нарушая, наряду с фотосинтезом, дыханием и водным режимом, поглощение элементов минерального питания.

Вслед за увеличением проницаемости мембран происходит повреждение белков, разрушаются нуклеиновые кислоты, подавляются фотосинтез и дыхание. Положение осложняется тем, что по мере активиза-

ции процессов распада в растениях накапливаются вредные продукты обмена – аммиак, жирные кислоты и т. д. Подобные изменения – большая угроза организму, и, чтобы противостоять ей, он мобилизует все защитные средства. Успешный исход бывает в том случае, если растению удастся активизировать процесс восстановления структуры. Решающую роль в этом играет скорость синтеза белка. У растений с высокой «истинной» жароустойчивостью восстановление структуры и синтез белка протекают очень интенсивно и сопровождаются высоким уровнем дыхания, поставляющего энергию в промежуточные соединения. Важное значение при этом имеют органические кислоты, образующиеся в цикле Кребса. Они, связывая аммиак, выполняют сразу две функции – обезвреживают его и образуют аминокислоты, необходимые для синтеза белков и клеточных структур. У устойчивых к высоким температурам растений помимо цикла Кребса функционирует одновременно пентозофосфатный цикл, с которым связано образование нуклеотидов, необходимых для восстановления целостности ДНК.

Вообще под жароустойчивостью (термотолерантностью) понимают способность растений выносить перегрев.

Для подавляющего большинства растений предел выносливости ограничивается 45 °С. Максимумы же температур в отдельных районах нередко бывают выше. Поэтому растения жарких местообитаний также вырабатывают защитные приспособления. Подобно растениям умеренных поясов, они сбрасывают листву и впадают в состояние покоя в случае приближения более или менее регулярно повторяющихся периодов с неблагоприятным температурным режимом. Только происходит это не зимой, а летом. Так ведет себя, например, песчаная акация (рис. 2.45). Белый саксаул же сбрасывает не только листья, но и целые ветки (рис. 2.46). Сбрасывание листьев и целых органов, переход растения в состояние покоя могут быть основаны на синтезе специальных веществ, приводящем к формированию пробкового слоя у основания опадающих органов, а также на биосинтезе ингибиторов метаболизма.

Имеются у растений такие приемы защиты от высокой температуры, как изгиб побегов, сворачивание листьев и т. д., основанные на перераспределении стимулирующих рост веществ (ауксинов, гиббереллинов), вызывающих однонаправленное растяжение клеток.

В состоянии покоя (в форме семян, луковиц, корневищ) при действии высоких температур впадают эфемеры – растения с коротким циклом развития. Начиная вегетацию ранней весной, они завершают ее

к наступлению жары. Период активной жизнедеятельности их длится всего несколько недель. При более благоприятных условиях время вегетации их значительно удлиняется. Растения жарких местообитаний прибегают и к таким приемам защиты, как свертывание листьев, уменьшение их поверхности, вертикальное и меридиальное расположение. По данным К. Е. Овчарова, лист, находящийся под углом 10° к плоскости перпендикулярно падающих лучей, поглощает энергии на 15 % меньше, чем лист, лежащий в этой плоскости. Если же лист повернуть на 70° , поглощение тепла становится ничтожно малым.



Рис. 2.45. Песчаная акация



Рис. 2.46. Белый саксаул

В условиях жаркого климата растения нередко образуют войлочные покрытия, предохраняющие их от прямого воздействия солнечных лучей. А некоторые виды способны выделять соли, из которых на стволах и листьях образуются кристаллы, преломляющие и отражающие падающие лучи солнца. Описанные ранее признаки ксероморфности также проявляются у растений, вынужденных жить в зонах с жарким климатом. По мнению А. Д. Майснера, ксероморфность у растений в районах с жарким климатом служит, скорее, для сбережения влаги, чем для терморегуляции.

По уровню жароустойчивости выделяют три группы организмов: жаростойкие (термофильные синезеленые водоросли и бактерии горячих минеральных источников), способные переносить температуру $75\text{--}100^\circ\text{C}$; жаровыносливые (растения пустынь и сухих мест обитания – суккуленты, кактусы), выдерживающие перегрев до $50\text{--}65^\circ\text{C}$;

нежаростойкие (мезофитные и водные растения), способные переносить кратковременное действие температуры 40–45 °С.

Из цветковых растений наиболее жароустойчивы суккуленты, некоторые кактусы и др. Представители семейства Толстянковые могут выдерживать нагревание солнечными лучами до 55–65 °С. Жароустойчивость суккулентов обусловлена повышенной вязкостью цитоплазмы, большим содержанием связанной воды в клетках и пониженным обменом веществ.

Сельскохозяйственные культуры по жароустойчивости относятся именно к последней группе, причем устойчивее, как правило, наиболее теплолюбивые растения южных широт (хлопчатник, клевер, рис, сорго и др.), обладающие генотипической устойчивостью к высокой температуре и прямой солнечной инсоляции. При этом чем суше место обитания и выше температура воздуха, тем выше жароустойчивость культуры.

Многие мезофиты и ксерофиты хорошо переносят высокую температуру благодаря интенсивной транспирации, снижающей температуру листьев. Например, испарение всего 0,0005 г воды с 1 см² листа в минуту снижает его температуру на 15 °С. В целях терморегуляции и облегчения круговорота веществ на транспирацию расходуется до 90 % влагозапасов растения.

Кроме того, мезофиты обладают повышенной вязкостью цитоплазмы и усиленным синтезом белка, что также усиливает жароустойчивость. В период образования генеративных органов жароустойчивость однолетних и двулетних растений снижается.

Растения в ряде случаев вырабатывают и испаряют эфирные масла, достигая тем самым эффекта охлаждения.

Прорастающие семена у зерновых могут подвергаться воздействию высоких и сверхвысоких температур. Известны случаи, когда температура почвы при прорастании пшеницы достигала 45 °С, а кукурузы – 55 °С. Проростки очень чувствительны к повышению температуры более 20 °С. Это может привести к уменьшению конечной урожайности, даже если в последующем условия для формирования урожая будут оптимальными. Масса побегов и корней у проростков кукурузы снижается на 10 % на каждый градус превышения температурного порога в 26 °С.

У пшеницы число листьев не зависит от температуры, зависимость же общей площади листьев одного растения от температуры в целом опосредована влиянием температуры на размеры листьев и продолжи-

тельность их жизни. Другие параметры, определяющие потенциальное число зерен, напротив, сильно зависят от температуры и снижаются пропорционально уменьшению продолжительности периода до цветения. Число побегов и, соответственно, колосьев на одно растение, а также число колосков в колосе и цветков в колоске имеют тенденцию к снижению при подъеме температуры выше 15 °С в период до начала цветения.

Пороговые температуры повреждения для генеративных органов при действии температурного шока гораздо ниже, чем для других органов. Так, у кукурузы снижение закладки семян происходит при температуре свыше 38 °С главным образом из-за снижения способности пыльца к прорастанию и роста пыльцевой трубки, а появление тычиночных нитей и образование семянпочек менее чувствительны. Это хорошо показано в опыте на пшенице, фертильность цветков которой повысилась с 30 до 80 % при опылении пестиков опытных растений, находящихся в условиях жары, пылью, взятой с растений, выращиваемых в благоприятных температурных условиях.

Период после цветения у зерновых характеризуется более частым воздействием высоких температур, вызывающим серьезные нарушения физиологических процессов и соответственно влияющим на формирование урожая и его качество. Развитие зародыша может затормозиться, если температура превысит пороговое значение для данной культуры или сорта.

Потери урожая риса и кукурузы от высокой температуры могут составлять 10–15 %. Яровые культуры в целом более устойчивы к жаре, чем озимые (пшеница). Например, потеря массы зерновки у озимой пшеницы превышении пороговой температуры на 1 °С составляет 4 % от максимальной, у кукурузы – 3 %, а у риса – всего 1 %. При этом происходит увеличение скорости налива зерна. Однако увеличение скорости налива зерновки не компенсирует снижение продолжительности налива. Продолжительность налива зерна пшеницы снижается на трое суток с повышением температуры примерно на каждый градус в диапазоне 16–26 °С.

Конечный эффект жары на урожайность зависит также от того, в какой период процесса налива зерна она действует. Особенно чувствительно к высоким температурам начало развития зерновки. Поскольку опыление у детерминантных культур не синхронизировано даже в пределах колоса, число зерен остается чувствительным к действию жары, даже когда многие семязачатки уже оплодотворены. Например,

у пшеницы оплодотворение в колосе происходит в течение 7 дней. У кукурузы пестики появляются в течение 3–5 дней. В целом более ранний по времени стресс оказывает больший негативный эффект на развитие зерновки в сравнении с относительно поздним. Однако последний сказывается на большей части зерновок. Закладка зерен чувствительнее всего к высоким температурам через 3 дня после начала цветения, и значительное снижение числа зерен может происходить вплоть до окончательного формирования зерновки, которое может длиться до 7 дней после начала цветения. Поскольку число зерен пшеницы к этому моменту уже определено, в последующем жара, как правило, снижает такой показатель, как масса 1000 зерен.

Очень сильно влияет жара и засуха на продуктивность кукурузы. Наиболее опасна жара в период цветения метелок кукурузы (выброса пыльцы). Поскольку оболочка пыльцевых зерен очень тонкая, то при температуре выше 30 °C она быстро пересыхает. Вследствие этого пыльца теряет жизнеспособность. Жара более двух дней может привести к недостатку фертильной пыльцы в посеве, что чревато череззерницей и невыполненными верхушками початков (рис. 2.47).



Рис. 2.47. Череззерница кукурузы

Наступление жары через 8 дней после оплодотворения приводит к формированию растрескавшихся зерновок с достаточно плотной консистенцией эндосперма, что кроме урожайности снижает также и качество урожая.

Высокая температура на разных культурах влияет на разные элементы продуктивности. Например, у овса снижается количество метелок на растении, у пшеницы – количество семян в колосе, а у горчицы – количество стручков на растении (табл. 2.6).

Таблица 2.6. Влияние высокотемпературного стресса на продуктивность и элементы продуктивности сельскохозяйственных культур

Культура	Температура и продолжительность действия	Процент снижения
Овес	34 °С в течение 7 дней в период налива зерна	метелок на растении – 10; урожайности зерна – 39
	27 °С в течение периода налива зерна	урожайности зерна – 4
Пшеница	31/18 °С (день/ночь) от формирования колоса до уборочной спелости	числа семян в колосе – 50; урожайности зерна – 39
Сорго	40/30 °С (день/ночь) в течение 63 дней	урожайности зерна – 53
	Изменение температуры от выметывания до созревания от 32/22 °С (день/ночь): до 36/30 °С до 40/30 °С	урожайности зерна – 10 урожайности зерна – 99
Горчица	35/18 °С в течение 10 дней в период формирования бутонов, цветения и образования стручков	числа стручков на главном стебле – 75; числа семян в стручке – 25; урожайности семян – 22

Длительные температуры свыше 35 °С в теплице могут привести к гибели растений. Если ночью температура не опускается ниже 18 °С, то это тоже оказывает отрицательное влияние на растения, они слабеют, вершина истончается. Такие растения более подвержены заболеваниям.

У огуречных растений, даже с преимущественно женским типом цветения, высокая дневная и ночная температуры воздуха в сочетании с пониженной влажностью воздуха и почвы смещают пол в мужскую сторону. Происходит сильное увядание листьев (рис. 2.48).

У томата при дневной температуре свыше 35 °С в сочетании с низкой влажностью воздуха цветки недоразвиваются, опадают, пыльца погибает и растение не дает плодов. Листовые пластинки деформируются, обычно скручиваясь в «лодочку» (рис. 2.49). Если на момент наступления жары и яркого солнца плоды уже образовались, то они могут получить солнечные ожоги (выглядит это как обширный хлороз, можно подумать, что томат незрел) и растрескаться.



Рис. 2.48. Огурец в состоянии температурного стресса



Рис. 2.49. Томат в состоянии температурного стресса

2.3.1.2. Методы снижения вредоносности высокотемпературного стресса

Для яровых культур важнейшее значение имеет проведение сева в оптимальные сроки для конкретной почвенно-климатической зоны. Вредное действие повышенных температур – одна из главных причин значительного снижения урожаев ранних яровых при запаздывании с их посевом. Например, у яровой пшеницы в фазе кущения в конусе нарастания идет дифференциация колосков. Высокая температура почвы и воздуха ускоряет этот процесс и сокращает время прохождения IV–V этапов органогенеза, приводит к повреждению конуса нарастания. В результате этого уменьшается число колосков в колосе, число цветков в колоске и, как следствие, снижается урожайность.

Большое значение для полевых и древесных культур имеет орошение. Во время орошения повышается влажность воздуха в приземном слое, снижается температура воздуха. Кроме того, обмыв крон деревьев и кустарников в жаркие дни позволяет смыть пыль с листьев, которая поглощает солнечные лучи и может усугублять перегрев.

Положительное значение имеет посадка полезащитных полос.

Для защиты древесных растений (плодовых деревьев) от перегрева проводится побелка стволов. В результате этого мероприятия солнечная радиация отражается от стволов, исключая перегрев.

Для картофеля оптимальная температура клубнеобразования составляет около 17 °С. При выращивании этой культуры в южных районах высокие температуры почвы во время роста и созревания клубней могут ускорять вырождение клубней, снижение урожайности, утрату клубнями сортовых и семенных качеств (неправильная форма клубней, несвойственная сорту окраска и др.). Использование вырожденных клубней для посадки крайне негативно отражается на последующем урожае. Для борьбы с вырождением картофеля в южных районах картофелеводства используют летнюю (июльскую) посадку, когда развитие клубней протекает при более прохладной погоде в сентябре – октябре. Обычно такие клубни используют только для посадки, так как по потребительским качествам они уступают картофелю весенней посадки.

Для повышения устойчивости к температуре ряда сельскохозяйственных культур (сахарная свекла, дыня, томат, морковь) можно обработать семена перед посевом хлоридом кальция, сульфатом цинка, борной кислотой, а также обработать посевы растворами солей цинка (0,05 %).

Для плодовых культур отмечается положительное значение подкормки растений растворами борной кислоты (в концентрации 0,03 %) и хлоридом кальция (0,3 %).

В теплицах в условиях высокой температуры обязательно проведение пассивного или активного проветривания.

В яркие солнечные дни в сочетании с высокой температурой, если есть техническая возможность, следует провести затенение посевов и посадок.

2.3.2. Солнечный ожог

2.3.2.1. Причина и вредоносность солнечного ожога

Солнечный свет – основа жизни растений, формирования их урожая в целом. Недостаток солнечного света приводит к резкому падению продуктивности поля, снижению устойчивости растений, нарушениям физиологических процессов в них.

Но иногда солнечные лучи причиняют серьезный вред. Причем в последние годы, в связи с изменениями климата, с некоторыми видами солнечных ожогов сталкиваются не только производители южных регионов, но и производители умеренных широт.

Солнечный ожог у растений – это повреждение растений при чрезмерном воздействии ультрафиолетового излучения. Это может произойти при длительном пребывании растений на открытом солнце, особенно в жаркое время года, при переносе из тени на свет или при близком расположении к мощным фитолампам.

Солнечный ожог у растений проявляется следующими симптомами:

- появление белых, желтых или коричневых пятен на листьях, стеблях и плодах, которые могут быть мелкими или занимать большую часть поверхности. Пятна могут иметь четкие или размытые границы, быть сухими или мокрыми;
- образование трещин, язв или некрозов на поврежденных участках, которые могут инфицироваться бактериями или грибами;
- отмирание или опадание листьев и цветков, особенно при тяжелом ожоге;
- увядание или деформация растений, снижение их роста и развития.

Проблема солнечных ожогов одинаково касается всех культур, которые принято выращивать через рассаду: томата, перца, огурца, баклажана и даже капусты.

Появлению солнечных ожогов особенно подвержена рассада, высаженная в теплицу без предварительной подготовки и закаливания. Пересадка – сильный стресс для растений, на привыкание к новым условиям температуры и влажности, к другому составу почвы им нужно время (5–14 дней). Именно в этот период рассада особенно чувствительна и к перепадам температуры, и к активному солнечному излучению, поэтому нуждается в дополнительной защите. При этом более всего рассаде угрожают не прохладные ночи и не перепады температур, а резкое и непривычное для растений воздействие ультрафиолета. Солнечный ожог возникает в результате слишком быстрого испарения влаги, которую молодые или травмированные после пересадки корешки не успевают восполнить. Итогом становится пожелтение и увядание листьев, появление на них светлых пятен, усыхание краев, а затем и потеря поврежденной листовой массы. В тяжелых случаях могут пострадать не только листья, но и стебли и даже корни. Обожженные части растения перестают развиваться и могут стать воротами для инфекционных болезней. При этом в результате солнечного ожога у

рассады обгорают в первую очередь боковые листочки, причем нижнее сильнее, а самый верхний «пяточек», как правило, остается зеленым. На свежих ожогах умеренной степени наблюдается отслоение эпидермиса.

Также присутствует проблема ожогов вытянувшихся стеблей. Иногда такой ожог бывает достаточно глубоким, повреждающим и сосудистую систему, что в целом может значительно ухудшить снабжение растения водой и элементами питания, а значит, и сильно снизить его потенциальную урожайность. Такие ожоги могут возникать и на рассаде, прошедшей закалку, если рассада эта вытянулась. Вытягивание (израстание) рассады – это удлинение и истончение стеблей, вызванное чаще всего нарушением баланса «свет – тепло», что нередко случается в теплицах без досвечивания. Происходит это и под самый конец цикла выращивания рассады – при передержке кассет в теплице либо нарушении баланса элементов питания (обычно при чрезмерном азотном питании).

В отдельные годы огромный вред плодовым и ягодным культурам, а в большей мере именно их продукции, наносит солнечный ожог (рис. 2.50). Потери от солнечных ожогов плодов могут составлять от 20 до 40 % в течение вегетации и 15–20 % в период хранения.

По данным В. Я. Александрова, верхняя граница нормальной жизнедеятельности растений умеренного климата ограничивается температурой 35 °С. Выше этого предела начинаются различного рода повреждения.

Для взрослых частей плодовых культур главным повреждающим фактором летних солнечных ожогов является критическая высокая температура тканей на юго-западной и западной сторонах при следующих условиях:

– наличие морозных повреждений, полученных в зимний период, что значительно снижает жаростойкость тканей;



Рис. 2.50. Солнечный ожог на малине

– недостаток листьев, что снижает охлаждающее влияние транспирационного тока воды из более холодной почвы по проводящей системе деревьев;

– избыток азота и низкий уровень Брикса (показатель содержания чистой сахарозы в воде: 1 градус Брикса = 1 г сахарозы / 100 г раствора в клеточном соке растений).

Для плодов главным повреждающим фактором летних солнечных ожогов является воздействие УФ-лучей и критическая высокая температура тканей при следующих условиях:

- избыток азота (несбалансированная программа питания);
- избыток натрия, кальция, магния (гидрокарбонатная жесткость воды);
- дефицит кальция (несбалансированная программа питания);
- неравномерное распределение кальция, локальная концентрация в меристемных тканях создает недостаток его в других частях;
- нарушение баланса между кальцием и магнием;
- дефицит кремния. Присутствие кремния необходимо для усвоения в первую очередь кальция;
- низкий уровень Брикса в клеточном соке растений.

Инфракрасный и видимый спектры солнечного излучения при воздействии более одного часа температуры свыше 45 °С на поверхности плодов и листьев способствуют повреждению эпидермиса и мякоти плодов из-за температурного стресса, в результате развиваются фотоокислительные ожоги и некрозы тканей. Ожог может проявляться в виде ожогового почернения, которое появляется обычно через несколько дней после того, как был причинен ущерб. При этом клетки не отмирают и повреждение изначально проявляется как поверхностное, хотя более глубокие повреждения мякоти проявляются в период холодного хранения.

Видимое повреждение кожуры плодов (некроз и почернение) считается недопустимым дефектом при оценке качества плодов или повышает класс продукции и ее стоимость.

Ожог может приводить к изменению внутренней структуры тканей плодов, это ведет к нарушению наполнения клеток, изменению распределения влаги и сухого вещества, что впоследствии, часто после съема плодов или в период хранения, проявляется в виде: загара (побурения мякоти) плодов; стекловидности плодов (рис. 2.51); горькой ямчатости плодов (рис. 2.52). Внутренние ожоги плодов яблони, так же как и винограда, приводят к разрушению фруктовых кислот, изме-

нению pH клеточного сока и ухудшению качества продуктов переработки: соков и виноматериалов.



Рис. 2.51. Стекловидность

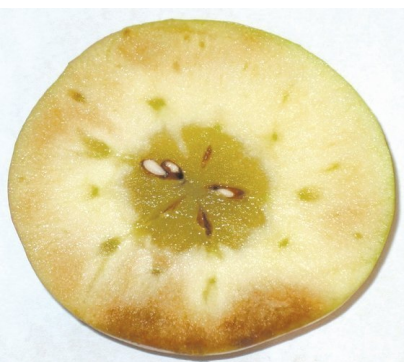


Рис. 2.52. Горькая ямчатость и термический ожог вследствие дефицита кальция

Чаще остальных солнечным ожогам подвергаются слабовзимостойкие сорта яблонь (Лобо, Мелба, Клос, Спартан, Бифорест и др.), нерайонированные сорта вишни, абрикосовые и персиковые деревья, недавно высаженные плодовые деревья и пересаженные на новое место взрослые деревья, саженцы, прикопанные на зиму в сухую почву, декоративные хвойные и вечнозеленые растения (туи, ели, можжевельники, самшиты и т. д.).

Теплые мартовские дни способствуют незапланированному пробуждению декоративных хвойников. Растет интенсивность испарения влаги, а корни в промерзшей земле не работают и не снабжают растение влагой, хвоя обезвоживается. Ситуация усугубляется наличием снега, который не только замедляет оттаивание почвы, но и отражает и без того агрессивные солнечные лучи. В результате хвоя растений «сгорает» – становится бурой (рис. 2.53). Пострадавшие растения очень долго восстанавливаются, деревья или кустарники надолго теряют декоративность, а молодые растения и вовсе могут погибнуть.



Рис. 2.53. Солнечный ожог хвойных пород

2.3.2.2. Меры по снижению вредоносности солнечного ожога

Профилактика проблемы солнечных ожогов на рассаде – это проведение постепенной ее закалики. Лучше всего это делать в теплицах с открывающейся кровлей (верхним проветриванием). Вначале открывают полуметровые просветы на каждом пролете, на следующий день их расширяют и так шаг за шагом доводят до полного раскрытия. Если конструкция теплиц не позволяет провести закалику таким образом, то это можно сделать на закалочной площадке с натянутой затеняющей сеткой, которую также вначале убирают на несколько часов, постепенно полностью открывая растения. Закалику нужно вести не менее четырех дней.

Уменьшают вероятность появления солнечных ожогов также правильно подобранные сорта, весной мульчирование приствольного круга для быстрого таяния снега, сразу после схода снега обильный полив. После схода снега ветки с погибшими почками вырезают до живой ткани, срезы замазывают садовым варом. Первую подкормку следует проводить после начала активного роста.

Лечение солнечного ожога у растений зависит от степени его тяжести и вида растения. В общем случае следует соблюдать следующие меры:

- перенести растения в тень или полутень, защитить их от прямых солнечных лучей с помощью зонтиков, ткани или пленки;
- обеспечить растениям достаточный полив и влажность воздуха, избегая переувлажнения почвы и застоя воды;
- обрезать поврежденные листья и стебли, дезинфицируя инструменты и обрабатывая раны садовым варом;
- подкормить растения комплексными минеральными удобрениями с высоким содержанием калия и фосфора, которые способствуют восстановлению тканей и повышению иммунитета;
- проводить подкормку азотсодержащими удобрениями следует не раньше чем через 7–10 дней после получения ожога, чтобы не сжечь корни растений, которые и так пострадали от перегрева.

Наиболее эффективный способ защиты деревьев от растрескивания коры – это побелка, которая защитит деревья от нагрева солнечными лучами в конце зимы – начале весны. Чтобы побелка была эффективной проводят ее в феврале – марте в сухую, ясную, теплую погоду. Белиль нужно не только ствол, но и основание скелетных ветвей примерно до уровня 1,5–1,7 м над поверхностью почвы. Молодые деревца можно белить до тех мест, где они начинают сильно ветвиться.

Хвойные породы нужно притенить любым удобным способом: поставить с южной стороны щит, укрыть нетканым материалом или мешковиной (но не слишком плотно, чтобы воздух мог свободно поступать к хвое) и др. Убирать укрытие нужно, когда почва прогреется на глубину около 25 см, как правило, во второй половине апреля. Лучше всего снимать укрытие в пасмурную погоду, чтобы растения постепенно привыкали к солнцу.

3. ЗНАЧЕНИЕ ВОДНОГО ФАКТОРА ДЛЯ РАСТЕНИЙ

3.1. Водопотребление и водообеспеченность

В процессе вегетации растения потребляют большое количество воды. Так, с занимаемой площади пшеница при среднем урожае расходует 300–320 мм воды, что часто значительно превышает количество выпавших осадков за этот период.

Вода является неотъемлемой частью растений. Она принимает участие в процессах поглощения и транспорта веществ, образования пер-

вичных продуктов фотосинтеза, терморегуляции и т. д. Для флоры морей и океанов она служит средой обитания, а для сухопутных растений – важнейшим экологическим фактором.

Растения на 70–90 % состоят из воды. Особенно много ее (до 80–95 %) в плодах, сочных листьях, молодых корнях, т. е. в органах, где процессы жизнедеятельности протекают весьма интенсивно. Вода в растениях находится в упорядоченном состоянии. Она сосредоточивается на поверхности мембран и других элементов клетки, входит в состав гидратных оболочек ионов и полярных групп нейтральных молекул. Вода, притягиваемая высокомолекулярными соединениями, образует несколько структурных слоев, связи которых ослабевают к периферии. Наиболее прочно связанная вода служит неприкосновенным запасом растения, поскольку входит в состав молекул, и содержание ее в клетке относительно постоянно. Слабосвязанная вода определяет физиологическое состояние клеток, причем количество ее может колебаться. Степень подвижности такой воды зависит от осмотического давления клеточного раствора, создаваемого молекулами и ионами. При незначительном содержании в клетках диссоциированных молекул подвижность воды возрастает, что может ускорить транспирационный расход ее.

Эффективное использование воды – одно из важнейших свойств растительного организма. Его выражают транспирационным коэффициентом – количеством воды, расходуемым растением на построение единицы сухого вещества. Величина, обратная транспирационному коэффициенту, характеризует продуктивность транспирации. Она показывает, сколько граммов сухих веществ образуется в растении на каждые 1000 г поглощенной воды. Оба показателя меняются в зависимости от вида растения и от условий его произрастания, в частности от температуры, освещения, обеспеченности водой и минеральными соединениями. У большинства сельскохозяйственных растений умеренной зоны продуктивность транспирации составляет в среднем 3 г. Следовательно, при расходе растением 1000 г воды в нем синтезируется около 3 г сухих веществ.

Таким образом, растения тратят большое количество воды, так как с транспирацией сопряжен процесс ассимиляции углекислоты. Оба процесса взаимосвязаны, и в условиях недостатка влаги перед растениями возникает дилемма – погибнуть либо от жажды, либо от голода. При чрезмерно раскрытых устьицах наступает сильное обезвоживание организма, при закрытых – угроза углеродного голодания. Кроме того,

транспирация необходима для поддержания температуры растения в оптимальных пределах, а также для поглощения и транспорта минеральных веществ. У интенсивно транспирирующих растений полное обновление запасов воды совершается примерно в течение часа. Таким образом, за сутки растение успевает усвоить большое количество воды с растворенными в ней элементами минерального питания.

Расход воды активно контролируется надземными органами, а поглощение ее – преимущественно корнями. В исследованиях Н. Дитмера было выявлено, что у ржи, выращенной в благоприятных условиях, общая длина корней и корневых волосков достигает 10 тыс. км. Суточный прирост корней составляет 5 км, а волосков – 80 км. Активность корневой системы связана с естественным состоянием факторов среды, где водному режиму почв отводится одно из ведущих мест.

Общие запасы воды на нашей планете составляют примерно $1,45 \cdot 10^{18}$ т. В «распоряжении» растений ее значительно меньше, так как около 97 % воды содержится в океанах, 2 % заморожено в вечных льдах и снегах горных вершин, а часть воды в виде пара входит в состав атмосферы. На континенте содержится лишь 0,6 % всех водных запасов, и это в основном грунтовые воды, из которых только 1 % достигает корнеобитаемого слоя почвы.

Примерно $4 \cdot 10^{13}$ т воды ежегодно поставляется на сушу с морей и океанов в виде атмосферных осадков. При этом ежегодный прирост фитомассы суши составляет $5 \cdot 10^{10}$ т, а транспирационный коэффициент в среднем равен 300, значит, растениям суши требуется $1,5 \cdot 10^{13}$ т воды. Следовательно, за счет атмосферных осадков растения суши могли бы быть надежно обеспечены водой. Однако этого не наблюдается из-за неравномерного распределения осадков по поверхности Земли. Очень много дождей выпадает, например, в экваториальной зоне – до 12 000 мм в год, что примерно в 25 раз больше, чем на большей части территории умеренно увлажненного европейского континента. Достаточно влажными являются и некоторые пограничные области Парагвая и Бразилии, где идет так называемый вечный дождь и никто не знает, когда он начался. Совсем иные условия складываются, например, в Синайской пустыне и в Ливане. В отдельные годы количество осадков здесь не превышает 10–15 мм, к тому же, коснувшись раскаленного грунта, они нередко тут же испаряются.

На процесс распределения осадков влияет циркуляция атмосферы (восходящие и нисходящие токи воздуха), близость морей и океанов, наличие горных хребтов, режим температурных условий, приводящих

в движение воздушные массы, и т. д. Различным сочетанием этих факторов определяется сумма выпавших осадков в той или иной местности.

Но не только от количества поступающей воды зависит водный режим района. На севере осадков выпадает немного, но степень увлажнения здесь высока, потому что в холодных районах низкая испаряемость. Следовательно, водный режим того или иного местообитания характеризуется соотношением между поступающей и расходуемой влагой. Если в течение года количество осадков превышает испарение, то говорят о гумидности зоны, а если наоборот – об аридности. Свыше 30 % поверхности земли испытывает дефицит влаги, причем половина этой площади является крайне засушливой (испарение более 1000 мм при годовом количестве осадков 250 мм). На долю переувлажненных земель приходится около 9 %. При оптимальном водном режиме соотношение между поступлением и испарением влаги сбалансировано.

На водный режим также оказывает влияние фактор времени (летние осадки предпочтительнее зимних), форма осадков (дождь, град, снег, туман, роса) и их характер (моросящие летние дожди лучше воспринимаются растениями, чем ливни). Влияет на распределение осадков и растительный покров, рельеф местности, свойства почвогрунтов. Примерно 30 % дождевой воды задерживается кронами деревьев в хвойном лесу, 20 – в лиственном, 10 % – сельскохозяйственными культурами. Незначительное количество этой воды усваивается растениями. Большая часть ее испаряется, и для растений она потеряна. Вода, дошедшая до поверхности почвы, тоже не вся используется растениями. Часть ее стекает по поверхности или проникает в глубокие слои, пополняя запасы грунтовых вод. Количество стекающей воды зависит от уклона местности, типа почвы и растительности. В засушливых районах и песках вода легко просачивается в глубь почвы. Медленнее этот процесс осуществляется на луговых, пронизанных корнями и уплотненных почвах. Здесь атмосферные осадки при обильном выпадении могут даже накапливаться, образуя периодически затапливаемые участки.

Количество воды, удерживаемой почвой, определяется ее свойствами. В почвах мелкодисперсных и с высоким содержанием гумуса удерживается больше воды, чем в крупнодисперсных и обедненных гумусом. Общее количество воды, которое в состоянии удерживать почва при насыщении ее (заполнение всех пор), называют полной влаго-

емкостью почвы. Оставшаяся вода после стекания свободной (гравитационной) влаги называется полевой (капиллярной) влагоемкостью. Она составляет 70–80 % полной влагоемкости и в наибольшей степени используется растениями. Недоступна для растений гигроскопическая вода, удерживаемая почвенными частицами с большой силой. В зависимости от типа почвы количество гигроскопической (недоступной) воды в ней колеблется от 1 % (песок) до 3–6 % (глина). Хорошо гумусированный слой удерживает до 26 % воды в расчете на массу сухой почвы.

Минимальное количество воды, доступной для растений, соответствует удвоенному количеству гигроскопической воды и называется максимальной гигроскопичностью. Однако многие растения испытывают недостаток в воде уже при влажности завядания, которая больше максимальной гигроскопичности в 1,5 раза.

По приуроченности к местообитаниям с различными условиями увлажнения и выработке соответствующих приспособлений выделяют следующие группы растений: гигрофиты – растения влажных и сырых местообитаний; мезофиты – растения умеренно увлажненных мест и ксерофиты – растения, произрастающие преимущественно в жарком и сухом климате.

Гигрофиты. Среди растений влажных местообитаний различают виды, целиком погруженные в воду, – гидатофиты; растения, выставляющие в определенные периоды жизни на поверхность листья и соцветия, – гидрофиты и растения, произрастающие на достаточно увлажненных почвах, – собственно гигрофиты. Гидатофиты и гидрофиты объединяют в группу гидрофитов, т. е. водных растений. Представителями их являются водоросли и часть цветковых растений (кувшинка белая, кубышка, лотос, водный лютик, рогоз и др.). К типичным гигрофитам относятся калужница болотная, манник водный, чистяк лютичный, фиалки болотная и топяная.

У водных растений большие и тонкие листья, все органы покрыты слизью, защищающей ткани от вымывания солей, слабо развита механическая ткань, и элементы ее располагаются не по периферии, как у сухопутных растений, а в центральной части стебля и листьев, обеспечивая их гибкость и прочность. В листьях, стеблях и корнях гидрофитов имеются межклеточные воздушные полости и специализированная воздухозапасная ткань – аэренхима. У них слабо развиты покровные ткани (эпидермис и кутикула), благодаря чему газы и питательные вещества поглощаются всей их поверхностью. В эпидермисе погру-

женных в воду листьев отсутствуют устьица, а у плавающих – устьица, в отличие от большинства сухопутных растений, располагаются на верхней стороне. В листьях погруженных в воду растений ассимилирующая ткань не дифференцирована на столбчатую и губчатую паренхиму. У них слабо развита и корневая система, а иногда ее нет.

В связи с тем что водная среда по обеспеченности светом существенно отличается от воздушной, водные растения часто имеют большую поверхность листьев. Наличие воздушных полостей – результат затрудненного газообмена, а редукция корней и способность поглощать питательные вещества всей поверхностью объясняется тем, что элементы питания в воде рассеяны по всей ее толще.

У гидрофитов практически отсутствуют органы регуляции водного обмена. Поэтому при малейших изменениях привычных условий существования (обмеление, пересыхание водоемов) гидрофиты сильно страдают от обезвоживания.

Гидрофиты также не выносят обезвоживания и быстро завядают при высыхании почвы и воздуха, так как регуляция водообмена у них слабо развита. Устьица гидрофитов часто располагаются с обеих сторон листа и почти всегда открыты, эпидермис лишен кутикулы. Вследствие этого интенсивность транспирации почти равна испарению воды с поверхности водоемов. Корневая система у представителей этой группы слабо развита и представлена толстыми, неразветвленными образованиями, лишенными корневых волосков.

У гидрофитов хорошо выражены сеть межклетников и воздушные полости. Эти растения способны формировать придаточные корни, что свидетельствует о высокой потребности в кислороде. Поэтому растения влажных местообитаний приспособлены в большей степени к регуляции газового режима, а не водного. Лишней влаги не бывает. Избыток ее лишь косвенным образом влияет на жизнедеятельность растений через изменение светового, температурного, пищевого и газового режимов.

Мезофиты. Мезофитами называют растения умеренно увлажненных мест обитания. К ним относятся луговые и лесные травы (клевер луговой, пырей ползучий, костер ржаной, лисохвост луговой), большинство полевых культур (морковь столовая, лук репчатый, овес, ячмень, пшеница, картофель, рожь и др.), сорняки, плодовые и лесные культуры. В своем ареале мезофиты хорошо растут и плодоносят, они положительно реагируют на небольшое увеличение влажности, но отрицательно относятся к засухе. Между тем среди них имеются виды,

предпочитающие недостаток влаги избытку (люцерна серповидная, клевер, подорожник), и, наоборот, переносящие подтопление (луговик дернистый), затопление (костер безостый) или одновременно и то и другое (пырей ползучий). Поэтому среди мезофитов выделяют дополнительные (переходные) группы растений – гигромезофиты (близкие к гигрофитам) и ксеромезофиты (близкие к ксерофитам). Мезофиты имеют развитую корневую систему, ткани листьев их дифференцированы на плотную палисадную паренхиму и рыхлую губчатую паренхиму с системой межклетников. Покровные ткани и устьица у них также хорошо развиты. Сосущая сила корней не достигает больших величин, однако она значительно выше, чем у гигрофитов. Воду в процессе транспирации мезофиты расходуют экономно и проявляют определенную пластичность. Так, при попадании в разные по водообеспечению условия у них видоизменяются листья, стебли и корни таким образом, чтобы противостоять экстремальным воздействиям. В условиях переувлажнения у них развиваются межклетники, а при недостатке влаги усиливаются признаки ксероморфности: сокращается число устьиц, увеличивается протяженность корня и т. д. Наглядным примером, иллюстрирующим приспособление растений к смене условий водообеспеченности, является стрелолист. Цельнокраяная и развитая пластинка листа его сменяется на рассеченно-перистую по мере погружения ее в воду. Пластичность мезофитов тем не менее редко бывает достаточно высокой. При длительном воздействии они, как правило, страдают как от избытка, так и от недостатка влаги.

Ксерофиты. Наиболее приспособлены к периодическому иссушению почвы и воздуха ксерофиты – типичные представители степей, полупустынь и пустынь. Обитают ксерофиты и в районах с умеренным климатом, располагаясь при этом на сухих, хорошо прогреваемых и освещенных местах. Встречаются они и на более увлажненных почвах. Ксерофиты являются неоднородной группой растений. По характеру приспособляемости к условиям жизни их принято делить на гемиксерофиты (растения с морфоанатомическими признаками устойчивости к недостатку влаги) и эксксерофиты (растения с протоплазматической устойчивостью к засухе). Первые, в свою очередь, делятся на виды, способные активно добывать воду или экономно расходовать ее. Среди второй группы выделяют виды, регулирующие водообмен и стойкие к частичному обезвоживанию и не регулирующие водообмен и переносящие любые уровни обезвоживания в естественных условиях. К видам, способным активно добывать воду, относятся верблюжья

колючка, песчаные акации, астрагалы колючелистные, финиковые пальмы, тамарикс, саксаулы, из культурных – люцерна. Особенностью этих растений является хорошо развитая корневая система. У 30–40-сантиметровой верблюжьей колючки с диаметром ствола 8–10 см корень в длину достигает 30 м и по массе превышает надземные органы более чем в 1000 раз. Корневая система черного саксаула простирается до 40 м в глубину почвы, а акации песчаной, произрастающей на юге Африки, – до 68 м.

П. А. Генкель по способности переносить условия засухи выделил следующие типы ксерофитов:

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

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

а) настоящие ксерофиты (эвксерофиты – вероника беловойлочная и др.) – растения с небольшими листьями, часто опушенными, жароустойчивы, транспирация невысокая, способны выносить сильное обезвоживание, в клетках высокое осмотическое давление. Корневая система сильно разветвлена, но на небольшой глубине;

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

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

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

3. Эфемеры – растения с коротким вегетационным периодом, совпадающим с периодом дождей (способ избегания засухи в засушливых местообитаниях).

В условиях сухого климата глубоко укореняются и представители умеренных широт. Например, корни сосны находили на глубине 5 м,

яблони – 7 м, в то время как в зонах наибольшего распространения этих пород корни их простираются обычно на глубину 2–4 м.

В условиях пустыни, где верхние слои почвы иссушаются, а нижние подпитываются грунтовыми водами, растения, способные углубляться, развивают мощную корневую систему, которая преобладает именно в нижних слоях. Но так ведут себя далеко не все обитатели засушливых мест. Кактусы и некоторые пустынные злаки, например не наделенные способностью расти вглубь, формируют развитую поверхностную корневую систему.

У песчаного злака – селина боковые корни достигают 10–15 м в горизонтальном направлении. Поэтому он способен улавливать скудные весенние осадки пустыни и воду, конденсирующуюся из паров воздуха летом (рис. 3.1).



Рис. 3.1. Селин

У саксаула белого корневая система комбинированная. Часть ее размещена в поверхностных слоях, часть углубляется, что позволяет ему использовать как атмосферные осадки, так и грунтовую воду. Корневая система тамарикса также хорошо приспособлена для осуществления функции водопоглощения. Она может быть поверхностной, но при дефиците атмосферной влаги интенсивно развивается в вертикальном направлении.

Естественно, для такой перестройки растение должно обладать и протоплазматической устойчивостью. Чтобы добывать воду из сухих почв пустыни, растения наделены и способностью повышать сосущую

силу корней. Величина ее у некоторых типичных представителей пустынь может достигать 100–200 тыс. гПа. С помощью такого давления растения в состоянии качать воду даже из засоленных почв, где осмотические силы растворов очень велики. Особенно высокой сосущей силой обладают корни галофитов – типичных обитателей засоленных грунтов (солянка, сарсазан). В то же время в условиях умеренного увлажнения на засоленных почвах галофиты в основном не проявляют ксероморфных свойств и ведут себя как растения умеренных широт.

Растения жарких и сухих местообитаний обычно интенсивно транспирируют воду, чтобы снизить температуру листьев. Это нередко порождает опасность сильного обезвоживания организма и большинством гемиксерофитов не переносится. Чтобы сберечь добытую с большим трудом воду и избежать обезвоживания, представители пустынной флоры имеют ряд защитных приспособлений, главным из которых является сокращение испаряющей поверхности. С этой целью пустынная акация, например, по мере нарастания засухи несколько раз в течение лета меняет листовой аппарат, покрываясь каждый раз все более мелкими листочками, а в период острого недостатка воды в почве вовсе избавляется от них.

Черный саксаул сбрасывает листву сразу, чтобы перенести засуху. У некоторых растений в жаркий летний период опадают даже ветки. Так, белый саксаул в неблагоприятный период сбрасывает до 33 % зеленых побегов, и это позволяет ему сократить расходы воды в сотни и тысячи раз.

В целях сбережения воды листья пустынных растений нередко покрываются толстой кутикулой, воском, смолами. Устьица у них многочисленны, листья в экстремальных условиях заменяются на шипы и колючки, выполняющие функцию ассимиляции углекислоты и транспирации воды. Эти признаки проявляются у многих видов, но особенно хорошо они выражены у суккулентов, которые обладают способностью запасать воду в стеблях или листьях впрок, иногда в очень больших количествах – до 3000 м³. У растений, запасающих воду в стеблях, листья чаще всего редуцированы и превращены в колючки или чешуйки. У листовых форм, наоборот, не развиты стебли, и все растение представлено листом. Корни суккулентов развиваются лишь в горизонтальном направлении, что позволяет им эффективнее использовать влагу осадков. Накопленную за долгие годы влагу суккуленты расходуют постепенно. Экономное расходование воды у суккулентов обеспечивается рядом приспособлений, ограничивающих транспирацию: это сокращение испаряющей поверхности, уменьшение числа

устийц на единицу поверхности, наличие толстого эпидермиса. Устьица у суккулентов могут располагаться в углублениях и большую часть дневного времени закрыты.

В зонах с жарким и сухим климатом встречаются виды, наделенные способностью одновременно активно поглощать и экономно расходовать воду. Это преимущественно степные растения: ковыль, резак, полыни, типчак, осока песчаная и др. У перечисленных видов относительно хорошо развиты корни, которые к тому же наделены высокой сосущей силой, позволяющей поглощать воду при низком содержании ее в почве. Для предотвращения больших потерь воды листья степных растений очень часто редуцированы, устьица располагаются в бороздках и имеют совершенные механизмы регуляции. Эти признаки особенно хорошо выражены у ковыля, способного регулировать водный режим путем сворачивания и уменьшения листовой поверхности (рис. 3.2).

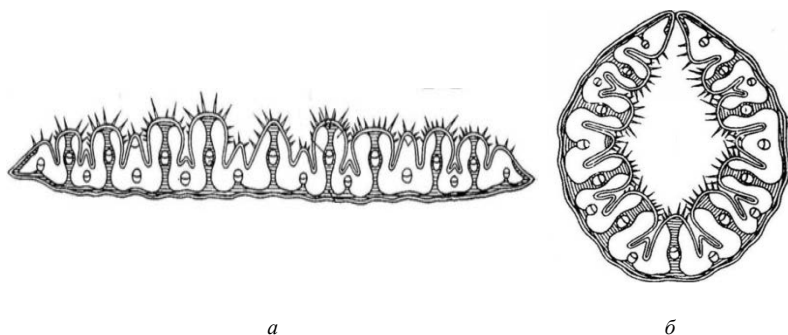


Рис. 3.2. Положение листа у ковыля: *а* – во влажную погоду; *б* – в сухую погоду

Есть у растений и оригинальные приспособления для лучшего водобеспечения. Так, например, дисхидия – растение, живущее на деревьях, – имеет листья, которые сворачиваются и образуют дождевые водосборники. В результате собранная вода по желобкам стекает к воздушным корням, которые не заглубляются в почву.

Функцию водопоглощения иногда берут на себя листья. Например, вельвичия удивительная, произрастающая в пустыне Калахари (Южная Африка), имеет листья 3 м в длину. Они впитывают влагу туманов, которая служит для вельвичии основным источником воды.

Функцию поглощения воды, когда листья и корни по тем или иным причинам не развиваются, могут выполнять колючки или волоски

(кактусы). Волоски, покрывающие надземные органы, уподобляются в этом случае волоскам корневых систем и поглощают воду из атмосферы, поддерживая растения в трудных условиях.

Способны растения и к образованию так называемой эндогенной (внутриклеточной) воды, являющейся промежуточным продуктом многих химических реакций. Ее, как правило, достаточно для поддержания растения в критические периоды жизни, если они длятся недолго.

Все рассмотренные средства приспособления ксерофитов к условиям существования служат в основном одной цели – избежать обезвоживания, которого большинство видов не переносят. Вместе с тем имеются и виды, выдерживающие обезвоживание (ковыль, суккуленты). Ковыль выдерживает сильное обезвоживание – потеря 20–25 % влаги не отражается существенно на процессах обмена веществ. Суккуленты выдерживают потерю 70 % воды, в то время как многие гигро- и мезофиты страдают при утрате даже 1–3 % ее.

В опыте с растениями тыквы и огурца, проведенном В. Н. Жолкевич и Т. Ф. Корецкой, было установлено, что почвенная засуха вызывает глубокое нарушение фосфорного обмена в корневой системе, это приводит к уменьшению содержания в корнях АТФ, нуклеиновых кислот (РНК и ДНК), белков и увеличению в 7–10 раз количества сахаров, особенно фруктозы и глюкозы. Задержка фосфорилирования сахаров снижает содержание органических кислот (пировиноградной), а также кислот цикла Кребса – α -кетоглутаровой, янтарной, фумаровой, щавелево-уксусной, яблочной и лимонной, являющихся акцепторами аммиака при синтезе аминокислот.

Таким образом, растения наделены большим набором средств, в том числе морфологическими особенностями, позволяющим им приспособиться и жить в районах с различным водным режимом. Выявление природы приспособляемости растений к различным условиям водообеспечения позволит со временем целенаправленно использовать их применительно к конкретным задачам растениеводства.

3.2. Недостаток влаги

3.2.1. Устойчивость к недостатку влаги

Засуха – это неблагоприятное сочетание метеорологических условий, при которых не обеспечивается потребность растения в воде. Засуха бывает почвенная и атмосферная. Причины почвенной засухи – отсутствие дождя на протяжении длительного времени, испарение с

поверхности почвы и транспирация, сильные ветры, что приводит к высушиванию корнеобитаемого слоя почвы. При этом влажность воздуха бывает пониженной. Атмосферная засуха вызывается массами сухого и нагретого воздуха (суховея). При любом виде засухи задерживается рост растений, уменьшается их листовая поверхность, в результате чего снижается урожай.

В настоящее время проведено много исследований для выявления природы устойчивости и чувствительности растений к обезвоживанию. При обезвоживании у растений нарушается углеводный, азотный, фосфорный обмен, сопровождающийся подавлением синтеза белков, нуклеиновых кислот и других соединений организма. Происходит активация дыхания, не сопровождающаяся синтезом АТФ, повышение структурной вязкости протоплазмы и т. д. Особенно чувствительны к засухе листья, находящиеся в фазе эмбрионального роста. При подсыхании из листьев исчезает крахмал. Усиленный распад этого полисахарида не сопровождается накоплением гексоз, поскольку они используются в процессе дыхания. При потере воды усиливается распад белковых веществ.

Потеря воды растениями, устойчивыми к обезвоживанию, не вызывает резких сдвигов метаболизма, а сопровождается лишь качественными перестройками его – обновлением ферментов и РНК, активацией энергетических центров.

К наиболее засухоустойчивым растениям относятся ксерофиты и мезофиты, произрастающие в сухом и жарком климате.

По данным А. П. Генкеля, решающим условием для проявления устойчивости к обезвоживанию является сохранение растением субклеточной структуры. Так, микроскопическое исследование мха неkkerы курчавой показало, что в его протоплазме нет плазмодесм, благодаря чему не возникает циторриза, т. е. резкого сокращения клеток, обычно сопровождающего обезвоживание. Клетки этого мха мелкие, с очень утолщенными оболочками, что, по-видимому, препятствует сильному сжатию их. Свообразно и дыхание у неkkerы. У чувствительных к обезвоживанию растений оно, как правило, вначале резко возрастает, а затем стремительно падает. У неkkerы же дыхание снижается равномерно, и до конца обезвоживания сохраняется энергетическая функция его. Таким образом, важным условием устойчивости растений к обезвоживанию является сохранение клетками структуры, необходимой для протекания в норме обменных реакций.

Засухоустойчивость, как и жароустойчивость, растений резко снижается с образованием у них генеративных органов. Ф. Д. Сказкин,

изучая реакцию растений на недостаточное снабжение их водой, установил, что злаки наиболее чувствительны к влаге в период трубкования – колошения (критический период). Недостаток воды в это время отрицательно сказывается на величине урожая. Начало критического периода относится к появлению материнских клеток пыльцы в археспориальной ткани пыльников, что соответствует периоду, когда зачаточные пыльники в цветках средней части колоса принимают бобовидную форму и начинает образовываться тычиночная нить. Окончанием критического периода считается завершение процесса оплодотворения. Следовательно, в критический период формируются репродуктивные органы, происходят цветение и оплодотворение. Этот период характеризуется напряженностью всех физиологических процессов, направленных на обеспечение оплодотворения – наиболее важного момента в жизни растений. Засуха в критический период у хлебных злаков снижает урожай за счет уменьшения числа зерен в колосе (череззерница) и абсолютной массы зерна. У двудольных в критический период засухой повреждается семязпочка, что приводит к снижению числа завязавшихся семян. Критический период у засухоустойчивых растений бывает короче, чем у незасухоустойчивых, поэтому первые легче переносят недостаток воды и в этот период.

В течение длительного времени изучение водного режима растений во время засухи ограничивалось лишь исследованием процесса испарения, или транспирации. Общеизвестной была точка зрения немецкого физиолога А. Шимпера, который утверждал, что между засухоустойчивостью и интенсивностью транспирации существует определенная зависимость: чем ниже транспирация, тем выше засухоустойчивость. Такой взгляд на засухоустойчивость существовал длительное время. По мнению Н. А. Максимова, критерий А. Шимпера (низкая транспирация) применим только к одной группе ксерофитов – суккулентам. Он считал, что одним из основных признаков засухоустойчивости является способность растений переносить временное завядание. Он обосновал свои взгляды наблюдениями, в результате которых выяснилось, что верхние листья в меньшей мере страдают от засухи, поскольку они оттягивают воду из нижних листьев и дольше сохраняют способность к синтезу. Верхние листья становятся центром притяжения питательных веществ, которые они отсасывают из нижних листьев, где преобладают процессы гидролиза и накапливается много растворимых соединений. Поэтому во время засухи первыми засыхают нижние листья. Верхние листья могут оттягивать воду и питательные вещества не только из нижних, более старых листьев, но и из развивающихся органов плодоношения. Более высокая засухоустойчивость

листьев верхних ярусов объясняется их ксероморфным строением, которое является следствием недостатка воды. Так, у этих листьев большее число устьиц на единице поверхности, хорошо развита проводящая система, клетки и межклетники мелкие, палисадная паренхима лучше сформирована, чем губчатая, клетки эпидермиса покрыты более плотной оболочкой. Такого рода закономерности изменений листового аппарата получили название закона Заленского (В. Р. Заленский, 1904).

Следовательно, возникновение ксероморфной структуры листьев – одно из анатомических приспособлений к недостатку воды, так же как и заглупление устьиц в ткани листа, опушенность, толстая кутикула, редукция листьев и др.

В критический период образования репродуктивных органов засуха приводит к гибели семенных зачатков или к недоразвитию андроеца (тычиночного аппарата) и пустоколосице, а позже к образованию зерна, недостаточно заполненного питательными веществами. Под действием сухих потоков воздуха прекращаются процессы синтеза в органах плодоношения, питательные вещества не поступают в зерно, и оно становится щуплым.

Усиливает засухоустойчивость растений прежде всего недостаточная водообеспеченность, которая играет решающую роль в филогенетическом формировании засухоустойчивости. Так, И. В. Мичурин, желая получить засухоустойчивые сорта, выращивал растения в условиях недостаточного водоснабжения. Возможность формирования засухоустойчивости в онтогенезе является основой так называемого закаливания растений.

Растения, перенесшие «небольшую засуху», повторную выдерживают с меньшими потерями. Однако осуществить искусственное закаливание взрослых растений в производственных условиях достаточно трудно. П. А. Генкель предложил подвергать закаливанию наклонившиеся семена. Опыт показал, что растения, выросшие из таких семян, приобретают повышенную устойчивость к засухе. Суть данного метода заключается в том, что семена, которые только наклонились, намачивают и подсушивают, затем высевают. В результате повышается засухоустойчивость растений и увеличивается их урожайность. Это объясняется адаптацией ростков семян, а затем и взрослого растения к частичному обезвоживанию протопласта; в клетках проростков повышаются гидрофильность коллоидов, осмотический потенциал, количество связанной воды, интенсивность обмена веществ, фотосинтеза, активность ферментов. Закаленные растения приобретают анатомо-

морфологическую структуру, свойственную засухоустойчивым растениям, и имеют более развитую корневую систему.

Засухоустойчивые сорта при значительном водном дефиците отличаются синтетической направленностью работы своих ферментов, тогда как у менее засухоустойчивых преобладает гидролитическая направленность. Например, засухоустойчивые сорта озимой пшеницы содержат больше связанной воды, которая трудно обменивается во время засухи, имеют повышенную концентрацию клеточного сока в период цветения и налива зерна, обладают высшим порогом коагуляции белков, более интенсивным накоплением сухого вещества зерна, более стойкой к неблагоприятным условиям пигментной системой. Этим и характеризуется физиологическая природа засухоустойчивости растений.

Водный дефицит приводит у ряда растений к потере тургора, вызывая разнообразные болезни. Наиболее часто это приводит к увяданию растений, наблюдаемому при превышении расхода воды над ее поступлением. При постоянной транспирации растения количество воды в нем постепенно уменьшается. Это ведет к отмиранию корневых волосков и разрушению хлоропластов, которые теряют способность ассимилировать углекислоту. При этом нарушается ферментативная деятельность в тканях, происходит распад белковых веществ.

Индикатором засухоустойчивости кукурузы в период налива зерна является так называемый эффект Stay Green, или ремонтантность. Применительно к данной культуре ремонтантность – это свойство растения кукурузы сохранять зелеными вегетативные органы после достижения ее зерном физиологической спелости. Наличие такого свойства говорит о том, что даже в условиях засухи фотосинтезирующий аппарат кукурузы сохраняет свою функциональность и будет поставлять ассимилянты к початку, обеспечивая нормальный процесс налива зерна. Присутствие эффекта Stay Green также часто служит признаком устойчивости растения к полеганию и стеблевым гнилям.

Увядание растений происходит не только при недостатке влаги в почве и повышенной температуре воздуха, но и, наоборот, при избытке влаги в почве и пониженной температуре воздуха. Эта закономерность наблюдается чаще всего у нехолодостойких растений.

Недостаток влаги приводит к ряду болезней – захвату (запалу), бели початков кукурузы (кукурузная бель), запеканию растений, череззернице, суховершинности деревьев, вершинной гнили томата, горечи огурцов и др.

Захватом (запалом) растений называют повреждения, вызванные большой сухостью воздуха – при засухе или суховее (рис. 3.3). Признаки захвата у деревьев – это засыхание листьев при сохранении ими зеленой окраски, у хлебных злаков – чаще всего щуплость зерна. Захват может привести и к гибели зерновых культур, если недостаток влаги проявляется на начальных этапах развития. Причина захвата – нарушение водного баланса, при котором испарение влаги растением превышает ее поступление из почвы. При этом происходит обезвоживание клеток. Иногда нарушение водного баланса наступает вследствие перегрева растений горячим воздухом.



Рис. 3.3. Захват пшеницы

При захвате соотношение массы соломы и зерна достигает 4:1 и даже 6:1 вместо нормального 2:1. Обычно захват приписывают исключительно действию суховеев – сухих горячих ветров. Однако физиологические исследования, в особенности наблюдения за орошаемыми культурами, показывают, что при достаточном водоснабжении даже очень низкая влажность воздуха еще не вызывает захвата и не препятствует получению полновесного зерна. Основной причиной захвата является израсходование ко второй половине вегетации запасов накопленной с осени почвенной влаги, вследствие чего поступление воды в корневую систему почти прекращается. Вредное действие суховеев сводится главным образом к тому, что они значительно ускоряют истощение запасов почвенной влаги и в то же время транспирация во время суховея значительно возрастает. В результате сильно испаряющие воду листья, не получая больше воды из почвы, оттягивают ее от развивающегося колоса и наливающегося зерна. Происходит остановка налива зерна, прекращение синтеза крахмала и других запасных веществ, приостанавливается передвижение питательных веществ из стебля в колос, и зерно, не закончив налива, засыхает. Такое зерно оказывается щуплым, с пониженным содержанием крахмала и относительно высоким содержанием растворимых сахаров и белковых веществ. Суховеи нередко сопровождаются чрезмерно высокой температурой, нарушающей нормальный синтез и отложение запасов пита-

тельных веществ в зерне и вызывающей повреждение и засыхание листьев, что также препятствует наливу зерна и вызывает его щуплость.

Наиболее устойчивы к захвату засухоустойчивые культуры – сорго, просо и суданская трава, а также наиболее засухоустойчивые сорта пшеницы, ячменя и других хлебных злаков и подсолнечника. Озимые сорта, как правило, меньше подвергаются захвату, чем яровые, так как обладают более мощной корневой системой. К тому же они и созревают обычно раньше яровых. Скороспелые сорта реже страдают от захвата, так как успевают созреть до истощения запасов влаги в почве. Кроме того, обладая меньшей зеленой массой, они не так быстро расходуют эти запасы.

Бель початков кукурузы (кукурузная бель). Эта болезнь выражается в растрескивании зерновок кукурузы, которое может быть различной глубины и ширины – от едва заметных трещин в семенной оболочке до глубоких развороченных трещин в эндосперме. Наиболее типичным проявлением бели является образование одной ровной или угловато-извилистой широкой трещины, сильно уродующей форму зерновки. В отдельных случаях содержимое эндосперма через трещины в семенной оболочке выступает в виде крупных бородавок.

Наиболее сильно поражаются початки в годы с резкой сменой засушливой погоды дождливой в период налива зерновок. Это вызывает усиленное поступление в зерновки влаги и питательных веществ. Оболочка, потерявшая в засушливую погоду способность к разрастанию не выдерживает давления увеличивающегося эндосперма и трескается. Затем трескается и выступает из трещины эндосперм. С началом созревания початков причиной образования новых трещин становится и быстрое иссушение покровов зерновок. Большая часть проростков, развившихся из больных семян, погибает.

Бель початков практически не снижает урожай кукурузы, но значительно ухудшает его качество. На пораженных початках в поле, а еще чаще в период хранения усиленно развиваются фузариоз (рис. 3.4) и плесневые грибы.



Рис. 3.4. Фузариоз, вызванный растрескиванием зерновок кукурузы

Горечь огурцов. Плоды огурцов бывают горькими. Вещество, придающее горечь огурцам, получено в чистом виде и названо кукурбитацином. Данное вещество относится к группе гликозидов.

Накопление горечи во многом зависит от неблагоприятных погодных условий. Главным фактором, влияющим на появление горечи в огурцах, является засуха и жара. Процент горьких плодов повышается при слишком высокой температуре в дневные часы и пониженной – в ночные.

Также влияют на выработку кукурбитацина еще ряд причин. В частности, неправильный полив. Огурцы нельзя переувлажнять и пересушивать. Опасно и чрезмерное орошение холодной водой. При пересушивании почвы волоски корней, которые транспортируют влагу и обеспечивают питание, также отмирают. В результате растение сталкивается со стрессом из-за недостатка нужных веществ. На фоне этого формируется антистрессовое вещество – кукурбитацин. Причина горьких огурцов в теплице часто связана с обедненной почвой и чрезмерными подкормками. В особенности горечь может появиться в результате дисбаланса азота в почве. Причиной горьких огурцов может быть и избыточное или недостаточное освещение. Так, огурцы любят свет, однако при этом их нужно защищать от ультрафиолетовых лучей. Прямые солнечные лучи агрессивны для зеленых овощей. Если на плоды долго и часто воздействует солнце, вероятнее всего, они будут горькими.

Разные сорта и гибриды имеют различную склонность к накоплению кукурбитацина, обусловленную заложенной генетической информацией. При этом одни сорта и гибриды склонны к накоплению кукурбитацина, а другие вообще его не накапливают.

Горечь в плодах огурцов распределяется неравномерно. В основном она концентрируется у основания плода, а к месту прикрепления цветка постепенно уменьшается. Наибольшая горечь находится под кожицей, в слое глубиной 3–5 мм.

Если огурец горький, это не значит, что он бесполезный. Употреблять его будет неприятно, но для консервирования он вполне подойдет. Кукурбитацин разрушается при тепловой обработке, поэтому при консервировании горячим способом горечь уйдет. Также убрать горечь из огурцов поможет замачивание плодов на не менее чем на 12 ч в холодной воде.

Запекание растений. Под прямым воздействием очень высоких температур могут повреждаться ткани растений. Так, всходы льна

гибнут от запекания, причем погибают ткани, находящиеся у поверхности почвы, где температура доходит до 45–50 °С и выше. Плоды томата могут запекаться на корню, особенно в тех случаях, когда резкое повышение температуры наступает после периода влажной облачной погоды. В результате значительно ухудшается качество уже готовой продукции. Данная форма болезни растений может проявиться в молодом возрасте и стать причиной для раннего заболевания растений другими функциональными и инфекционными болезнями.

Череззерница. Действие высокой температуры и сухости воздуха на хлебные злаки в период формирования пыльцы и семян приводит к патологическим изменениям и отсутствию оплодотворения во многих из них. В результате этого в колосе появляется череззерница или даже пустоколосица. Вышедший из влагалища почти нормальный по внешнему виду колос через короткое время белеет и высыхает. Подобное внешнее проявление засыхания лишённого зерна колоса носит название «белоколосица» (рис. 3.5). При этом причины



Рис. 3.5. Белоколосица

белоколосицы могут быть не только проблемы с водообеспечением, но и развитие болезней, в том числе корневых гнилей, а также поврежденность растений вредителями, такими как гессенская муха, остроголовый клоп, трипсы, пшеничный цветочный клещ и т. д.

В России, например в Волгоградской области, на посевах твердой яровой пшеницы часто наблюдается явление пустоколосицы. Причиной этому является слаборазвитая корневая система, которая распределяется главным образом в толще почвы, и более высокая нагрузка надземной массы на единицу рабочей поглощающей поверхности корней по сравнению с мягкой пшеницей, что резко снижает устойчивость растений в засушливые годы. В этих условиях при быстром иссушении верхних горизонтов почвы большое значение приобретают функционирующие корни, размещающиеся в более глубоких горизонтах (27–40 см),

доля которых у твердой пшеницы около 9,4 %, а у мягкой почти в два раза больше – 17,0 %.

Очень чувствительна к недостатку влаги кукуруза, особенно в условиях преобладания высоких температур воздуха (30 °C и выше).

При этом потребность кукурузы во влаге в начальные этапы вегетации невысока (примерно 30 мм/мес). Поэтому до семи-восьми листьев случаи проявления признаков недостатка влаги (засухи) очень редки. Для фазы развития кукурузы «семь-восемь листьев» характерно формирование генеративных органов – метелки и початка. Стресс, вызванный засухой в этот период развития, не столь критичен для мужского соцветия (метелки), но негативно отражается на женском соцветии (початке). Вследствие недостатка влаги в этот период растение уменьшает количество рядов зерен в початке. Так, например, у гибрида генетически может быть обусловлено наличие 16 рядов зерен, но из-за перенесенного стресса в период закладки початка количество рядов зерен может сокращаться до 14, а в экстремальных случаях и до 12.

В случае возникновения засухи незадолго до цветения или в его начале у основной массы гибридов кукурузы наблюдается состояние, когда при своевременном выбрасывании метелок, «шелк» початков появляется с некоторым опозданием. Такое явление объясняется тем, что для формирования и выталкивания «шелка» наружу кукурузе необходимо значительное количество воды. В условиях ее дефицита цветение початка также будет происходить с опозданием. В зависимости от генотипа такая задержка может достигать и недели. При значительных расхождениях в датах наступления цветения очень возрастает угроза дефицита пыльцы. Из-за более раннего старта цветения метелки окончание выброса пыльцы наступает тоже раньше. А если к этому добавить жаркие погодные условия и недостаток доступной почвенной влаги, то продолжительность цветения метелки сократится еще больше. В то же время неопыленные пестичные нити зацветшего с опозданием початка будут «ждать» пыльцу и расходовать воду, которой и так мало. Все это ведет к неполному оплодотворению, что выражается в череззернице (рис. 3.6) и пустых верхушках («носах») початков, а в экстремальных случаях – к почти полной потере урожая.

Таким образом, идеальное цветение – это синхронное цветение мужского и женского соцветий кукурузы, чем обеспечивается нормальное опыление всего посева, почти полностью исключается возможность дефицита пыльцы и экономятся водные ресурсы, поскольку

поддержка жизнеспособности неопыленного «шелка» требует значительных затрат влаги.



Рис. 3.6. Череззерница кукурузы

Именно поэтому еще одним важным параметром для гибридов является синхронность цветения метелки и початка в любых климатических условиях или с минимальным сдвигом (не более одного дня), особенно в условиях сильного стресса.

Засуха во время налива зерна провоцирует невыполненность зерна, т. е. снижение показателя массы 1000 зерен, а значит, и урожайности. К тому же недостаток влаги в данный период вегетации может сопровождаться абортацией (отмиранием) уже оплодотворенных зерен, начиная в основном от верхушки початка. Это вполне нормальный природный механизм защиты, когда растение в стрессовых условиях пытается сохранить более развитые зерновки и для этого оттягивает ассимилянты из менее развитых.

Суховершинность деревьев. Вызывать суховершинность деревьев, в том числе плодовых (рис. 3.7, 3.8), могут разные причины: нарушение агротехнических (посадка и уход) или агрохимических (питание) требований культуры, поражение болезнями (монилиальный, бактериальный ожог, бактериальный рак) или повреждение вредителями (личинки майского жука, короед и др.). Одной из основных причин является почвенная засуха. Проявляется суховершинность преимущественно в середине или в конце лета, когда зимние запасы влаги уже

исчерпаны, а летних осадков недостаточно для их возобновления. При недостатке воды в почве у древесных пород часто засыхает верхушка, а это нередко служит началом гибели и всего дерева. Болезнь подсыхания верхушки, самой молодой и жизнеспособной части растения, тесно связана с физиологическим нарушением обмена веществ активной зоны корневой системы. В силу корреляционных связей между подземной и надземной сферами растений отмирание верхушек корней немедленно сказывается на надземной части дерева – ветках верхнего яруса кроны.



Рис. 3.7. Суховершинность яблони



Рис. 3.8. Суховершинность персика

Вершинная гниль томата. Вершинную гниль томата называют также верхушечной, апикальной, а разговорное наименование – вершинка. Это очень распространенное физиологическое заболевание, которое представляет собой неинфекционную патологию плодов, выражающуюся в нарушении минерального питания и водно-солевого баланса. Болезнь проявляется в виде образования на вершине плода некротизированных участков. Это происходит из-за сбоев в работе проводящих сосудов и формировании сосудистой ткани.

Участки с вершинной гнилью сначала окрашиваются в светло-коричневый цвет, затем темнеют и становятся вдавленными и кожистыми (рис. 3.9). Плод может начать гнить и становится более подвержен заболеванию другими болезнями.



Рис. 3.9. Вершинная гниль томата

Как правило, первопричиной появления вершинной гнили становится недостаток кальция. Но в естественных условиях дефицит кальция в грунте – крайне редкое явление. Такое бывает, когда почва слишком истощена выращиванием «тяжелых» культур, таких как кукуруза или рапс. Еще кальция может не быть в песчаном или глинистом грунте. Растению может не хватать кальция в основном по причине его недоступности, а вариантов, почему это случилось, может быть несколько:

- недостаточный полив. Растения получают питание из почвенного раствора, т. е. из очень увлажненного грунта. Если воды недостаточно, то высокая концентрация солей приведет к тому, что корни не смогут поглощать нужные вещества, возможен даже ожог корневой системы. Следствием этого становится дисбаланс питания и склонность к поражению заболеванием;

- излишки азота. Имеется в виду аммонийная форма вещества, так как нитратная, наоборот, способствует усвоению кальция. При избытке азота поглощение кальция растением блокируется, как следствие, появляется вершинная гниль;

- избыток калия. Это вещество является антагонистом кальция и действует по аналогии с аммонийным азотом. Похожими свойствами

обладает магнием. Помимо этого на усвоении кальция отражается дефицит бора и цинка;

- чрезмерное количество подкормок, которые активизируют рост вегетативной массы в ущерб развитию плодов;

- щелочной и засоленный грунт, равно как и сильноокислая почва, также оказывает негативное влияние;

- слишком высокая влажность также нежелательна. Увеличение этого показателя приводит к тому, что испарение в растении замедляется, повышается температура и тормозятся обменные процессы. Как итог – куст вянет, голодает и поражается вершинной гнилью;

- обрыв лишних листьев в условиях тепличного выращивания может спровоцировать вспышку заболевания.

В плодах томатов устьица практически отсутствуют или их недостаточное количество. В связи с этим плоды хорошо снабжаются водой и минеральными веществами только при избыточном корневом давлении при хорошей транспирации. В противном случае возникает опасность появления вершинной гнили.

Существует также фактор предрасположенности к вершинной гнили отдельных сортов томатов. Чаще всего ею болеют вытянутые сливовидные формы и крупноплодные биф-томаты.

3.2.2. Методы снижения вредоносности засухи

Селекция на засухоустойчивость – выведение засухоустойчивых сортов и гибридов – является важным направлением в решении вопроса минимизации потерь от недостатка влаги. Трудность выведения засухоустойчивых сортов заключается в том, что высокая урожайность и засухоустойчивость очень редко сочетаются в одном генотипе. Обычно наибольшей засухоустойчивостью отличаются сорта и формы очень экстенсивного типа. Селекция на засухоустойчивость осложняется и тем, что в различных регионах устойчивость растений к недостатку влаги и перегреву обуславливается разными физиологическими механизмами. Основная задача селекции на засухоустойчивость – сочетание при гибридизации свойств засухоустойчивости растений с повышенной их продуктивностью.

В последние годы одним из основных направлений в селекции кукурузы является селекция на засухоустойчивость. Так, в 2016 г. в Румынии и Сербии стартовала новая кампания фирмы KBC под названием «КлиматКОНТРОЛЬ³». Речь идет о гибридах кукурузы нового по-

колениа, селекция которых велась с упором на толерантность к основному стрессовому фактору, возникающему во время вегетации кукурузы. КлиматКОНТРОЛЬ³ – это свойство гибридов новой генетики толерантно переносить стресс, вызванный жарой и засухой, на трех важнейших этапах развития кукурузы: до цветения, во время цветения и в период налива зерна.

Агротехнические приемы защиты растений от засухи подразделяются на две группы: 1) повышение содержания воды в почве – полив, снегозадержание, задержание талых вод; 2) экономное расходование воды, достигаемое рыхлением. В плотной почве много капилляров, по которым вода интенсивно поднимается в верхние слои и испаряется. Рыхление разрушает их, и влага сохраняется в почве. Этой же цели служит борьба с сорняками – они затеняют растения, поглощают минеральные вещества и воду из почвы. Сорняки более устойчивы к неблагоприятным условиям (например, к засухе), чем культурные растения.

Для накопления в почве влаги следует использовать зяблевую вспашку, черный пар, снегозадержание и другие приемы.

Более ранний сев яровых во влажную почву способствует лучшему развитию корневой системы и, следовательно, повышению устойчивости к засухе.

Важное значение имеет регулирование корневого питания и достаточная обеспеченность растений макро- и микроэлементами. Известно, что азот, фосфор и калий улучшают коллоидно-химические свойства цитоплазмы и обводненность клеток. При этом азотные удобрения в больших дозах снижают засухоустойчивость. Микроэлементы бор, кобальт, марганец, цинк усиливают синтез гидрофильных коллоидов цитоплазмы, улучшают поглощательную способность корней и весь водообмен растений. Следовательно, рациональное внесение элементов минерального питания перед посевом и в виде подкормок значительно влияет на количество коллоидов, степень их гидратации, вязкость цитоплазмы и на характер обмена веществ, что приводит к повышению засухоустойчивости. Например, в исследованиях было установлено, что подкормка растений сернокислым цинком, способствовавшая поддержанию структуры цитоплазмы, автоматически приводила к повышению засухоустойчивости. В ряде опытов аналогичное действие оказали и кинетины – фитогормоны из группы цитокининов.

Известны специальные способы повышения засухоустойчивости. П. А. Генкелем (1982) предложен метод предпосевного закаливания

семян к засухе. Давно замечено, что растения, перенесшие небольшую засуху, повторную переносят более легко, однако при этом оказываются менее урожайными. Поэтому подобное закаливание растений к засухе неприемлемо. Тогда возникла мысль перенести засуху на более раннее время – на период набухания семян, что впоследствии оправдалось.

Закаливание проводится таким образом. Семена сельскохозяйственных культур перед посевом замачивают (на 1 кг семян 0,5 л воды), оставляют для набухания 1–2 сут, а затем подсушивают. В результате этого повышается засухоустойчивость растений и увеличивается урожайность. Это объясняется адаптацией точек роста зародыша семени, а затем и взрослого растения к частичному обезвоживанию протопласта под действием засухи. Под влиянием закаливания в клетках проростков повышается гидрофильность коллоидов и осмотическое давление, что приводит к повышению водоудерживающей силы биокolloидов протопласта, усилению интенсивности фотосинтеза и всего обмена веществ. У закаленных растений развивается анатомо-морфологическая структура, характерная для засухоустойчивых форм, и они имеют более развитую корневую систему. Закаленные растения получают высокую засухоустойчивость, но не снижают урожая и при достаточном увлажнении.

Орошение – важнейший прием борьбы с засухой. Оно дает возможность получения дополнительной продукции с единицы площади. В то же время к орошаемым землям предъявляются требования высокой экономической эффективности, что возможно только при высокой их продуктивности. Орошение оказывает прямое и косвенное действие. Косвенное влияние заключается в изменении микроклимата участка. Увеличение количества воды в почве и в воздухе приводит к усилению испарения и снижению температуры воздуха и почвы. Таким образом смягчается микроклимат и улучшаются условия существования растений. Прямое влияние орошения – это его действие на физиологические процессы в растениях. Оно способствует обводнению тканей, увеличению транспирации, изменению коллоидно-химических свойств цитоплазмы в благоприятную сторону, нормализации процессов обмена (главным образом увеличению синтетических процессов), активизации роста и фотосинтеза, снижению интенсивности дыхания.

Существует несколько способов полива. Самый древний – поверхностное орошение. Оно может быть лиманным (напуск талых вод) – но этот прием примитивен и в настоящее время не применяется. Более

прогрессивно бороздовое орошение, но оно требует устройства дорогостоящих оросительных систем. В последнее время распространилось орошение дождеванием, которое имитирует естественный полив. Оно не требует строительства специальной системы, дождевальные установки легко передвигаются, расход воды при их использовании сравнительно невелик, поэтому данный прием получил широкое распространение. Дождевание к тому же легко сочетать с внесением внекорневых подкормок и регуляторов роста.

В последние годы усиленно испытывается подземное орошение – доставка воды по специальным дренам или перфорированным трубам.

Очень важным средством борьбы с захватом является полезащитное лесоразведение, ослабляющее суховеи.

Яровизация позднеспелых сортов, сокращение их вегетационного периода, также способствует предупреждению захвата.

Для предотвращения суховершинности плодовый сад всегда закладывают на плодородных, влаго- и воздухопроницаемых почвах с залеганием грунтовых вод от 2,0–2,5 м от поверхности почвы.

Для предотвращения вершинной гнили на томатах нужно понимать, что любые условия, ограничивающие поступление кальция, вызывают появление вершинной гнили. Это связано чаще всего не с дефицитом кальция, а с его плохим усвоением. Доступность кальция быстро снижается при сильных колебаниях влажности воздуха, при избытке конкурирующих элементов (соли калия (K), магния (Mg), натрия (Na), аммония (NH₄)). В профилактике вершинной гнили нужен баланс питательных элементов. Поэтому подкормки лучше вести не простыми удобрениями, а комплексными.

Удаление нижних листьев с растения снижает транспирацию, не влияя отрицательным образом на фотосинтез. Однако здесь следует помнить, что для обеспечения хорошего фотосинтеза на растении должно быть 15–16 листьев длиной более 10 см (листья менее 10 см не учитываются). А в жаркую погоду растение должно много влаги испарять через устьица. За счет этого идет охлаждение и температура органов растения на 5–7 °С и более ниже, чем температура воздуха. Для обеспечения хорошей транспирации число листьев должно увеличиваться до 20–22 шт. Из этого следует, что в летние жаркие месяцы число листьев будет максимальным, а в начале вегетации (весна) и в конце вегетации (начиная с августа) число листьев – не более 16–18 шт.

Хороший результат дает выращивание не поражаемых вершинной гнилью сортов и гибридов томата (F₁ Лезгинка, F₁ Т34 и др.). Также

следует помнить, что розовые и желтые помидоры менее всего устойчивы к болезням, черные – самые стойкие. Красные занимают нейтральную позицию, но могут быть поражены вершинной гнилью. Черри не болеют почти никогда. Биф-томаты, напротив, требуют к себе пристального внимания. В группе риска находятся помидоры, плоды которых весят более 200 г. Продолговатые томаты болеют вершинной гнилью довольно часто, так как кальций плохо поступает к их кончикам.

3.2.3. Действие зимней засухи

Растения могут страдать от недостатка воды и зимой. Замерзшая влага недоступна растениям. Поглощения ее корневой системой из глубоких слоев замерзшей почвы не происходит. Интенсивность транспирации растений зимой значительно ниже, чем летом, но она все-таки происходит, особенно в конце зимы. Это может привести к водному дефициту. Чаще от зимней засухи страдают деревья и кустарники, не защищенные снегом. Озимые культуры повреждаются зимней засухой только в тех случаях, когда они не укрыты снежным покровом. Есть мнение, что распространение на север и в горы древесных растений в значительной мере ограничено тем, что здесь наблюдается интенсивная потеря растениями воды в зимних условиях.

В процессе эволюции растения выработали некоторые приспособления против зимней засухи. Многие из них сбрасывают на зиму листья. У вечнозеленых растений устьица на зиму закупориваются, а кутикула у них толстая. Почки деревьев защищены почечными чешуями, а остальная часть деревьев покрыта пробкой. Передвижение воды в замерзших органах происходит за счет перераспределения ее в растении. Солнце нагревает темные участки растения, которые интенсивно поглощают тепловые лучи. Температура на южной стороне иногда на 10–20 °С выше, чем температура окружающей среды. При этом нагреваются и нижележащие части растений. Повышение температуры и действие ветра усиливают транспирацию.

Мерами борьбы против зимней засухи являются приемы, ускоряющие вызревание побегов, а также внесение удобрений, создание ветрозащитных полос и снегозадержание.

3.3. Переувлажнение

3.3.1. Влияние переувлажнения

Избыток влаги оказывает крайне неблагоприятное влияние на растения. В этих условиях появление всходов затруднено; растения угнетаются из-за образования корки на поверхности почвы; оголяется узел кушения у злаков; опыление из-за туманов и дождей плохое, поэтому образуется мало завязей, а нередко наблюдается осыпание завязей и незрелых плодов; происходит загнивание корнеклубнеплодов, плодов овощных культур; переувлажнение валков при раздельной уборке вызывает прорастание зерна в валках, а у культур с коротким периодом покоя или его отсутствием – прорастание семян на корню. После затяжных дождей наблюдается растрескивание плодов у томатов (рис. 3.10), ягодных культур, корнеплодов; у подсолнечника загнивает тыльная часть корзинки; у картофеля на клубнях появляются чечевички (рис. 3.11). Наблюдается полегание посевов, особенно высокорослых сортов или на участках с усиленным азотным питанием. Нередко на склонах наблюдается смыв растений дождевыми потоками, а на пониженных участках рельефа возможно вымокание растений из-за застоя воды.



Рис. 3.10. Растрескивание томата при избытке влаги



Рис. 3.11. Чечевички на клубне картофеля, вызванные гипоксией

Одна из основных причин угнетения растений при избыточном увлажнении почвы состоит в нарушении воздушного режима в зоне корней. При оптимальной обеспеченности водой почва содержит достаточное количество кислорода. Но при затоплении воздух из пор вытесняется водой.

Растения страдают от недостатка кислорода (гипоксия) или его полного отсутствия (аноксия). В условиях кислородной недостаточности могут оказаться практически все культуры, но чаще от нее страдают озимые культуры, многолетние виды и растения, произрастающие на почвах с высоким залеганием грунтовых вод.

Кислород необходим как для дыхания корней, так и для жизнедеятельности аэробных микроорганизмов. При длительном затоплении в почве развиваются анаэробные процессы: спиртовое, маслянокислое и другие виды брожения. Происходит подкисление почвы в ризосфере, накапливаются углекислый газ, метан, органические кислоты, спирты и другие соединения. Многие из этих соединений ядовиты для корней растений, их называют болотными токсинами. В таких условиях корни начинают гнить и отмирать, что приводит к гибели растений.

Нарушение аэробного дыхания в клетках корней сопряжено с прекращением транспорта электронов и окислительного фосфорилирования, прерываются реакции цикла трикарбоновых кислот. В этих условиях окисление углеводов в клетках переключается на путь спиртового или молочнокислого брожения. В результате в условиях аноксии образование АТФ происходит только на этапе гликолиза, а цикл трикарбоновых кислот полностью выключается. Поэтому из каждой молекулы глюкозы образуется только 2 молекулы АТФ (при нормальном снабжении кислородом и аэробном дыхании образуется 36 молекул АТФ). В итоге растения испытывают недостаток энергии для сохранения процессов метаболизма, роста и развития.

В процессе брожения в клетках накапливаются продукты брожения – молочная кислота и этиловый спирт. Спирт ядовит для клеток, а органические кислоты вызывают подкисление цитоплазмы и увеличение проницаемости клеточных мембран. В результате через мембраны из клеток выходят водорастворимые вещества. Значительная аккумуляция молочной кислоты при остром дефиците кислорода вызывает клеточный ацидоз и гибель клеток.

В связи с угнетением дыхания резко снижается поглотительная активность корней, так как поглощение питательных веществ требует затрат энергии, поставляемой в форме АТФ процессом дыхания.

Наблюдается задержка роста растений. Недостаточно эффективное поглощение корнями минеральных элементов и их слабый транспорт в побеги сопровождается усиленной реутилизацией азота, фосфора и других элементов из более старых листьев в более молодые. Следствием этого является быстрое старение и гибель закончивших рост листьев.

Надземные органы растений не испытывают недостатка кислорода, а влияние затопления на них осуществляется опосредованно – через нарушение трофических связей с корневой системой. Это определяется нарушением поступления из корневой системы в надземные органы элементов минерального питания и физиологически активных веществ.

Отрицательное влияние высокой влажности почвы и воздуха на процесс формирования урожайности сельскохозяйственных растений проявляется также в ухудшении условий для созревания семян. На завершающем этапе онтогенеза происходит обезвоживание семян. Затяжные дожди в предуборочный и уборочный периоды ухудшают условия для высыхания зерна и вызывают прорастание его в валках или на корню. Это происходит в результате биохимического распада веществ зерна и в первую очередь гидролиза крахмала до более простых соединений – сахаров – под влиянием амилолитических ферментов. При сильном прорастании может начаться также распад клейковинных белков и липидов.

Прорастание семян на корню (рис. 3.12) или в валках нередко отмечается во влажные годы у ржи, пшеницы, тритикале, гороха, гречихи и других культур. Прорастание зерна резко ухудшает хлебопекарные свойства ржи и пшеницы: хлеб получается малого объема, мякиш плотный, липкий, легко заминается, цвет корки белесый с сильными подрывами.

Сельскохозяйственные растения в большинстве своем плохо переносят затопление.

К наиболее чувствительным к дефициту кислорода относятся горох, томаты, соя; к относительно устойчивым – кукуруза, пшеница, овес,



Рис. 3.12. Прорастание семян в колосе

картофель. Самыми устойчивыми являются растения водные и влажных (заболоченных) местообитаний. Из растений сельскохозяйственного назначения к ним относятся рис и сахарный тростник.

У устойчивых к затоплению растений в процессе эволюции сформированы разнообразные морфологические, анатомические приспособления и биохимические механизмы, которые позволяют им выживать при дефиците кислорода. Основная особенность таких растений – это наличие аэренхимы – основной ткани, содержащей очень крупные межклетники. Межклетники и воздушные полости в корнях, стеблях и черешках листьев сообщаются между собой и служат резервуаром для кислорода, необходимого для дыхания всех тканей.

У риса затопление вызывает удлинение клеток междоузлий, поэтому рост всего стебля ускоряется и верхняя часть его всегда находится над водой. Первичная кора корня и стебля дифференцируется в аэренхиму. По ее межклетникам происходит поступление кислорода во все ткани. Днем, когда идет фотосинтез, содержание кислорода в воздушных полостях листьев всегда больше, чем в атмосфере. Отсюда он поступает в воздушные полости корней, поддерживая условия для аэробного дыхания. Однако в условиях затопления аэробное дыхание не вполне достаточное, чтобы обеспечить энергией все процессы жизнедеятельности растения, поэтому активируется процесс гликолиза. Некоторая часть кислорода выходит из корня в почву и участвует в окислении токсичных веществ. Наличие аэренхимы у риса является конститутивным признаком, а бескислородные условия вызывают еще более сильное развитие этой ткани.

Выживаемость растений сахарного тростника при затоплении определяется также способностью образовывать придаточные корни на узлах, расположенных выше уровня воды.

У растений-мезофитов аэренхима (рис. 3.13) при нормальных условиях обеспеченности кислородом отсутствует, но может формироваться в ответ на недостаток кислорода в основании стебля и в корнях. Формирование этой ткани регулируется этиленом. В образовании этилена участвуют такие ферменты, как аминокислоропропанкарбосинтаза (АЦК-синтаза) и АЦК-оксидаза. Эти ферменты синтезируются в кончиках корней в ответ на дефицит кислорода. Синтезируются и ферменты, связанные с лизисом клеточных стенок и образованием аэренхимы. В результате происходит гибель клеток первичной коры корня и стебля, а в местах гибели остаются полости, которые используются как резервуары для кислорода, поступающего в них из надземных органов. В образовании этой ткани участвуют также ионы кальция.

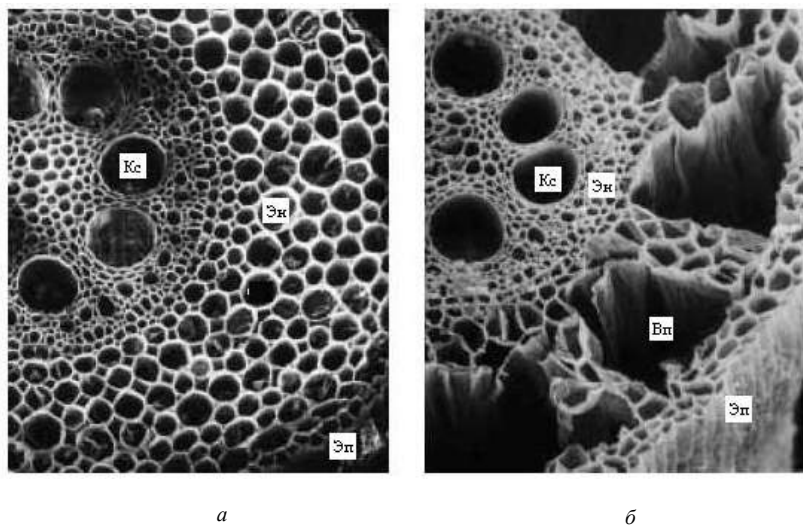


Рис. 3.13. Влияние гипоксии на структуру корня кукурузы:
а – нормальная аэрация раствора; *б* – неаэрируемый питательный раствор;
 Кс – сосуды ксилемы; Эн – эндодерма; Кр – клетки коры; Вп – воздушные
 полости (аэренхима); Эп – эпидерма.

Формирование аэренхимы часто бывает недостаточным для нормальной жизнедеятельности растений в условиях затопления, поэтому большое значение имеют физиолого-биохимические приспособления, которые обеспечивают достаточную активность обмена веществ в условиях пониженной концентрации кислорода. Эти приспособления связаны в основном с процессом дыхания – его путями.

В условиях дефицита кислорода повышается активность пентозо-фосфатного пути дыхания с последующим окислением в митохондриях образующегося никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФН) и сопряженного образования АТФ. Увеличивается значение гликолитического пути распада глюкозы. Возрастает значение системы детоксикации продуктов анаэробного распада (этилового спирта, молочной кислоты) путем удаления этих веществ или включения в обмен веществ. Нередко устойчивые к кислородному дефициту растения не накапливают продукты брожения. В этом случае образующиеся продукты брожения могут выходить из корней в почву или подниматься с транспирационным током в надземную часть, а затем удаляться через листья или чечевички побегов.

Образующийся этиловый спирт может разрушаться с участием фермента алкогольдегидрогеназы. Опытами установлено, что активность этого фермента в анаэробных условиях повышается. Нейтрализация конечных продуктов брожения вызывает усиление процесса гликолиза.

Аноксия вызывает образование новых белков и ферментов. В частности, обнаруживаются новые изоферменты, участвующие в гликолизе. Они поддерживают более надежное функционирование гликолиза в изменившихся условиях и снабжение растений энергией при подавлении аэробного дыхания. Изоферменты различаются между собой по физико-химическим свойствам, но катализируют одну и ту же реакцию.

К физиолого-биохимическим приспособлениям у растений к недостатку кислорода относится способность их использовать в качестве конечного акцептора электронов не кислород (как при аэробном дыхании), а другие соединения, например нитраты или соединения, имеющие двойные связи, – жирные кислоты, каротиноиды. Процесс переноса электронов и протонов на NO_3^- получил название нитратного дыхания.

Таким образом, у растений, произрастающих в условиях переувлажнения, устойчивость к гипоксии и аноксии достигается широким комплексом приспособлений.

Под влиянием избыточного увлажнения у полевых культур, особенно высокорослых сортов, нередко наблюдается полегание растений. Это вызывает большие неудобства для возделывания растений и при их уборке. Особенно большими потерями сопровождается полегание злаковых культур. При избыточном увлажнении рост растений ускоряется, междоузлия вытягиваются, а образование механической ткани отстает, поэтому прочность стебля снижается.

В условиях затопления при отсутствии в почве кислорода растения некоторых видов и сортов способны переносить электроны на другие акцепторы (нитраты, а также соединения, имеющие двойные связи, – жирные кислоты, каротиноиды).

Благодаря этому при недостатке или отсутствии кислорода поддерживается жизнедеятельность растений. Подкормки таких культур нитратными удобрениями продлевают их жизнедеятельность в условиях переувлажнения и затопления. Кроме этого устойчивость хлебных злаков к избытку воды в почве повышает замачивание семян в растворе сульфата марганца (0,1 %), что способствует развитию генеративных органов, формированию зерновок в колосьях, а также замачивание их в растворах хлорохлинхлорида или никотиновой кислоты.

В итоге существующие стратегии адаптации растений к анаэробному стрессу можно условно подразделить на два вида:

- стратегия избегания анаэробноза путем дальнего транспорта кислорода (ложная толерантность);
- стратегия метаболической адаптации (истинная толерантность), которая осуществляется благодаря существенной перестройке, главным образом белкового, углеводного и энергетического обмена (рис. 3.14).



Рис. 3.14. Механизмы адаптации растений к недостатку кислорода
(по Т. В. Чирковой, 2002)

3.3.2. Вымокание

При посеве в излишне увлажненную почву семена нередко гибнут, получаются изреженные всходы. Причиной этому является недостаток кислорода. Устойчивость к застою воды у зеленых растений значительно выше, чем у прорастающих семян, поскольку фотосинтезирующие растения выделяют кислород.

При застое воды создаются неблагоприятные условия для закаливания озимых культур.

Вымокание наблюдается в районах избыточного увлажнения, а также в пониженных местах рельефа, где долго задерживается вода. Вымокание отмечается и на суглинистых, слабопроницаемых почвах, где ранней весной скапливается вода.

Затопление растений осенью и зимой менее вредно, поскольку температура воды в это время еще низкая. Значительно более вредно затопление растений весной, особенно полное, когда температура воды достигает 10–15 °С. В целом чем выше температура, при которой происходит вымокание, тем интенсивнее идет процесс гибели. При затоплении растения находятся в анаэробных условиях, поэтому дыхание у них непродуктивное и идет по пути брожения с образованием молочной кислоты и спирта. В этом случае освобождается мало энергии при больших затратах питательных веществ. Образующиеся недоокисленные продукты (спирты, альдегиды) вызывают отравление растительного организма.

В начале весенней вегетации озимые культуры могут переносить затопление при невысоких температурах в течение двух недель и дольше, с повышением температуры устойчивость к вымоканию снижается и уже через 8–10 дней озимые желтеют (от недостатка хлорофилла) и погибают (рис. 3.15). Озимая рожь страдает от вымокания больше, чем озимая пшеница.

Наблюдения на клеточном уровне показали, что затопление вначале вызывает увеличение числа и объема вакуолей клеток, на восьмой день погибают клетки, а на девятый происходит разрушение клеточных стенок. Наблюдается инъецирование межклетников водой.

Мерами борьбы с вымоканием являются тщательное предпосевное выравнивание почвы, дренирование и бороздование полей, улучшение структуры почвы и гребневые посевы.



Рис. 3.15. Вымокание озимой пшеницы

3.3.3. Влияние переувлажнения на рост и развитие сельскохозяйственных культур

Потребность картофеля в воде изменяется по фазам роста. Для прорастания достаточно влаги материнского клубня. В период формирования ботвы у картофеля низкая потребность в воде. В период цветения потребность во влаге резко возрастает. Наиболее благоприятная влажность почвы в период от посадки до всходов – 65–70 % ППВ, в фазе бутонизации и цветения – 75–85 % и от начала увядания ботвы – 60–65 % ППВ. Снижение влажности почвы до 60 % ППВ уменьшает урожайность на 5–10 %, до 40 % ППВ – на 40–43 %. При влажности почвы 40 % ППВ задерживается цветение, начало клубнеобразования и отмирания ботвы на 4–6 дней, а при 30 % ППВ – на 9–10 дней.

При временном избыточном увлажнении почвы наблюдается почти полное прекращение поглощения воды, происходит общее ослабление физиологической деятельности растений, приостанавливается их рост. У растений, подвергшихся временному переувлажнению, внешние изменения проявляются в падении тургора листьев и стеблей, приводящего к завяданию. При видимом завядании наблюдается снижение фотосинтеза из-за возникновения сильного водного дефицита в ассимилирующих клетках. При избыточном увлажнении почвы проявляются различия в реакциях ботвы и клубней. При поливе от 70 до 100 %

полной влагоемкости через 5–10 мин происходит остановка в росте клубней, продолжающаяся в течение 1–4 ч и более, тогда как на скорость роста ботвы такой полив влияния не оказывает. Полив почвы сверх 100 % влажности вызывает резкое торможение темпов роста ботвы в течение 5–7 ч и более, однако полностью рост ее и в этом случае не прекращается.

В естественных условиях посадки картофеля часто подвергаются кратковременному переувлажнению, особенно на тяжелой почве и с невыровненным рельефом. При переувлажнении происходит снижение аэрации почвы, активизируются анаэробные процессы, приводящие к накоплению в ней органических кислот, спиртов, CO_2 , H_2 , этилена и других соединений, влияющих на метаболизм растений. Однако аналогия в функциональных и анатомо-морфологических изменениях растительной ткани при затоплении и атмосферной аноксии позволяет считать именно дефицит кислорода в условиях переувлажнения главным фактором, снижающим метаболические процессы. Снижение содержания кислорода в почве ведет к изреживанию посадок, уменьшению продуктивности растений, существенным потерям урожая.

Разрастание чечевичек (оспа) – одна из форм проявления удушения клубней (рис. 3.16). Удушение клубней наблюдается при переувлажнении почв, излишней плотности их. Аналогичное явление отмечается при недостатке кислорода в слишком большом слое клубней при хранении урожая.

Чечевички на клубнях сильно увеличиваются в размерах, на них появляются белые нежные наросты. При подсыхании клубней наросты постепенно исчезают, на их месте образуются небольшие коричневатые пятнышки. При удушении клубней часть поверхности клубня размягчается при отсутствии пятен. Кожура клубня легко снимается. На разрезе видна подгнившая или сгнившая (разложившаяся) ткань в виде белой, розовой рыхлой кашеобразной массы со спиртовым запахом. Часто пораженная ткань отделена от



Рис. 3.16. Чечевички на клубнях картофеля

здоровой темной каймой. В дальнейшем клубень полностью превращается в кашеобразную массу и становится питательной средой для многих видов гнилостных бактерий. Запах из спиртового переходит в гнилостный. При возникновении оспы клубней картофеля наблюдается отмирание чечевичек и прилегающих к ним тканей. Такие клубни с поверхности покрыты темными пятнами, расположенными преимущественно на местах расположения чечевичек. На разрезе видны потемневшие остатки сосудистой системы и потемневшие отмирающие ткани в виде пятен на сердцевине. Клубни становятся твердыми, как бы одеревенелыми. Отмирание сердцевины клубней наблюдается также в хранилищах в партиях недозрелого картофеля, хранящегося толстым слоем.

Для предотвращения удушья нужно:

- применять агротехнические приемы, ведущие к высокой аэрации почвы и ускорению созревания клубней;
- своевременно проводить посадку и уборку хорошо вызревших клубней;
- проводить осушение и дренажирование почв;
- внести органические и сидеральные удобрения;
- проводить высокое окучивание картофеля;
- своевременно уничтожать ботву перед уборкой.

Растрескивание клубней картофеля (ростовые трещины) – это внешнее физиологическое заболевание, при котором клубень раскалывается во время роста. Образовавшаяся трещина может занимать всю длину клубня и быть глубиной до середины клубня. Расколы обычно затягиваются кожурой, заживают, но остаются хорошо заметные углубления. Трещины роста чаще всего начинаются на апикальном конце клубня и идут в продольном направлении, но также могут начинаться от других очагов слабости, например от чечевичек. Трещины различаются по степени тяжести: от «сетки» кожуры до глубоких звездчатых трещин. Растрескивание обычно не предрасполагает к гниению, если своевременно и нормально сформировалась кожа. Но трещины могут провоцировать распространение грибных и бактериальных болезней в период хранения, если кожа не окрепла. Трещины снижают товарное качество. Сильные трещины негативно влияют на качество очистки в промышленной переработке, увеличивая процент отходов при визуальной и оптической сортировке. Большие трещины на клубнях возникают из-за несинхронизированного роста внутренней и внешней ткани клубня. Продольные трещины образуют-

ся, когда внутренняя ткань клубня растет быстрее, чем внешние ткани, перидерма. В результате внутреннее давление клубня больше, чем предел прочности кожуры или поверхностной ткани. Внезапный и быстрый рост в основном возможен из-за неравномерного поступления влаги в почву и быстрого неравномерного поглощения воды. Это происходит, когда после сильного дождя или чрезмерного кратковременного полива наступает период засухи. Растрескивание может возникнуть из-за колебаний условий окружающей среды, таких как неравномерная влажность почвы, температура почвы и воздуха, а также из-за быстрого поглощения воды и роста клубней. Трещины увеличиваются, когда относительно плохие условия выращивания быстро меняются на относительно хорошие. Больше трещин бывает на растениях, которые посажены с необычно низкой плотностью. Растрескивание может быть вызвано также избыточным азотным питанием. Существует также связь между низким содержанием бора в почве и повышенной интенсивностью растрескивания. Сорта картофеля отличаются по восприимчивости к растрескиванию. Большинство районированных сортов в оптимальных условиях не подвержены данному заболеванию, поскольку проблемные сортообразцы выбраковываются еще в процессе сортоиспытания вне зависимости от наличия многих других достоинств. Также имеют повышенную частоту ростовых трещин растения, зараженные мозаичными вирусами.

Растрескивание корнеплодов (рис. 3.17, 3.18). Чаще всего к растрескиванию корнеплодов приводят дисбаланс влаги, неправильные подкормки и плотность почвы.

Редис и морковь отличается очень высоким тургорным давлением. Вода плотно «упакована» в клетки ткани, что и делает овощ одновременно и таким хрустящим и таким хрупким. Особенно когда баланс давления нарушается. Подвергаются растрескиванию и корнеплоды свеклы.

Из-за внезапного притока воды клетки корнеплода разбухают, давление нарастает, и он раскалывается по всей длине.

Приемы по снижению растрескивания:

1. Выращивание сортов с высокой устойчивостью к растрескиванию.

2. Поддержание оптимальной влажности почвы в течение всей вегетации и особенно в период активного роста клубней и корнеплодов, что по-настоящему возможно только при использовании орошения. Эффективное управление орошением. Калибровка ирригационного оборудования в начале сезона. Квалифицированное использование

оборудования для мониторинга влажности почвы с целью предотвращения чрезмерного или недостаточного полива.

3. Сбалансированная программа внесения удобрений во избежание дефицита или токсичности основных макро- и микроэлементов. Управление балансом азота и кальция особенно важно.



Рис. 3.17. Растрескивание столовой моркови



Рис. 3.18. Растрескивание
столовой свеклы

Стекание (истекание) зерна. Болезнь может возникнуть на любом этапе развития и созревания зерна – в фазе цветения, молочной, восковой и полной спелости. Она связана с резким повышением (на 150–500 % и более против нормы) активности ферментативных гидролитических процессов в генеративных органах, зерне и усилением интенсивности его дыхания не только во время цветения, созревания, но и в известной мере после наступления полной спелости, до и во время уборки, при увлажнении дождем, сильными, долго не спадающими росами и туманами, а также при орошаемой культуре под воздействием запоздалого дождевания (под налив в условиях длительно сохраняющейся, например 40 ч) повышенной увлажненности колосьев и зерна. В таких условиях в результате ферментативного гидролиза нередко разрушается весьма значительная часть (15–30 % и более) углеводов, главным образом крахмала, белков и некоторых других продуктов фотосинтеза, накапливающихся в генеративных органах и созревающем зерне. Образующиеся таким путем водорастворимые, осмотически активные вещества (сахара, продукты разрушения белков) увеличивают приток воды в зерно с его влажной поверхности и тем самым усиливают даль-

нейший гидролитический распад запасных питательных веществ. Вместе с тем возрастает и гидростатическое давление на разрыв клеточных стенок зерновки. При интенсивном развитии этих процессов часть водорастворимых продуктов гидролиза вытекает (выдавливается) из зерна через микроскопические, а иногда через видимые невооруженным глазом нарушения целостности клеточных стенок семенных и плодовых оболочек и через естественные поры, в результате чего на колосьях и на зернах иногда даже на вкус обнаруживается сладкая медвяная роса, или «роса-медовка». Однако в большинстве случаев при умеренном гидролизе запасных питательных веществ зерна сладкая роса незаметна или мало заметна.

Наряду с гидролизом значительно усиливается и дыхание – «холодное горение» продуктов гидролиза в тканях зародыша и в эндосперме увлажненной зерновки. При этом образуется и улетучивается углекислый газ, и вода, выделяющаяся при дыхании и частично остающаяся в зерновках, еще более способствует усилению гидролитических и окислительных процессов. Эти «цепные реакции» в течение нескольких десятков часов, особенно при теплой погоде, могут привести к большим потерям сухого вещества зерна и ухудшить качество уцелевшей части урожая.

В большинстве случаев такое «холодное горение» образовавшихся при ферментативном гидролизе водорастворимых веществ зерна (главным образом сахаров) приводит к потерям сухого вещества, значительно превышающим ущерб, обусловленный одним только гидролизом и «истеканием» его продуктов на поверхность зерновки, пленки колоса и т. д.

Интенсивность этих процессов значительно колеблется в зависимости от погоды, сортовых и видовых особенностей, режима питания и фазы созревания колосовых хлебов. Сплошь и рядом повышение активности амилаз и протеаз, усиление интенсивности дыхания семян под воздействием дождя и относительно высокой температуры воздуха (например, 20–30 °С) сменяется ослаблением гидролиза и дыхания при наступлении сухой погоды и просушивании колосьев и зерен. При этом в результате фотосинтеза может частично или реже полностью компенсироваться происшедшая перед тем потеря сухого вещества в зерне, а при новом увлажнении может возникнуть новая волна потерь.

Чаще всего на пораженных зерновках могут развиваться грибы родов *Fusarium*, *Alternaria*, *Bipolaris*, *Septoria*, *Cladosporium*. Поэтому заболевание называют еще «энзимо-микозное истекание» (ЭМИ).

Для минимизации потерь от стекания нужно уборку и послеуборочную доработку проводить в сжатые сроки, оптимизировать режимы минерального питания злаковых растений, использовать ретарданты и устойчивые против стекания и черной плесени сорта.

Суховершинность деревьев. Как отмечалось выше, при характеристике болезней, вызванных недостатком влаги, суховершинность может быть и следствием избытка воды в почве. Если поры почвы заполнены водой, как в случае заболачивания, корневая система находится хотя и при избытке влаги, но в то же время при недостатке кислорода. Кроме того, прекращаются нормальные окислительные процессы и усиливаются анаэробные, накапливаются углекислота, органические кислоты, соли закиси железа и другие токсичные продукты. Растения при этом заболевают вследствие плохого роста корневой системы и недостаточно активной деятельности уже образовавшихся корней, что также приводит к суховершинности деревьев. При близком залегании грунтовых вод вначале гибнет верхушка, а затем и все дерево.

Для участков с высоким стоянием грунтовых вод лучше использовать колоновидные сорта или саженцы на карликовых и полукарликовых подвоях. Это спасет корневую систему садовых культур от вымокания при застоях воды на плотных почвах или высоком расположении подземных вод.

4. ЗАСОЛЕНИЕ

Избыточное содержание минеральных солей характерно для 25 % почв планеты. При этом, как отмечает Е. И. Кошкин, площади засоленных почв имеют тенденцию к постоянному увеличению в результате деятельности человека (использования в качестве поливной воды богатых солями грунтовых вод, воды озер и морей). Так, значительно увеличиваются площади почв под вторичным засолением. Например, более 25 % орошаемых площадей в странах Ближнего и Среднего Востока засолены. Если не будут приняты кардинальные меры, ситуация в будущем только осложнится. Показателен в этом отношении пример Австралии, где 2,5 млн га посевных площадей засолены вторично.

Засоленные почвы делят на две подгруппы:

- 1) собственно засоленные и солончаки;
- 2) солонцы и солонцеватые.

В почвах первой подгруппы водорастворимые соли содержатся с самого корнеобитаемого слоя. Солончаки формируются, когда поступ-

ление солей в поверхностный горизонт почвы не компенсируется их выносом.

Почвы второй подгруппы содержат соли на некоторой глубине. Повышенная концентрация солей ухудшает структуру почвы, ее пористость, проницаемость для воды. Солонцы формируются в условиях непромывного водного режима.

Соли в почвенном растворе могут быть представлены разнообразными катионами и анионами: Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Cl^- , CO_3^{2-} и Mg^{2+} . Исходя из содержания анионов, различают хлоридное, сульфатное, сульфатно-хлоридное, карбонатное засоление, причем самым токсичным для растений считается хлоридное засоление. Ионы хлора легко проникают в клетки и накапливаются в них. Это вызывает повреждение отдельных участков мембран и в результате – нарушения в обмене веществ (утрачиваются свойства клеток к избирательному поглощению, накапливаются продукты промежуточного синтеза и т. д.). Сульфат-ионы в больших концентрациях также отрицательно действуют на растения, но при небольшом содержании в среде они безвредны, поскольку менее активно накапливаются в них. К тому же сульфат – макроэлемент, потребность в котором у растений достаточно велика. В естественных условиях одновидовое засоление встречается редко. Меньший вред причиняет смешанный тип засоления. Например, смесь хлорида и сульфата натрия. Это объясняется «эффектом разбавления», поскольку элементов несколько и каждый из них поглощается и накапливается в растении в небольших количествах. Так, при наличии в почве хлористого и сернокислого натрия содержание в растениях хлора снижается за счет конкурентного влияния натрия. Сам натрий в больших количествах также вреден, но накопление его, в свою очередь, предотвращается влиянием хлора. Еще в большей степени «эффект разбавления» проявляется в присутствии в среде азота, фосфора, калия, кальция, т. е. основных питательных солей.

Содержание солей в верхнем горизонте почвы подвергается заметным колебаниям и зависит от времени года, состава солей, водного режима (в том числе орошения), температуры воздуха, наличия в почве восходящих и нисходящих токов воды, переносящих легкорастворимые соли.

Для ряда растений уже 0,1–0,2%-ная концентрация солей в почве отрицательно сказывается на росте и развитии. Почвы, содержащие свыше 0,5 % легкорастворимых солей, считаются непригодными для выращивания большинства культивируемых видов. Между тем кон-

центрация солей натрия и хлора в некоторых почвах может достигать 20–30 % от общего содержания в них солей, однако и в этих экстремальных условиях встречаются растительные организмы.

В связи с различной устойчивостью растений к засоленным субстратам принято различать *гликофиты* – виды, не устойчивые к высоким концентрациям солей в почве, и *галофиты* – формы, наделенные такой устойчивостью. К первой группе относятся большинство растений суши, ко второй – растения морей и океанов, а также некоторые сухопутные представители флоры: солерос (рис. 4.1), селитрянка, сарсазип и др.



Рис. 4.1. Солерос европейский

Солеустойчивость растений проявляется по-разному. У одних она обуславливается непроницаемостью протоплазмы (полынь солончаковая, некоторые кохии); другие, накапливая соли, способны выделять избытки их через разные органы (кермек, гребенщик); третьи, чтобы избавиться от солей, сбрасывают листья, наполненные ими (тамарикс). Некоторые же виды накапливают соли, не испытывая при этом угнетения. Типичным примером может служить солерос. Концентрация солей в его соке подчас достигает 10 %. Селитрянка, произрастая на почве с 30%-ным засолением, накапливает до 57 % солей в расчете на сухой вес. Некоторые сорта томатов, выращенных на засоленных почвах, содержат около 7 % легкорастворимых солей (иона хлора) также в расчете на сухой вес, а концентрация хлора в соломе многолетней пшеницы может достигать 16 % в расчете на золу.

Действие солей зависит и от их растворимости и количества воды в почве. При низком содержании влаги концентрация раствора почвы повышается и соли выпадают в осадок. Увлажнение повышает растворимость солей, а вместе с тем и их специфическую вредность. Растворимость солей определяется и наличием других соединений. Например, карбонат кальция в чистой воде практически нерастворим, а в присутствии ионов хлора и уголекислоты легко растворяется. Обычно засоленные почвы приурочены к аридным зонам, т. е. к областям с недостаточным увлажнением и, как следствие, с плохим промывным режимом.

В повреждающих концентрациях легкорастворимые соли вызывают глубокие нарушения в обмене веществ, сопровождающиеся накоплением продуктов аномального или неполного превращения. Чаще всего изменяется азотный обмен, обуславливающий накопление аммиака и путресцина. Это связано с нарушением деятельности ферментов, в частности диаминооксидазы, из-за чего превращение аргинина завершается образованием путресцина. Вредному действию солей удастся противостоять путем накопления растениями значительного количества защитных веществ: сахаров, амидов, органических кислот. Производство этих соединений находится под генетическим контролем, и не все растения в равной мере обладают способностью синтезировать их.

Растения засоленных почв имеют и специфические морфоанатомические признаки. В условиях хлоридного засоления у них формируются галосуккулентные структуры, характеризующиеся уменьшением размеров листьев и числа устьиц, увеличением клеток эпидермиса, разрастанием палисадной и губчатой паренхимы. При этом снижается степень дифференциации сосудистой системы.

Сульфатное засоление вызывает изменение анатомии растений в сторону развития галоксеричной структуры. У них наряду с утолщением листовой пластинки и уменьшением размеров клеток эпидермиса увеличивается число устьиц на единицу площади листа, хорошо развивается и дифференцируется проводящая система.

Анатомические различия растений, произрастающих на разных засоленных почвах, объясняются тем, что при хлоридном засолении резко подавляются процессы новообразования клеток, но стимулируется растяжение их, при сульфатном же засолении в большей мере подавляются процессы растяжения клеток. Трудно, однако, сказать, какую роль в явлениях солеустойчивости играют подобные признаки. Возможно, формирование галосуккулентной и галоксеричной структур в значительной мере обусловлено не солями непосредственно, а сопутствующими явлениями, такими, например, как недостаток влаги.

Несмотря на то, что еще мало известно о механизмах солеустойчивости, уже разработан ряд приемов, позволяющих включить в севооборот на засоленных почвах даже «бывшие» гликофиты (многие сорта хлопчатника, зерновые и пропашные культуры). Это достигнуто селекционными мерами, эффективность которых постоянно совершенствуется. Используются и приемы закалки семян. Например, обработкой наклюнувшихся проростков растений раствором хлористого натрия удастся в значительной степени повысить их солеустойчивость на хлориднозасоленных почвах. В природе процесс закалки идет ана-

логичным образом. Б. А. Келлер (1940), описывая жизнедеятельность солероса, указывает, что развитие его вначале идет при обильном увлажнении и слабом засолении. Затем (по мере уменьшения влажности) засоление увеличивается и до определенного момента даже стимулирует рост. Позже вследствие чрезмерного соленакопления развитие растения несколько угнетается, но к тому времени оно уже приобретает устойчивость. Так, один и тот же фактор служит для стимуляции роста и повышения солеустойчивости.

Принято различать биологическую и агрономическую солеустойчивость. Под биологической солеустойчивостью понимают предел засоления, при котором растения способны завершить онтогенетический цикл развития и сформировать всхожие семена. Количественной характеристикой агрономической устойчивости служит соотношение урожайностей сорта (вида) в условиях засоления и без него, изменяющееся по мере увеличения засоления. При этом, естественно, должна указываться степень засоления субстрата, которую, в частности, можно охарактеризовать по электропроводности насыщенной вытяжки, вызывающей 10-, 25- и 50%-ное снижение урожая. Согласно этому подходу сельскохозяйственные культуры по агрономической солеустойчивости можно ранжировать в порядке убывания солеустойчивости следующим образом: полевые культуры – ячмень, сахарная свекла, хлопчатник, пшеница, соя, рис, кукуруза, картофель, конские бобы, лен, фасоль; овощные культуры – свекла столовая, томат, капуста, салат, перец, лук, морковь, фасоль зеленая; кормовые травы – бермудская трава, пырей высокий, овсяница высокая, райграс многолетний, люцерна рогатый, люцерна, ежа сборная, лисохвост луговой, клевер красный.

Зерновые культуры в целом более солеустойчивы, чем бобовые, так как центрами происхождения и формирования многих зерновых культур являются районы Северной Африки и Юго-Восточной Азии со значительным распространением засоленных почв.

Пшеница, как правило, менее солеустойчива, чем ячмень, однако диапазон внутривидовой изменчивости у нее более широкий. Фасоль – одна из самых солечувствительных культур, но добавление в питательный раствор дополнительного количества Ca^{2+} , как и для других культур, резко повышает солеустойчивость.

Е. И. Кошкин при определении солеустойчивости культурных растений предлагает учитывать следующие положения:

- солеустойчивость в разные фазы онтогенеза отличается, что

определяется видом, уровнем засоления и формой засоляющих ионов; наиболее чувствительна фаза цветения;

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

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

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

- установлена разная, но неоднозначная солеустойчивость отдельных органов растения: в одних исследованиях больше подавляется рост корня, а в других – побега. Отрицательное влияние солей на зону растяжения корня начинает проявляться уже при низком засолении; меристематическая зона более устойчива к засолению;

- устойчивость субклеточных структур к NaCl снижается в следующей последовательности: митохондрии, ядра, хлоропласты, полисомы.

5. ВЛИЯНИЕ АТМОСФЕРЫ НА РАСТЕНИЯ

На сегодняшний день более 90 % людей во всем мире дышат воздухом, уровень загрязнения которого превышает допустимые нормы. В ООН загрязнение воздуха признано одной из основных угроз здоровью человека и планеты.

Возможно, в последние годы на фоне пандемии проблема загрязнения воздуха ушла на второй план. Крошечные, невидимые частицы в воздухе глубоко проникают в наши легкие и кровь. Эти загрязнители являются причиной примерно трети смертей от инсульта, хронических респираторных заболеваний и рака легких. Приземный озон, образующийся при взаимодействии многих различных загрязнителей при солнечном свете, ведет к астме и хроническим респираторным заболеваниям. В последние годы было обнаружено, что загрязнение воздуха повышает риск диабета, ведет к деменции, нарушениям когнитивного развития и к снижению уровня интеллекта.

От последствий загрязнения воздуха каждый год умирают семь миллионов человек. Лечение заболеваний, вызванных загрязненностью, стоит примерно 1 трлн долл. в год. Загрязнение воздуха – серьезная угроза не только здоровью населения, но и окружающей среде. Оно снижает содержание кислорода в наших океанах, ведет к сокращению биоразнообразия и способствует изменению климата.

По данным ЮНЕП, загрязнение воздуха вызвано в основном пятью видами деятельности человека: сельское хозяйство, транспорт, промышленность, отходы и домашнее хозяйство.

Сельское хозяйство является главным источником метана – углеводорода, являющегося одним из компонентов в образовании приземного озона – смога. Метан – не только один из факторов изменения климата, но и опасный загрязнитель воздуха, вызывающий астму и другие респираторные заболевания.

Метан стоит на втором месте после двуокиси углерода (CO_2) и в ряду парниковых газов, выделяемых в результате деятельности человека. Выбросы CO_2 и твердых частиц, которые еще более опасны с точки зрения глобального потепления на планете, в основном приходятся на промышленность. Выбросы, связанные с транспортом, также являются причиной преждевременной смерти людей. Несмотря на глобальный отказ от опасного этилированного бензина, транспортные средства продолжают выбрасывать в атмосферу мелкие твердые частицы, черный углерод и диоксид азота. Ежедневная деятельность человека также ведет к загрязнению воздуха. Во многих странах люди все еще сжигают мусор во дворах, а также используют печи, выделяющие токсичные твердые частицы, оксид углерода, свинец и ртуть. В целом в результате различных видов деятельности человека в воздух выделяются более 200 различных компонентов: газообразные соединения (углекислый, угарный и сернистый газы, окислы азота, соединения фтора, углеводороды, пары серной, сернистой, азотной, соляной кислот, фенола), твердые частицы (сажа, зола, пыль, содержащие токсичные окислы свинца, селена, цинка и др.). В результате загрязнения атмосферы фреонами снижается толщина озонового слоя, являющегося защитным экраном от жесткого ультрафиолетового излучения Солнца. Все это в сочетании с загрязнением газообразными соединениями и твердыми частицами оказывает крайне негативное влияние на структуру и физиолого-биохимические процессы в растениях, результатом чего является снижение их урожайности.

5.1. Роль ультрафиолетового излучения в жизни растений

По международным стандартам ISO, ультрафиолетовый свет разделяется на несколько поддиапазонов двумя способами. Первый охватывает расширенную область спектра до 10 нм (табл. 5.1).

Таблица 5.1. Расширенная классификация ультрафиолетового света

Наименование	Длина волны, нм
Ближний	300–400
Средний	200–300
Дальний	122–200
Экстремальный	10–121

Второй вариант более распространен (рис. 5.1, табл. 5.2). В нем исключен частотный участок 10–100 нм, часто называемый вакуумным. Он не имеет особого значения, поскольку полностью отражается околоземной атмосферой.

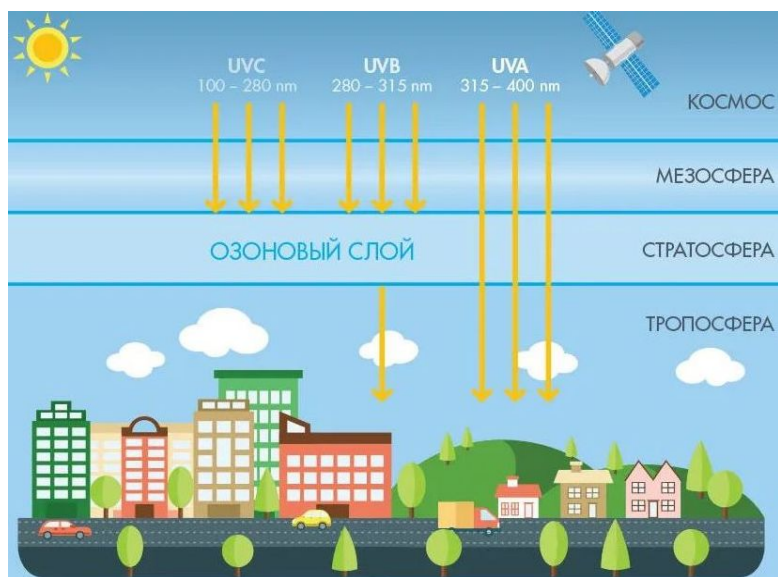


Рис. 5.1. Классификация ультрафиолетового света

**Таблица 5.2. Классификация ультрафиолетового света
без учета «вакуумного» участка**

Наименование	Длина волны, нм	Особенности
А (УФ-А), длинноволновый	315–400	Не задерживается атмосферой. Считается условно безопасным для человека
В (УФ-В), средневолновый	280–315	Частично поглощается озоновым слоем, частично – облаками
С (УФ-С), коротковолновый	100–280	Наиболее жесткое и опасное излу- чение. Блокируется озоном на 100 %

Ультрафиолетовое излучение является важным экологическим фактором, влияющим на растения. Оно входит в состав электромагнитного излучения Солнца и составляет около 7 % общей солнечной радиации, достигающей поверхности Земли.

Озон – это молекула, содержащая три атома кислорода. В любой момент времени молекулы озона постоянно образуются и разрушаются в стратосфере. Общее количество озона оставалось относительно стабильным на протяжении многих десятилетий, но в конце XX в. процесс разрушения атмосферного озона превысил его восстановление.

Большая часть атмосферного озона сконцентрирована в слое стратосферы, расположенном на высоте около 15–30 км над поверхностью Земли.

Озоновый слой в стратосфере поглощает часть излучения Солнца, не позволяя ему достичь поверхности планеты. Самое главное, он поглощает часть ультрафиолетового излучения, называемого средневолновым ультрафиолетом В (УФ-В).

УФ-В – это вид ультрафиолетового света от Солнца, который имеет несколько вредных эффектов. УФ-В приводит к повреждению ДНК. Он является причиной меланомы и других видов рака кожи. Он также связан с разрушением некоторых материалов и уничтожением микроорганизмов.

Увеличение поступления фреонов в атмосферу за последние 30–40 лет привело к редукции озонового экрана на 30 %.

УФ-чувствительность экотипов одних и тех же видов растений возрастает по мере смещения места их произрастания из тропических к полярным широтам. УФ-чувствительность растений существенно варьируется не только между видами, но и между различными генотипами одного вида. Относительно резистентными к УФ-излучению оказались всего 12 из тестированных 80 видов растений, остальные – чувствительными. Определение величины потери урожая полевых куль-

тур после УФ-стресса позволило выделить следующие группы растений: устойчивые – райграс, пшеница, овес, кукуруза, подсолнечник; среднеустойчивые – капуста, ячмень, рис; чувствительные – картофель, бобы, горох, вика, клевер, ячмень, огурцы. В настоящее время УФ-чувствительность не рассматривается в качестве селекционного фактора, что может вызвать существенные потери урожая в будущем.

Эффекты, вызываемые воздействием УФ-излучения, обнаруживаются на всех уровнях организации растений. В основе всех нарушений, наблюдаемых на клеточном уровне, лежат механизмы повреждения биологических молекул. Из всего диапазона негативного воздействия УФ-излучения на растения главную угрозу представляют мутагенное и летальное действия, в основе которых лежит главным образом повреждение ДНК.

Действие УФ-излучения на растения можно наблюдать наиболее отчетливо в естественных условиях, например в высокогорье, где интенсивность естественного УФ-излучения высока. Здесь растения характеризуются ксероморфной структурой: наличием толстой кутикулы, большого числа слоев паренхимных клеток, увеличением числа клеток, устьиц и хлорофилла на единицу поверхности листа, малыми размерами самих клеток и хлоропластов, а также увеличением количества гран в хлоропластах, тилакоидов в гране, объема тилакоидов в хлоропластах.

С помощью методов генетической инженерии получены растения, которые характеризуются утолщенным кутикулярным слоем, наличием большой опушенности, увеличенным содержанием эпикуткулярных восков, что способствует ослаблению повреждающего влияния на них УФ-излучения.

УФ-излучение влияет на устьичную проводимость водяных паров и углекислого газа в лист и соответственно на фотосинтез, а также на множество других физиологических процессов – от темнового дыхания и транспорта минеральных солей до угнетения роста и развития растений, формирования урожая.

5.2. Влияние газового состава атмосферы на растения

Для формирования одной весовой части растений в среднем расходуется 300 частей воды и 3000 частей воздуха. В данном случае речь идет не только о кислороде, но и об углекислоте. Растения на 95 % состоят из углерода углекислоты, потребляемой в процессе фотосинте-

за. Оба компонента – и кислород, и углекислота содержатся в воздухе (21 и 0,03 % соответственно). Кроме того, в воздухе находятся азот (78 %), аргон (0,01 %), ряд примесей (водяные пары, фитонциды, промышленные газы) и другие вещества. Однако атмосфера не всегда была такой. В далекие геологические эпохи в воздухе почти не было кислорода, преобладали углекислый газ, метан, аммиак и другие соединения. Своим изменением атмосфера во многом обязана живым существам, и в частности растениям, которые способствовали накоплению в ней кислорода и снижению углекислоты. Эти компоненты и играют основную роль в жизни растений.

Азот атмосферы экологического значения не имеет, поскольку большинством растений (за исключением клубеньковых бактерий и некоторых почвенных водорослей) не усваивается. Этот элемент они извлекают из почвы преимущественно в виде ионов аммиака и нитратов.

Кислород атмосферы существенного экологического значения также не имеет. Содержание его в воздухе практически постоянно и достаточно для нормального протекания процессов жизнедеятельности большинства растений. Для некоторых оно даже избыточно, поскольку подавляет фотосинтез и сопряжено с непроизводительной тратой веществ на дыхание. Но такие случаи очень редки.

В то же время в последние десятилетия возрастает проблема тропосферного озона, который в большом количестве образуется в результате фотохимических реакций двуокиси азота и углеводородов из промышленных выбросов в приземные слои атмосферы.

Роль фактора, к которому растения вынуждены активно приспосабливаться, играет углекислота. Содержание ее в атмосфере низко, а потребности в ней у растений довольно велики. К тому же и распределена она неравномерно. Относительно много ее (0,1–0,2 %) в приземном слое воздуха в лесу. В области же крон концентрация углекислоты колеблется и снижается нередко до 0,02 %. Это связано в первую очередь с израсходованием ее на процессы фотосинтеза. Отмечаются и сезонные колебания углекислоты в воздухе, связанные с погодными условиями. С наступлением холодов, дождей или длительной засухи количество ее в приземном слое воздуха снижается из-за подавления жизнедеятельности микроорганизмов, разлагающих органические соединения. В теплую же весну, когда растения только трогаются в рост, а микроорганизмы приступили к активной деятельности, происходит накопление углекислоты. Однако концентрация ее и в этом случае редко превышает 0,03 %.

5.2.1. Загрязнение воздушной среды тропосферным озоном

Тропосферный озон – это газ, который образуется в нижней части атмосферы в результате химической реакции между окислами азота и загрязняющими веществами, такими как выхлопные газы автомобилей и промышленные выбросы. Поэтому тропосферный озон называют еще загрязняющим фотохимическим озоном. По данным Агентства по охране окружающей среды (США), концентрация озона составляла 38 нмоль/моль в доиндустриальный период и по пессимистичным прогнозам увеличится до 80 нмоль/моль в 2100 г. в основном за счет почти 3-кратного возрастания выбросов NO и CH₄. Это может снизить урожай сельскохозяйственных культур в США на сумму 2–3,3 млрд. USD, в Китае – на 2 млрд. USD и в Голландии – на 310 млн EUR. В 2000 г. средняя концентрация тропосферного озона составляла 50 нмоль/моль, что на 25 % выше порогового уровня, после которого начинаются повреждения у чувствительных полевых культур.

Долгосрочное воздействие тропосферного озона на здоровье людей и окружающую среду может быть крайне опасным. Длительное вдыхание и пребывание в среде с высоким содержанием тропосферного озона может привести к серьезным проблемам с дыхательной системой, такими как астма, бронхит и другие заболевания легких. Кроме того, озон может ухудшить симптомы аллергических реакций и вызывать различные проблемы со зрением. Дело в том, что тропосферный озон – это сильный окислительный агент, который может проникнуть глубоко в легкие и вызвать воспаление дыхательных путей. Когда озон попадает в организм, он может повреждать клетки и ДНК, что повышает риск развития рака.

Тропосферный озон представляет опасность не только для здоровья людей, но и для окружающей среды.

Его высокая концентрация способна оказать негативное воздействие на растительный мир, водные экосистемы и атмосферу в целом.

Высокая концентрация тропосферного озона оказывает воздействие на водные экосистемы. Озон может растворяться в воде и проникать в реки, озера и другие водоемы. Повышенное содержание озона может нанести вред рыбам, обитающим в водных биотах. Оно может вызывать стресс, ухудшение дыхания и роста, изменение поведения рыб, а также нарушение их репродуктивной способности.

Тропосферный озон является главным компонентом фотохимического смога, который оказывает негативное воздействие на атмосферу.

Озон влияет на качество воздуха, вызывая задымленность, видимый туман и неприятный запах. Он также является прекурсором других опасных веществ, таких как формальдегид, пероксиацетилнитраты и др.

Постоянное воздействие высоких уровней озона может привести к ряду негативных последствий для растений. В первую очередь, высокое содержание озона в атмосфере может повредить листья растений. Вещества, содержащиеся в озоне, проникают в листья, что может привести к повышенной уязвимости к заболеваниям и другим формам повреждений. Кроме того, озон может вызвать хлороз – изменение цвета листьев от зеленого до желтого или белого. Так, у фасоли озон вызывает хлороз и некротическую коричневую пятнистость, у клевера лугового – коричневые пятна и опадение листьев. Озон также может привести к торможению роста растений и снижению урожайности. Влияние озона на растительный мир также может привести к изменению растительного покрова и состава растительности в различных регионах Земли.

Молекулы озона проникают из атмосферы в лист через устьица. Растения в состоянии инактивировать озон или его метаболиты, а также могут восстанавливать поврежденные озоном структуры. Поэтому визуальные признаки повреждения озоном могут и не проявляться, особенно если скорость его поглощения небольшая. Когда энергетические (пластические) ресурсы затрачиваются на восстановление или компенсационные процессы или если скорость поглощения озона слишком высокая, чтобы можно было ожидать полного восстановления растения, накопление биомассы и урожайность могут заметно снизиться даже в отсутствие видимых повреждений.

Негативное действие озона на растения заключается в повреждении белков и мембран, снижении фотосинтеза и накопления углеводов, их перераспределении между органами, ускорении старения аппарата фотосинтеза.

К наиболее чувствительным к озону культурам по степени снижения урожайности относятся лук, шпинат, картофель, люцерна и хлопчатник, но в пределах каждой культуры имеются достаточно устойчивые сорта. Зерновые культуры и сеяные травы относительно устойчивы к озону, промежуточное положение занимают бобовые культуры.

Степень повреждения культур озоном зависит от его концентрации и фазы развития растения. Так, у клевера при концентрации 100 мкг/м^3 повреждалось 4 % листьев, при 150 мкг/м^3 – 26 %, а при 165 мкг/м^3 – 45 %. Снижение массы и числа плодов у томата происходит при действии озона в фазе цветения.

У большинства культур рост корней подавляется преимущественно сильнее, чем побегов, что приводит к повышению соотношения массы побегов и корней. Это связано с тем, что больше углерода задерживается в листьях и стеблях и, соответственно, меньше ассимилятов поступает в корни (табл. 5.3).

Таблица 5.3. Влияние озона на биомассу корней и побегов сельскохозяйственных культур

Вид	Биомасса корней, %	Биомасса побегов, %
Просо	-23	-43
Соя	-21	-9
Фасоль	-15	-9
Рапс	-50	-10
Картофель	-60	-53
Сахарная свекла	-67	-50
Морковь	-32	+13
Овсяница луговая	-44	+19
Райграс многоцветковый	-32	-14
Люцерна	-22	-12
Клевер ползучий	-34	-7

Сортоспецифические реакции на действие O_3 обнаружены для многих культур – сои, фасоли, томатов, клевера, пшеницы, картофеля и др.

Главным фактором, определяющим реакцию растений на озон, является устьичная проводимость (Massman, 2004). Влияют на повреждение озоном и климатические факторы (температура, влагообеспеченность, содержание CO_2). Например, меньшее повреждение растений озоном в условиях засухи в значительной мере обусловлено существенным снижением его поглощения из-за меньшей устьичной проводимости. В теплую и влажную погоду поглощение озона, как правило, выше, чем в жаркую и сухую, поэтому риск повреждения полевых культур озоном в первом случае больший. Однако культуры и сорта с одинаковой устьичной проводимостью обладают неодинаковой устойчивостью к одной и той же концентрации озона, что свидетельствует об их разной способности к детоксикации.

Культуры, у которых видимые симптомы повреждения озоном проявляются более отчетливо (клевер луговой, шпинат, люцерна, овес, ячмень, пшеница), используются как биоиндикаторы для оценки уровня загрязнения воздуха.

Борьба с тропосферным озоном должна быть приоритетной задачей для всех стран. Необходимо внести изменения в законодательство,

чтобы снизить выбросы загрязняющих веществ, внедрить новые технологии и стимулировать использование альтернативных источников энергии.

Повысить устойчивость растений к действию озона получилось в исследованиях с помощью различных веществ, таких как дифенил-амин на картофеле, этилендимочевина на фасоли, 6-бензиладенин и аскорбиновая кислота на кукурузе.

5.2.2. Роль углекислоты в жизни растений

Минимальные и максимальные уровни содержания углекислоты в атмосфере не исключают возможности фотосинтеза, поскольку он осуществляется и при довольно низких концентрациях ее (0,008–0,01 %). Уменьшение содержания в среде углекислоты приводит к прекращению фотосинтеза и других процессов жизнедеятельности. При наличии соответствующих условий (хорошем освещении, температурном и пищевом оптимуме) интенсивность фотосинтеза у некоторых видов возрастает при повышении содержания углекислоты до 1 и даже 5 %. В природе такие концентрации чрезвычайно редки. Их можно создать лишь в закрытых помещениях при искусственном выращивании растений.

Концентрация углекислоты, соответствующая экологическому оптимуму для большинства растений, равна 0,06–0,4 %. Это значительно выше ее естественного содержания в воздухе. Поэтому в природной обстановке растениям приходится перерабатывать большие объемы воздуха, чтобы удовлетворить потребности в углекислоте. Так, для синтеза 1 кг глюкозы растению необходимо около 0,8 м³ углекислого газа, а для этого оно вынуждено поглотить 2500 м³ воздуха. Вот почему на существенное увеличение содержания углекислоты в воздухе растения отзываются прибавкой урожая.

Способность растений использовать большие или малые концентрации углекислоты определяется рядом причин. При низкой освещенности, например, никакое увеличение концентрации ее не может стимулировать фотосинтез. Такое же влияние на ассимиляцию углекислоты оказывают условия увлажнения, минерального питания, значительные колебания температур и т. д.

Поглощение углекислоты у наземных растений осуществляется в основном через устьица, поэтому большое значение имеет степень их раскрытия. У интенсивно транспирирующих растений устьица рас-

крыты широко, что облегчает диффузию в них газа. Аналогичное действие оказывает температура, обеспечивающая градиент влажности в системе лист – воздух. Усиливающийся при наличии в среде воды транспирационный поток увеличивает степень раскрытия устьиц. На свету же устьица раскрываются тем шире, чем интенсивнее освещение. Влияние света проявляется и косвенно. Обычно при высоких концентрациях углекислоты устьица в темноте закрыты. На свету же в ходе фотосинтеза количество углекислоты в межклетниках снижается и устьичная щель расширяется.

Несмотря на то, что площадь устьичных отверстий занимает не более 1 % площади листа и растениям приходится «перекачивать» большие массы воздуха, ассимиляция углекислоты, как правило, не ограничивается диффузией через устьица, когда они раскрыты. Этот процесс затормаживается чаще всего при прохождении углекислоты через клеточные стенки и цитоплазму на пути к хлоропластам и зависит также от степени активности карбоксилирования, т. е. связывания ее в ходе темновых реакций фотосинтеза. Поэтому скорость фотосинтеза в значительной мере определяется интенсивностью и характером метаболизма.

Примерами растений с интенсивным типом обмена веществ могут служить кукуруза, сахарный тростник, сорго, у которых в ассимиляции углекислоты кроме рибулозодифосфата (РДФ) активное участие принимает фосфоенолпируват (ФЕП). Изолированность этих звеньев ассимиляции позволяет им функционировать одновременно, что значительно ускоряет фотосинтез. У растений, способных активно связывать углекислоту с участием ФЕП, имеется еще одно преимущество – фермент, катализирующий процесс присоединения углекислоты к ФЕП, обладает высокой активностью. Это позволяет растениям осуществлять фотосинтез при низком содержании в среде углекислоты или, если устьица закрыты, используя то ее количество, которое выделяется при дыхании. Такое «жизнеобеспечение» по принципу замкнутой системы дает возможность растениям не только ускорить ассимиляцию, но и приспособиться к среде. Ярким примером могут служить суккуленты – растения жарких и сухих местообитаний. Вынужденные (в целях сохранения влаги) держать устьица днем закрытыми, они удовлетворяют свои потребности в углеродном питании частично за счет углекислоты, выделяющейся в реакциях дыхания, а также в ходе ночного поглощения ее, когда устьица открываются. Из-за отсутствия световых реакций поглощенная в ночные часы углекислота, однако,

не восстанавливается до углеводов, а связывается ФЕП и переводится в яблочную и другие органические кислоты. Днем на свету последние транспортируются в хлоропласты и там расщепляются, освобождая углекислоту. Последняя связывается с РДФ и восстанавливается до углеводов в обычном порядке. Таким образом, существование такого активного акцептора углекислоты, как ФЕП, является для суккулентов просто спасением.

Большое значение в процессах ассимиляции углекислоты отводится и системам транспорта. Своевременный отток образовавшихся метаболитов и расходование их в клетках-потребителях – необходимое условие для поступления и усвоения растением новых порций углекислоты. Интенсивность оттока во многом сопряжена со скоростью ростовых реакций, управляемых специфическими соединениями и комплексом ферментов.

5.2.3. Загрязнение атмосферы окислами азота

Оксиды азота – это соединения двух очень распространенных и жизненно важных в буквальном значении химических элементов: азота и кислорода. Существует пять классических оксидов азота: N_2O (оксид диазота, также известный как веселящий газ), NO (оксид азота, окись азота), N_2O_3 (триоксид диазота), NO_2 (диоксид азота), N_2O_5 (пентаоксид диазота). Из них к аварийно опасным химическим веществам относят оксид и диоксид азота.

Окислы азота (NO_x) относятся к первичным загрязнителям, так как выделяются в атмосферу непосредственно из источников загрязнения: при сжигании топлива на ТЭЦ, в двигателях автомобилей и при переработке сырья. Непосредственно в атмосферу при высокотемпературном трении выделяется закись азота (NO), которая быстро окисляется до двуокиси азота (NO_2). Последняя, в свою очередь, участвует в фотохимических реакциях, в результате которых образуются сильные окислители (озон и пероксиацетилнитраты), а также вместе с двуокисью серы образует кислые аэрозоли и осадки.

По данным Е. И. Кошкина, в Европе 30–50 % выбросов антропогенного происхождения приходится на транспорт, 30–40 % – на тепловые станции, а остальное – на природные выбросы (молнии, лесные пожары, микробиологическую активность почвы). В промышленных регионах Европы и Северной Америки количество NO_2 , образованное в результате деятельности человека, превышает природные источники

в 5–10 раз. В развитых странах мира введенные в конце 1970-х гг. катализаторы для автомобилей заметно снизили выбросы окислов азота. Стандарт содержания NO_2 на 1 год, определенный ВОЗ, составляет 400 мкг/м^3 , что соответствует $0,22 \text{ млн}^{-1} \text{ NO}_2$. В Москве выбросы NO_x в 1990 г. составили 210 тыс. т, причем 70 % из них приходилось на генерирующие электричество станции.

Оксид азота токсичен. Он раздражает глаза, кожу и слизистые оболочки, а при вдыхании вызывает серьезное отравление. Первые его признаки – головная боль и боль в животе, кашель, сонливость, тошнота и головокружение. При серьезных отравлениях у пострадавших отмечается помутнение сознания, а также посинение губ и ногтей, состояние, сходное с отравлением угарным газом. Это происходит потому, что и угарный газ, и оксиды азота, соединяясь с гемоглобином крови, способствуют образованию метгемоглобина, который, в отличие от гемоглобина, не может переносить кислород. Такое отравление может произойти только при очень высокой концентрации оксидов азота либо в закрытом помещении. В тяжелых случаях могут наступить потеря сознания и судороги. Как говорилось выше, вдыхание оксида азота даже в концентрациях ниже пороговых может привести к отеку легких. Симптомы отравления диоксидом азота отличаются от таковых при отравлении оксидом азота. Однако следует учитывать, что в некоторых случаях люди могут оказаться под воздействием одновременно обоих этих веществ. Диоксид азота также раздражает кожу и слизистые оболочки. Может наблюдаться боль в глазах. При его вдыхании начинается кашель, дыхание у пострадавших затруднено даже при небольших концентрациях диоксида. Для отравления характерны головная боль, потливость, слабость, одышка, тошнота и рвота. Соединяясь в легких с водой, диоксид образует азотную кислоту, которая разъедает ткани. Это приводит к хроническим заболеваниям легких. Кроме того, при хроническом воздействии в невысоких концентрациях диоксид азота влияет на иммунную систему, снижая сопротивляемость организма заболеваниям, вызывая у людей генетические изменения. Порог чувствительности к запаху составляет 10 мг/м^3 , что выше ПДК.

Загрязнение атмосферы NO_x оказывает заметное влияние на отдельные звенья метаболизма растений и особенно на ферменты ассимиляции нитратов и аммония.

В небольших количествах NO_2 из воздуха может служить источником минерального питания для растений и даже стимулировать физио-

логические процессы (фотосинтез, биосинтез белков и др.). Например, в листьях ячменя и фасоли, выращиваемых на низком фоне азота, увеличивается содержание азота и аминокислот. Поглощенные растениями окислы азота метаболизируются по пути $\text{NO}_x \rightarrow \text{NO}_3 \rightarrow \text{NO}_2 \rightarrow \text{NH}_4$ -аминокислоты-белки. Образующиеся при ассимиляции окислов азота в большом количестве нитриты (NO_2) и аммиак очень токсичны и могут ингибировать многие физиологические процессы. Для каждой культуры характерны свои пороговые концентрации атмосферного NO_2 , превышение которых вызывает повреждения и снижение урожая. В результате на листьях появляются желтые и коричневые некротические пятна и межжилковый некроз, происходят снижение темпов роста, нарушение процессов фотосинтеза, распределения ассимилятов, усиливается чувствительность к болезням, вредителям и действию других стрессов. При этом в низких концентрациях окислы азота стимулируют фотосинтез, а в высоких – угнетают. Так, при воздействии низкими дозами NO_2 (0,2 мкл по 7 ч в день – 5 дней) нетто-фотосинтез у сои увеличивался на 18 %, но снижался на 23 % при повышении дозы до 0,5 мкл/л. На озимой пшенице, фасоли и тимopheевке луговой происходит также нарушение оттока ассимилятов в корни и плоды. Большая часть их остается в молодых листьях и стеблях и расходуется только на рост, что ведет к снижению урожайности.

Высокие концентрации NO_2 повреждают кутикулу листьев, что установлено, в частности, на тимopheевке луговой и картофеле. При этом проницаемость ее для воды резко возрастает, и листья теряют много влаги за счет кутикулярной транспирации, в результате чего заметно снижаются эффективность использования воды и засухоустойчивость.

Чувствительность сельскохозяйственных культур к окислам азота зависит от скорости их адсорбции и нейтрализации в клетках продуктов реакций (очень токсичных нитрита и аммиака). Например, при сравнении восьми культур (подсолнечник, редис, томат, табак, огурец, кормовые бобы, кукуруза, сорго) самая высокая чувствительность, оцениваемая по снижению сухой массы и площади листа, оказалась у подсолнечника и редиса, имеющих наибольшую проводимость устьиц и сорбирующих наибольшее количество азота на единицу площади листа, а самая низкая – у кукурузы и сорго. При этом сухая масса снизилась у подсолнечника на 12 %, у редиса на 33 %, а у кукурузы и сорго соответственно на 4 и 0,9 %.

По-разному реагируют на высокие концентрации окислов азота отдельные элементы структуры урожая. Так, при концентрации NO_2 0,5 мкл/л урожайность у сои снижалась более чем в 2 раза на фоне одновременного уменьшения числа бобов на одном растении на 64 %, числа семян в бобе на 13 % и массы одного семени на 34 %.

На скорость поглощения окислов азота влияет и уровень освещенности. Например, в опытах на мутантах томата, у которых устьица были постоянно открыты, поглощение NO_2 напрямую коррелировало с освещенностью.

Существует более чем 560-кратная разница между видами растений по поглощению NO_2 , что можно использовать для очистки воздуха от загрязнителей.

5.2.4. Загрязнение атмосферы диоксидом серы

Диоксид серы (SO_2) – бесцветный газ с очень характерным запахом. Источники загрязнения этим веществом окружающей среды такие же, что и для взвешенных частиц, особенно сжигание угля и нефти. Диоксид серы вступает в каталитические или фотохимические реакции с другими загрязняющими веществами с образованием SO_3 , серной кислоты и сульфатов. Типичные процессы образования дисперсионных аэрозолей – измельчение угля, ветровая эрозия почвы.

Ежегодный выброс диоксида серы в атмосферу в мире превышает 300 млн т, более половины его имеет антропогенное происхождение. Ежегодный прирост загрязнения атмосферы SO_2 в результате деятельности человека – 4 %, примерно соответствует росту потребления топлива в мире. Около 90 % всех выбросов приходится на США и страны СНГ.

В промышленных районах концентрация диоксида серы обычно достигает 0,05–0,1 мг/м³; в сельских районах она в несколько раз меньше, а над океаном меньше в 10–100 раз. В сельской местности фоновая концентрация близка к 0,5 мкг/м³, а концентрация в городах в 50–100 раз выше. Из-за химических превращений время жизни диоксида серы в атмосфере невелико (порядка нескольких часов). В связи с этим возможность загрязнения и опасность воздействия непосредственно диоксида серы носят, как правило, локальный, а в отдельных случаях региональный характер.

Наиболее крупными источниками выбросов двуокиси серы являются тепловые электростанции, работающие на твердом и жидком

топливе, а также металлургические предприятия. Большинство этих источников осуществляет выбросы из труб на высоте 100–200 м от поверхности земли, в результате чего они значительно рассеиваются до попадания в приземный слой атмосферы.

Значительную роль в загрязнении атмосферного воздуха городов двуокисью серы играют следующие источники: мелкие котельные с низкими трубами, небольшие предприятия местной промышленности, печные трубы жилых домов.

Воздействие диоксида серы в концентрациях выше предельно допустимых может приводить к существенному увеличению различных болезней дыхательных путей, воздействовать на слизистые оболочки, вызывать воспаление носоглотки, бронхиты, кашель, хрипоту и боль в горле. Особенно высокая чувствительность к диоксиду серы наблюдается у людей с хроническими нарушениями органов дыхания, с астмой.

Высокие концентрации диоксида серы вызывают серьезное повреждение растительности. Острое повреждение, вызванное диоксидом серы, отражается в появлении белесых пятен на широколистных растениях или обесцвеченных некротических полос на листьях с продольным жилкованием. Хронический эффект проявляется как обесцвечивание хлорофилла, приводящее к пожелтению листьев, появлению красной или бурой окраски, которая в нормальных условиях маскируется зеленой. Независимо от формы проявления результатом является снижение продуктивности и замедление роста. Повреждение выражается в изменении основных физиологических процессов, причем фотосинтез является одним из самых уязвимых среди них. Так, у кормовых бобов, томата и подсолнечника с увеличением концентрации SO_2 снижались содержание хлорофилла в листьях и интенсивность фотосинтеза, нарушалось распределение продуктов фотосинтеза между органами. Значительное ингибирование (30 %) транслокации ассимилятов обнаружено у фасоли при концентрации SO_2 , составляющей $0,1 \text{ млн}^{-1}$. При этом ингибирование фотосинтеза при уменьшении воздействия SO_2 может быть обратимым, а транспорта ассимилятов – не может.

Молодые листья повреждаются в меньшей мере, чем закончившие рост на том же растении, хотя поглощают намного больше SO_2 . У огурца различия между молодыми и зрелыми листьями незначительны, независимо от того, устойчивый или неустойчивый данный сорт. Вместе с тем выделение H_2S молодыми листьями устойчивого

сорта было в 100 раз больше, чем закончившими рост листьями, и составило у молодых листьев около 10 % от поглощенного SO_2 . Положительная корреляция между выделением H_2S и устойчивостью к SO_2 представляет собой важное звено в понимании биохимических основ механизма газоустойчивости.

Существуют межвидовые и межсортовые различия в устойчивости. Так, сорта огурца более восприимчивы к действию SO_2 , чем сорта тыквы. Чем ниже скорость поглощения SO_2 , тем выше устойчивость сорта к повреждениям. При этом замечено, что сорта огурца располагаются по холодоустойчивости в той же последовательности, что и по устойчивости к SO_2 .

Лишайники особенно чувствительны к SO_2 и используются как биоиндикаторы при определении избыточных количеств его в воздухе. Однако диоксид серы не всегда вызывает повреждения: в сульфат-дефицитных местностях дополнительные небольшие уровни SO_2 могут благотворно влиять на растения, однако происходящее параллельно некоторое подкисление почвы может потребовать дополнительного известкования.

Мировое сообщество делает попытки снизить выбросы сернистого газа путем снижения содержания серы в дизельном топливе (до 0,5 %, как в Японии) и замены бурого угля в качестве топлива для тепловых станций, продукты сжигания которого богаты SO_2 , на природный газ. Рекомендуемый среднегодовой уровень SO_2 составляет 40–60 мкг/м³.

6. КИСЛОТНЫЕ ДОЖДИ

Кислотные дожди – общее название осадков, содержащих кислотные оксиды (обычно серы или азота). Причем это может быть обязательно жидкость, но также туман, снег, град, пыль или газы – в последнем случае используют термин «сухое осаждение».

Термин «кислотный дождь» был введен в 1872 г. шотландским химиком Робертом Ангусом Смитом. Он исследовал состав дождевой воды у крупных промышленных городов Туманного Альбиона. Итогом его трудов стала книга «Воздух и дождь: начало химической климатологии».

В 1950-х гг. американские ученые начали свои исследования этого феномена. В 1960-х – начале 1970-х гг. кислотные дожди отмечались в Западной Европе и восточной части Северной Америки.

Один из самых запоминающихся случаев произошел в городке Уилинг (Западная Вирджиния) – там в течение нескольких дней выпадали

такие концентрированные осадки, что капли разъедали у местных жителей капроновые чулки.

Осадки считаются кислотными при уровне pH около 5,2 и ниже. Нормальный pH дождя – около 5,6. «Антирекорд» для США составляет pH 2,83 (этот показатель был зафиксирован над Великими озерами в 1982 г.), а для Европы – pH 2,4. Такой дождь, больше напоминающий столовый уксус, выпал в шотландском городке Питлохри в 1974 г.

По мнению ученых, мощнейшие кислотные дожди прошли на нашей планете после столкновения с астероидом, предположительно положившим конец эпохе динозавров.

Как отмечалось выше, большую часть оксидов серы и азота выпускают электростанции, транспортные средства и нефтеперерабатывающие заводы. Электрогенераторы продуцируют в атмосферу две трети диоксида серы и четвертую часть оксида азота. Смешиваясь с водой, оксиды превращаются в растворы кислот и выпадают на землю.

Свой вклад вносят вулканы в период активности, молнии и грозовые разряды, а также естественные процессы разложения органических останков.

Окисление водоемов, вызванное кислотными дождями, приводит к их заболачиванию, гибели водных обитателей. Так, большинство рыб не могут выжить при pH воды ниже 5. Когда этот показатель опускается до 4, водоем признают мертвым. Тем самым разрывается пищевая цепь, начинающаяся в водной экосистеме. Закисление почв приводит к растворению питательных веществ, а также к выщелачиванию тяжелых металлов, которые впоследствии переходят в растения, приводя к их гибели или деградации. Употребление таких растений в пищу может принести вред здоровью человека. Также значительный риск для здоровья человек получает при использовании воды, так как кислотные дожди высвобождают из горных пород и минералов такие тяжелые металлы, как ртуть, алюминий и свинец, которые затем попадают в грунтовые воды. Накапливаясь в организме, они пагубно влияют на почки, печень, центральную нервную систему, органы дыхания, могут вызывать болезнь Альцгеймера и онкологические заболевания. Спустя многие годы после отравления у потомков могут наблюдаться генетические заболевания. Непосредственное вредное воздействие кислотные дожди оказывают на леса. Они нарушают верхний поверхностный слой листьев, вследствие чего происходит разрушение хлорофилла и иссушение. Больше всего страдают хвойные и дубовые леса (рис. 6.1).



Рис. 6.1. Последствие кислотного дождя

На начальных стадиях подкисление почв азотно-кислыми дождями может усилить развитие растительности, но при постоянном процессе подкисления происходит угнетение растительности и провоцируется развитие лесных вредителей. Кислотные дожди разрушают архитектурные памятники (рис. 6.2). Со временем человечество может лишиться некоторой части культурного наследия, так как многие древние здания и сооружения построены из известняка. Кислотные осадки также причиняют ущерб зданиям



Рис. 6.2. Скульптура, пострадавшая от кислотного дождя

из бетона, стекла и металла. Кроме того, кислотные дожди разрушают объекты из известняка или мрамора, например надгробия.

Предотвращение кислотных дождей – одна из главных задач, стоящих сегодня перед человечеством. К сожалению, экономические процессы не способствуют сокращению вредных выбросов, напротив, промышленное развитие только увеличивает их объемы. Повышение уровня жизни населения развивающихся стран и стран с переходной экономикой способствует увеличению числа автомобилей и росту энергопотребления. Между тем только в России теплоэлектростанции ежегодно выбрасывают более 18 млн т сернистого ангидрида.

Ученые всего мира заняты поиском путей решения проблемы кислотных дождей. Один из главных методов борьбы – установка на каждом предприятии дорогостоящих очистных сооружений, фильтры которых будут препятствовать выбросам тяжелых металлов и опасных оксидов. Такие установки не только снизят вероятность выпадения кислотного дождя, но и сделают воздух чище.

Еще один путь решения проблемы – уменьшение количества транспортных средств в крупных городах с целью снижения выбросов выхлопных газов. Помимо этого следует восстанавливать, а не вырубать леса, очищать загрязненные водоемы, перерабатывать, а не сжигать мусор.

7. ПЕРЕУПЛОТНЕНИЕ ПОЧВЫ

7.1. Влияние переуплотнения почвы

Еще в начале 70-х гг. прошлого века в связи с усилением оснащения сельского хозяйства мощной тяжелой техникой в практике земледелия начала проявляться проблема отрицательного ее воздействия на плотность и плодородие почв. В настоящее время эта проблема в связи с интенсификацией сельскохозяйственного производства еще более обострилась.

При этом переуплотнение почвы приводит:

- к разрушению структуры почвы;
- увеличению объемной массы и плотности свыше допустимых критических величин;
- уменьшению общей порозности, что приводит к антагонизму между водой и воздухом в почве, увеличению содержания CO_2 и уменьшению кислорода, воздухообмена между почвенным и атмосферным воздухом;

- затуханию микробиологических процессов и прекращению образования питательных веществ;
- уменьшению водопроницаемости и ухудшению водного режима почвы;
- ухудшению условий для роста и развития корней растений;
- увеличению количества обработок почвы и ее сопротивления последующим обработкам;
- усилению стока воды, эрозии и увеличению потерь гумуса и питательных веществ;
- увеличению засоренности посевов сельскохозяйственных культур сорняками.

Вышеперечисленные факторы приводят к значительным потерям урожая, образованию оврагов, иссушению и опустыниванию территории, выводу из оборота пахотнопригодной земли.

Проведенные кафедрой земледелия Самарской ГСХА опыты показали, что при уплотнении почвы до значительных величин урожайность подопытных культур снижалась на 50–81 %.

Опыты по выявлению действия ходовых систем тракторов на почву показали, что трактор типа К-700 уплотняет ее до 1,2 м, а гусеничный типа ДТ-75 – до 0,6 м. При этом удельное давление от гусениц трактора ДТ-75 составляет 0,45 кгс/см², К-700 – 0,75 кгс/см². При увеличении количества проходов по одному и тому же месту происходит еще большая глубина деформации почвы, падение ее плодородия и уменьшение урожайности яровой пшеницы.

Эти данные получены при изучении влияния таких распространенных в советские годы марок тракторов, как К-700 и ДТ-75, альтернативы которым тогда практически не было. В настоящее время многие хозяйства имеют современную мощную технику производства, которая, безусловно, отличается высокой производительностью. Но современные трактора еще более тяжелые. Соответственно, и давление на почву оказывают больше. Еще в советские годы в прессе приводился пример, что колея от трактора К-700, который весит около 14 т, видна даже из космоса. Современные трактора достигают массы в 18 т и более. Уплотняют почву при уборке и комбайны, которые весят от 12 т и выше.

Простой колесный трактор оказывает контактное давление на почву около 100 кПа, а такие мощные, как К-700 (701) – до 190–220 кПа.

По данным советских исследователей, повышение плотности черnozема всего на 0,01 г/см² ведет к снижению урожайности зерновых культур на 0,6 ц/га, а повышение плотности на 0,05 г/см² ведет к снижению урожайности яровой пшеницы на 0,77 ц/га, или на 17,3 %.

Однократный проход колес или гусениц тракторов с удельным давлением $0,7 \text{ кгс/см}^2$, по данным кафедры сельхозмашин Самарской ГСХА, увеличивает плотность почвы на 10–40 % и снижает урожайность на 10–50 %.

При прохождении тяжелой техники по влажной почве происходит кумулятивное переуплотнение подпахотных горизонтов, влекущее за собой необратимые последствия во всем корнеобитаемом слое до 1,5 м, заключающиеся в ухудшении водного, воздушного, пищевого режимов, усилении эрозии, засолении и заболачивании почв.

Процессы естественного разуплотнения пахотного слоя идут длительное время, а подпахотные слои не разуплотняются, и деформация их накапливается. Для частичного их разуплотнения требуются дополнительные обработки, повышающие трудозатраты и расходы на ГСМ на 25–30 % по сравнению с неуплотненными почвами.

Весьма актуальна проблема уплотненной почвы также в связи с широким использованием в последнее время технологий минимальной и нулевой обработок почвы.

Учеными установлены сортовые различия в проникающей способности корней кукурузы и сои в условиях уплотнения. Так, у гибрида кукурузы SA-3 более 90 % главных корней и менее 20 % боковых проникали в плотную почву, в то время как у гибрида La Posta соответственно менее 25 % и более 70 %.

Имеются и межвидовые различия по устойчивости к уплотнению почвы. Так, при оценке сравнительной устойчивости ярового ячменя, кормовых бобов и сахарной свеклы, выращиваемых на уплотненной колесами тракторов суглинистой почве, наибольшее снижение урожайности отмечено у сахарной свеклы (59 %), меньшее (26 %) – у кормовых бобов, вообще не снижалась урожайность у ярового ячменя. При этом общая длина корней в пахотном слое снижалась на 26–28 % у кормовых бобов и ярового ячменя и на 49 % у сахарной свеклы.

Интересные испытания были проведены в Швеции по влиянию уплотнения почвы перед весенним севом на доходность различных культур (ячмень, яровая пшеница, овес, сахарная свекла, горох). Опыт включал в себя разное количество проходов техники с тяжелым грузом по полю перед посевом. Полученные результаты показывают, что урожайность, как и доходность, яровой пшеницы, ячменя и овса повысилась после небольшого уплотнения, т. е. посева с одним проходом. Однако для сахарной свеклы и гороха после этого урожайность уменьшилась. Когда уплотнение почвы за счет количества проходов увеличивалось – урожайность сельскохозяйственных культур падала.

Наиболее негативно это отразилось на горохе, который очень чувствителен к недостатку кислорода (рис. 7.1).

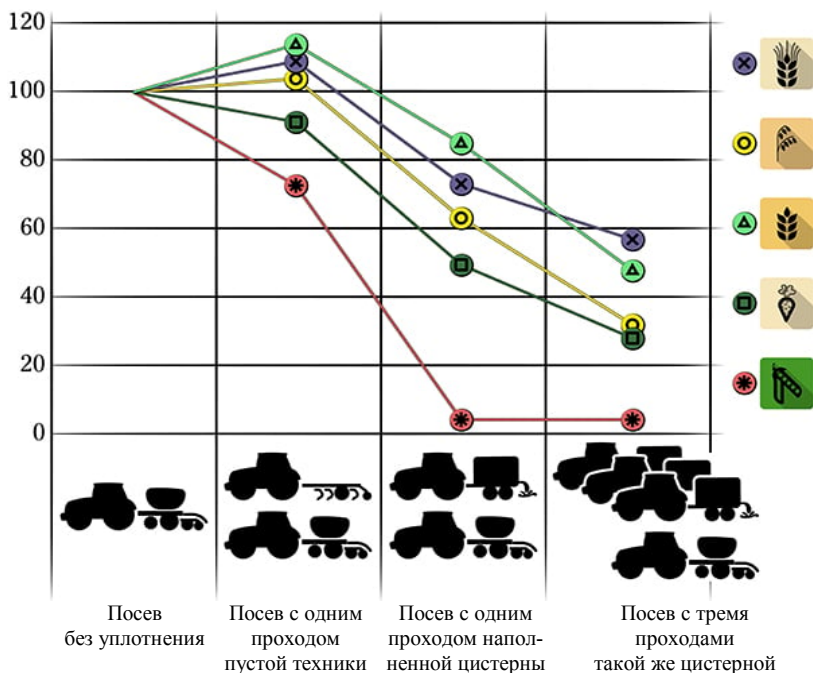


Рис. 7.1. Влияние уплотненности почвы на уровень доходности сельскохозяйственных культур, %

Уплотнение почвы сопровождается уменьшением ее водопроницаемости и значительным увеличением стока талых и ливневых вод, а с ними смывом почвы, потерями питательных веществ, образованием оврагов и иссушением территории.

Уплотнение серьезно нарушает водный режим почвы и процессы водного обмена растений в посеве, ингибируя рост не только корней, но и листьев. Уменьшается общая площадь листьев растения (формируются более узкие листья) и, соответственно, ИЛП, а также концентрация хлорофилла. Так, площади листьев ячменя в начале июля и сои в середине августа, максимальные за вегетацию, были наибольшими в варианте без уплотнения: 38,2 тыс. (ячмень) и 38,8 тыс. м²/га (соя),

уменьшаясь после пятикратного прохода колесных тракторов Т-150К соответственно в 3,5 и 3 раза.

Даже при увеличении концентрации кислорода в почвенном воздухе темпы роста корней на уплотненной почве практически не изменялись, в то время как в контроле возрастали более чем в 2 раза. Нормы потребления кислорода в тканях уменьшались по мере удаления от апекса корня, и особенно сильно в контроле, но увеличивались на 50–80 % на уплотненной почве по сравнению с контролем.

С увеличением плотности почвы с 1,2 до 1,6 г/см³ средняя длина корней кукурузы уменьшилась на 20 %, а диаметр, напротив, увеличился на 20 %. Одновременно почти в 3 раза уменьшалась общая длина корней и в 2 раза – фотоассимиляция CO₂, что оказывало негативное влияние на минеральное питание, особенно азотное и калийное.

В опытах с яровым ячменем в Нидерландах и Великобритании в колеях трактора у растений наблюдались четкие признаки азотного голодания даже на хорошо удобренных участках (листья растений желтоватые, рост ослабленный, содержание азота в надземных органах низкое, всходы изреженные).

Уплотнение почвы приводит к снижению полевой всхожести семян (рис. 7.2). Например, пятикратное уплотнение колесами трактора Т-150К привело к снижению густоты посева ярового ячменя на 26 %.



Рис. 7.2. Влияние уплотненной почвы на состояние посевов рапса. На этом поле были уплотнены нижние слои почвы, а верхний 5-сантиметровый был сухой

Негативное действие уплотнения на урожайность последующих культур севооборота в зависимости от складывающихся погодных условий может продолжаться до 12 лет. Например, на глинистых почвах Швеции при однократном уплотнении тракторов с нагрузкой 10 т на ось неблагоприятное влияние на урожайность полевых культур сказывалось в течение 11 лет, в том числе сильно – 7 лет (на 7-й год недобор урожая овса составил 11–15 %).

При однократном уплотнении трактором с давлением на ось 16 т в Финляндии наблюдалось уплотнение на глубину 40–50 см. В течение последующих 8 лет неблагоприятное влияние уплотнения на урожай постепенно ослабевало. В первые годы недобор урожая сельскохозяйственных культур (яровых ячменя, овса, пшеницы, рапса и многолетних трав) составлял 6–7 %, вынос азота и других элементов минерального питания в среднем уменьшался на 9 %.

Исследования, проведенные в Польше, по возможности компенсации недобора урожая озимой пшеницы в колеях трактора за счет прилегающих к колее рядков показали, что урожай двух прилегающих рядков выше (за счет увеличения числа колосьев в рядках и числа зерен в колосе). Однако этого оказалось недостаточно для компенсации недобора урожая зерна в колеях.

Наиболее опасной является обработка влажной почвы. Сухая земля может переносить большие нагрузки, в то время как увлажненная под таким же давлением уже уплотняется.

7.2. Меры по снижению вредоносности переуплотнения почвы

Во избежание уплотнения почвы необходимо применять меры, способствующие улучшению структуры почвы в будущем. Эти меры включают в себя дренаж, известкование, укрытие почвы растительным покровом и поддержку поступления органического вещества извне. Все это уменьшает уплотненность почвы.

Севооборот и обработка почвы также критично влияют на ее уплотненность.

Благодаря большей площади соприкосновения, достигающейся шириной колес или спаренными колесами, снижается их давление на почву.

Уменьшает уплотнение почвы переобувание тракторов на гусеничный ход.

Селекция сортов с повышенной устойчивостью к уплотнению также дает положительные результаты.

8. ГРАД

8.1. Вредоносность града

Град – вид ливневых осадков в виде частиц льда преимущественно округлой формы (градин). Вид, строение и размеры градин отличаются крайним разнообразием. Град является частицами льда шарообразной или неправильной формы размером от одного миллиметра до нескольких сантиметров. Встречаются градины размером 130 мм и массой около 1 кг. Градины состоят из слоев прозрачного льда толщиной не менее 1 мм, чередующихся с полупрозрачными слоями. В метеорологии град отличают от снежной крупы – ледяных непрозрачных крупинок белого цвета, размером от 2 до 5 мм, хрупких и легко размельчающихся. Также известны такие атмосферные осадки, как ледяной дождь, который не стоит путать с градом. Град выпадает, как правило, в теплое время года из мощных кучево-дождевых облаков, сильно развитых вверх, обычно при ливнях и грозах. Слой выпавшего града иногда составляет несколько сантиметров. Продолжительность выпадения: от нескольких минут до получаса, чаще всего 5–10 мин, и очень редко – около 1 ч и более. Град выпадает большей частью в летнее время и днем. Град ночью – явление весьма редкое.

Во все времена самый большой ущерб град наносил сельскому хозяйству. Повреждения от града несколько отличаются от других видов повреждений, таких как заморозки, ожог от жидких азотных удобрений и песчаных бурь, так как стебли могут также получить физическое повреждение. Сильное повреждение стебля может препятствовать развитию точки роста и появлению следующих листьев, пытающихся прорости. С увеличением степени повреждения стебля восстановление происходит сложнее по сравнению со стеблями, которые полностью сломаны (до точки роста). Если точка роста не повреждена, то растения могут выдержать значительную потерю листовой поверхности с незначительным снижением урожайности.

Повреждение растений выпадающим градом называют градобоем. Когда градина ударяет в зеленый стебель растения, то на пораженном месте появляется серовато-белое, иногда темно-серое пятно, которое при постепенном изменении зеленой окраски стебля делается менее заметным и наконец у зрелых растений совсем исчезает. Удар града представляется более резким на средних частях; верхние части и листья вследствие своей подвижности страдают меньше, а внизу удар совсем не бывает заметен. Но если растение пострадало от града в начале своего развития и после оправилось, то следы повреждений

следует искать, наоборот, в нижней части. На колосьях зерновых хлебов, кроме пшеницы, нельзя заметить следов удара, хотя большие градины часто отбивают молодые колосья и при образовании в колосе зерна выбивают из него по нескольку зерен. Если град разрывает у зерновых хлебов листовые пазухи и прищемляет лежащие там ости колоса, что чаще всего случается с пшеницей, то при дальнейшем развитии стебля нижняя часть колоса вытягивается кверху и весь он получает искривленный вид, а иногда и совсем не выходит из листовой пазухи. Так называемая крупа и мелкий град, если падают без ветра, прямо, не причиняют вреда; но если градины при ветре ударяют растения сбоку, то большей частью прибывают их к земле и ломают. Продолжительный дождь после града сильно вредит хлебам. Время града тоже существенно влияет на его вредность.

Более опасно градобитие для зерновых хлебов при появлении у них колоса, хотя, впрочем, эти растения до цветения легче поправляются, чем впоследствии; исключением служит ячмень, у которого и после цветения, через 8–10 дней, появляются боковые стебли, образующие собою подсед, успешно развивающийся и высевающий при продолжительном лете. Значительно меньшей способностью возрождения после града обладает озимая рожь. На богатых почвах у яровых хлебов, в особенности овса, поврежденные стебли засыхают и обламываются и подсед, разрастаясь, покрывает поле ровной и густой растительностью, но при непродолжительном лете он не цветет, а потому должен быть вовремя скошен на сухой корм для скота. Особенно опасен градобой во время созревания и жатвы хлебов. У рапса и сурепицы град разбивает стручки и семена высыпаются на землю. Гречиха, свекла и лен сильно страдают от градобоя почти во всех стадиях своего развития. Если растение картофеля еще мало развито, то побитая ботва легко возобновляется, но перед цветением это вызывает остановку в развитии прежних клубней и образование новых – мелких, бедных крахмалом. Градобой весьма вредно влияет также на урожай всех овощных растений и на развитие плодовых деревьев и кустарников, вызывая уничтожение семенных всходов и молодых деревьев в питомниках, засыхание молодых, не одревесневших еще побегов у старых даже деревьев. У плодовых культур в результате выпадения дождей с градом весной могут быть повреждены молодые ткани бутонов, цветков, листьев, что отрицательно влияет не только на урожайность сада в текущем сезоне, но и на закладку плодовых почек и продуктивность насаждений в следующем году.

Град, выпавший в период плодоношения вишни и черешни, может полностью уничтожить урожай культуры (рис. 8.1).



Рис. 8.1. Последствие града на черешню

Следы от повреждения градом на плодах яблони и груши обычно имеют вид точечных зарубцевавшихся, несколько вдавленных пятен, которые располагаются преимущественно с одной стороны (подвергавшейся градобитию).

Помимо ухудшения товарного вида плодов, места градобойн, если они не зарубцевались, могут быть очагами проникновения через поврежденные ткани инфекции, вызывающей загнивание (рис. 8.2).



Рис. 8.2. Плоды яблони после градобития

Если серьезные повреждения градом появились незадолго до сбора урожая, то они могут вызвать не только гниение плодов, но и вторичный рост и даже цветение деревьев (особенно груши).

Интересные данные получили Н. И. Зайцев и др. в исследованиях по изучению влияния градобития на продуктивность сои в 2020 г. Анализ проводили по 60 вариантам (сортам и сортообразцам). Цель исследований состояла в оценке потерь урожайности, обусловленных следующими факторами: снижением плотности агроценоза, дефолиацией листовой поверхности, повреждением стеблей растений, погодными условиями в оставшийся период вегетации после градобития. Ученые сравнивали поврежденные и неповрежденные градом участки с одним и тем же сортом или сортообразцом сои. В результате выявлено, что атмосферные осадки в виде града негативно отразились на продуктивности всех поврежденных участков, независимо от фенотипа и группы спелости выращиваемых на них сортов и сортообразцов. Дефолиация большей части листовой поверхности (от 70 до 80 %) и переломы стеблей привели к снижению средней урожайности в питомниках предварительного и конкурсного сортоиспытания с 18,5 до 13,4 ц/га (на 27,6 %), на семеноводческих и производственных посевах – с 20,4 до 15,3 ц/га (на 25,0 %). Усредненный показатель высоты неповрежденных растений составил к уборке 92,5 см, а поврежденных – 67,4 см. Фенологические наблюдения показали, что чем ближе к концу вегетации произойдет повреждение посевов сои градом, тем негативнее будут его последствия. Ни на одном из поврежденных участков не наблюдалось полегания растений. Не отмечено поражения агроценозов сои болезнями, несмотря на значительное скопление в междурядьях потенциально патогенной растительной массы. Вероятно, этому способствовали засушливые и ветреные погодные условия в оставшейся после градобития части вегетационного периода.

Получая повреждения, растения начинают испытывать стресс. Стресс заставляет растение тратить энергию на выживание в экстремальных условиях в ущерб урожаю и его качеству.

8.2. Меры по снижению вредоносности града

Есть способ борьбы с градом, основанный на введении в градоопасное облако специального реагента (обычно йодистого свинца или йодистого серебра), способствующего замораживанию переохлажденных капель. Реагент вводится с помощью ракет или снарядов в переохлажденную часть облака. В результате появляется огромное количе-

ство искусственных центров кристаллизации, на которых начинается рост ледяных кристаллов, и переохлажденная вода в облаках, служащая основным сырьем для роста градин, перераспределяется на значительно большее их число. Поэтому градины получаются меньших размеров и успевают полностью или в значительной степени растаять в теплых слоях воздуха еще до выпадения на землю.

Защита урожая от града возможна только в интенсивных садах путем использования специальных противоградовых (градозащитных) сеток. Противоградовая сетка устанавливается на второй год плодоношения сада. Она позволяет вырастить более качественный урожай, так как защищает плоды от возможного града, дает тень, препятствует получению солнечных ожогов (рис. 8.3).





Рис. 8.3. Использование противоградовых сеток

Если присутствует экономическая целесообразность дальнейшего возделывания сельскохозяйственных культур после градобития, то следует рассмотреть вопрос о применении фунгицидных препаратов для их защиты от болезней, так как механическое повреждение растений будет способствовать проникновению инфекционного начала, и применению внекорневых подкормок макро- и микроэлементами.

9. ВЛИЯНИЕ МОЛНИИ НА РАСТЕНИЯ

Молния – это электрический разряд, который возникает в атмосфере Земли. Молния возникает в результате электрического разряда между облаками или между облаками и землей. Когда разница в электрическом потенциале становится достаточно высокой, происходит пробой воздуха, и образуется молния.

Растения могут быть повреждены молнией в результате прямого удара или через электрическое поле, создаваемое молнией. Прямой удар молнии может повредить листья, стебли и корни растений, вызывая ожоги, разрушения и даже гибель. Электрическое поле, создаваемое молнией, может вызвать электрические разряды в листьях и стеблях растений, что может привести к их повреждению и гибели. Молния может изменить pH почвы, что может повлиять на доступность питательных веществ для растений.

Кроме того, молния может вызвать пожары на растительности и в лесу, что также может привести к повреждению растений и их гибели.

Несмотря на опасности, связанные с молнией, растения имеют некоторые адаптации, которые помогают им выжить после удара. Одна из причин, почему растения могут пережить удар молнии, заключается в их анатомической структуре. Растения имеют уникальную систему проводящих тканей, которые помогают им передвигать энергию и питательные вещества через свои части. Это позволяет растениям восстанавливаться после повреждений, вызванных молнией. Растения также развили различные механизмы защиты от молнии. Они могут иметь густую кутикулу на своих листьях, которая помогает предотвратить достижение влагой и электрический разрядом внутренних тканей. Кроме того, некоторые растения могут иметь специальные соединения, которые помогают распределить энергию удара молнии по всему растению, минимизируя ущерб.

Молния также может оказывать положительное влияние на растения. Например, она способствует фиксации азота в почве. Во время разряда азот из воздуха преобразуется в доступную форму, которую растения могут использовать в качестве питательного вещества. Это особенно важно для растений, так как азот является одним из основных элементов, необходимых для их роста и развития. Молния может также стимулировать рост и развитие растений. Электрические разряды создают озон, который способствует фотосинтезу и увеличивает концентрацию кислорода в воздухе.

10. ЛУЧЕВЫЕ БОЛЕЗНИ

Лучевые болезни – это болезни, вызываемые действием проникающих излучений. Проникающая радиация – это излучения, появляющиеся при радиоактивном распаде, которые проникают через толщи вещества и оказывают вредное влияние на живые организмы. В их числе: рентгеновские, космические, γ -лучи, α - и β -частицы. Действие проникающих излучений зависит от дозы. Для большинства растений летальная доза облучения – около 2000–3000 рентген. При продолжительном облучении большими дозами в растениях развивается патологический процесс, называемый лучевой болезнью. У пораженных лучевой болезнью растений проявляются следующие признаки:

- 1) задержка в росте или, реже, ускорение роста – следствие изменения синтеза ростовых веществ;
- 2) хлорозы – в результате повреждения хлоропластов;
- 3) исчезновение зоны меристемных клеток в корнях, рост корневых волосков осуществляется только растяжением;
- 4) разного рода деформации.

Степень поражения растения при лучевой болезни зависит от типа излучения, его дозы, окружающих условий, а также от морфологических и физиологических особенностей растений. Доза облучения, получаемая растением, нередко зависит от способности растения накапливать в своих тканях радиоактивные вещества. Чем больше накапливается в растении радионуклидов – тем выше доза облучения. Поэтому наиболее чувствительны к радиоактивному загрязнению хвойные растения, поскольку в их вечнозеленых кронах задерживается много радионуклидов, выпадающих из атмосферы с осадками. Признаки лучевой болезни зависят от вида растения. Например, при действии высоких доз облучения у пшеницы подавляется рост, листья становятся темно-зелеными, корни покрываются массой корневых волосков. Затем кончики молодых листьев синеют, позже антоциановая окраска распространяется на большую часть листовой пластинки. Одновременно на листьях появляются капли сахаристой жидкости – сначала прозрачной, а затем беловатой. В месте появления капель ткань листа буреет и образуется некротичное пятно. У растений фасоли симптомы лучевой болезни проявляются в остановке роста, в быстром опадении листьев – сначала верхушечных, затем всех остальных.

Природа лучевых болезней изучена недостаточно. Для их профилактики нужно вносить оптимальные дозы минеральных и органических удобрений. Совместно с органикой лучше вносить повышенные дозы извести.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Абельсон, Р. Ц. К методу определения каротина / Р. Ц. Абельсон // Труды Всесоюзного научно-исследовательского витаминного института. – 1953. – № 4. – С. 137–142.
2. Авдонин, Н. С. Влияние свойств почв, удобрений и условий зимовки на стойкость и урожай озимой пшеницы / Н. С. Авдонин, Е. В. Кузина // Вестник Московского государственного университета. – 1962. – № 3. – С. 6–11.
3. Агрометеобюллетень I декады июня 1968, 1972, 1973, 1975 гг. – Иркутск, 1976.
4. Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их болезни, вредители и сорняки // Агроатлас. – 2014. – URL: <http://www.agroatlas.ru> (дата обращения: 10.05.2024).
5. Аксенов, С. И. О замерзании внутриклеточной воды в семенах пшеницы / С. И. Аксенов, Н. А. Асочинская, Г. М. Николаев // Физиологические основы устойчивости растений к заморозкам и пониженным температурам : второй Всесоюз. симпозиум. – Петрозаводск, 1971. – С. 91.
6. Александров, В. Я. Денатурационные изменения белков при фенологических процессах / В. Я. Александров // Успехи современной биологии. – 1947. – Т. 24, вып. 1 (4). – С. 45–60.
7. Александров, В. Я. Изучение изменения устойчивости растительных клеток к действию различных агентов в связи с задачами цитозологии / В. Я. Александров // Клетка и температура среды. – М. – Л., 1965. – С. 98–104.
8. Алексеев, А. М. Значение структуры цитоплазмы для водного режима растительных клеток / А. М. Алексеев // Водный режим растений и их продуктивность. – М., 1968. – С. 5–12.
9. Алексеев, А. М. О водообмене растений / А. М. Алексеев // Водный режим растений и их продуктивность. – М., 1968. – С. 13–21.
10. Алексеев, А. М. О связи водного режима с физико-химическими свойствами высокополимерных компонентов протоплазмы / А. М. Алексеев, Г. И. Пахомова // Физиология растений, 1965. – Т. 12, вып. 1. – С. 52–55.
11. Алексеев, А. М. Суточная динамика водного режима листьев пшеницы в связи с динамикой фосфорного и азотного обмена / А. М. Алексеев, Н. А. Гусев, Т. М. Белькович // Водный режим растений. – 1963. – Вып. 8. – С. 5–56.
12. Алексеенко, А. В. Изменение антиокислительных свойств липидов на разных стадиях клеточного цикла / А. В. Алексеенко, Е. Б. Бурлакова, А. А. Вайнсон // Биоантиокислители. – М., 1975. – С. 28–32.
13. Альтергот, В. Ф. Действие повышенной температуры на растение в эксперименте и природе / В. Ф. Альтергот // 40-е Тимирязевское чтение. – М., 1981. – 57 с.
14. Альтергот, В. Ф. Общность механизмов повреждения, адаптации и формирования устойчивости растений к экстремальным температурам / В. Ф. Альтергот // Тезисы докладов Конференции по физиологии устойчивости растений. – Киев, 1968. – С. 13–15.
15. Альтергот, В. Ф. Тепловые повреждения пшеницы в условиях достаточного увлажнения / В. Ф. Альтергот, С. С. Мордкович. – Новосибирск : Наука, 1977. – 184 с.
16. Альтергот, В. Ф. Типы защитных реакций вегетирующих растений против холода / В. Ф. Альтергот, А. Н. Бухольцев // Физиология и биохимия культурных растений. – 1970. – Т. 2, вып. 2. – С. 148–153.
17. Амбарцумян, М. А. Метод борьбы с отрицательным влиянием морозов и заморозков на многолетние культуры / М. А. Амбарцумян // Физиология устойчивости растений. – М., 1960. – С. 257–260.

18. Ананьина, В. М. Об устойчивости картофельного растения к заморозкам / В. М. Ананьина // Физиология устойчивости растений. – М., 1960. – С. 168–172.
19. Ананьина, В. М. Состояние вязкости протоплазмы картофеля в связи с его устойчивостью к заморозкам / В. М. Ананьина // Доклады АН СССР. – 1957. – Т. 116, № 1. – С. 153–156.
20. Анспок, П. И. Микроудобрения / П. И. Анспок. – Л.: Агропромиздат, 1990. – 272 с.
21. Анфинсен, К. Молекулярные основы эволюции / К. Анфинсен; под ред. В. А. Энгельгардта. – М.: Изд-во ин. лит-ры, 1962. – 228 с.
22. Артамонов, В. И. Стероидные соединения растений / В. И. Артамонов // Успехи современной биологии. – 1978. – Т. 86, вып. 1 (4). – С. 19–30.
23. Арутюнян, А. В. Влияние поздних весенних заморозков на цветение и плодоношение некоторых древесных пород / А. В. Арутюнян // Бюллетень Главного ботанического сада. – 1968. – Вып. 69. – С. 3–9.
24. Бакуменко, Н. И. Определение степени повреждения заморозком яровой пшеницы в начальный период развития / Н. И. Бакуменко, Н. И. Никифорова, З. Г. Юдина // Сельскохозяйственная биология. – 1972. – Т. 7, вып. 5. – С. 24–28.
25. Бакуменко, Н. И. Сортные различия в продуктивности яровой пшеницы при заморозках / Н. И. Бакуменко, А. Е. Юдин // Труды института экспериментальной метеорологии. Серия: Сельскохозяйственная метеорология. – 1975. – Вып. 4 (48). – С. 86–91.
26. Балагурова, Н. И. Изменение хлоропластов в листьях картофеля при действии на растение заморозков / Н. И. Балагурова // Цитология. – 1968. – Т. 10, № 1. – С. 95–101.
27. Балашов, И. С. Агротехника подземного сева в Омской области / И. С. Балашов // Социалистическое зерновое хозяйство. – 1936. – № 6. – С. 59–66.
28. Банадысев, С. А. Ростовые трещины и дуплистость клубней картофеля: возможности контроля / С. А. Банадысев // Наше сельское хозяйство. – 2020. – № 23. – С. 36–43.
29. Барская, Т. А. Влияние заморозков на активность ферментов углеводного комплекса у растений / Т. А. Барская, Г. А. Бичурина // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1966. – № 2. – С. 153–155.
30. Белкин, Н. И. Зимостойкость растений / Н. И. Белкин. – Кишинев, 1961. – 279 с.
31. Белозерский, А. Н. Практическое руководство по биохимии растений / А. Н. Белозерский, Н. И. Проскуряков. – М.: Сов. наука, 1951. – 388 с.
32. Березовский, В. М. Химия витаминов / В. М. Березовский. – М.: Пищепромиздат, 1959. – 600 с.
33. Берлянд, М. Е. Борьба с заморозками и их предсказание / М. Е. Берлянд; под ред. Ф. Ф. Давитая. – Л.: Гидрометеиздат, 1953. – 92 с.
34. Библь, Р. Цитологические основы экологии растений / Р. Библь. – М.: Мир, 1965. – 465 с.
35. Билай, В. И. Основы общей микологии / В. И. Билай. – Киев: Высш. шк., 1989. – 280 с.
36. Биохимические механизмы интоксикации растений при засолении среды / Л. К. Клышев, Л. С. Приходько, Р. Х. Достанова [и др.]. – Алма-Ата: Наука, 1980. – 171 с.
37. Болезни и вредители овощных культур в защищенном грунте / М. Е. Владимирская, М. А. Элбакян, А. Е. Цыпленков [и др.]. – Л.: Колос, 1980. – 190 с.
38. Бондаренко, В. И. Влияние возрастных изменений на зимостойкость и продуктивность озимой пшеницы / В. И. Бондаренко // Проблемы индивидуального развития сельскохозяйственных растений. – М.: Колос, 1972. – С. 40–42.

39. Ботанико-фармакогностический словарь : справ. пособие / К. Ф. Блинова, Н. А. Борисова, Г. Б. Гортинский [и др.] ; под ред. К. Ф. Блиновой, Г. П. Яковлева. – М. : Высш. шк., 1990. – С. 108.
40. Бреслер, С. Е. Введение в молекулярную биологию / С. Е. Бреслер. – М. – Л. : Академия наук СССР, 1963. – 520 с.
41. Бродский, В. З. Введение в факторное планирование эксперимента / В. З. Бродский. – М. : Наука, 1976. – 223 с.
42. Бугаевский, М. Ф. Вымерзание паренхимных тканей растений / М. Ф. Бугаевский. – Доклады Академии наук СССР. – 1947. – Т. 58, № 6. – С. 1195–1196.
43. Буркин, И. А. Защита овощных культур и картофеля от заморозков / И. А. Буркин. – М. : Сельхозгиз, 1955. – 123 с.
44. Бухольцев, А. И. Биохимические особенности формирования устойчивости у проростков теплолюбивых растений к пониженным температурам : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Бухольцев Александр Нилович ; АН СССР. – Новосибирск, 1967. – 32 с.
45. Вайдурова, М. Почему у садовых деревьев сохнет верхушка? / М. Вайдурова // Ботаничка. – 2017. – URL: <https://www.botanichka.ru/article/pochemu-u-sadovyih-derevev-sohnet-verhushka> (дата обращения: 07.02.2024).
46. Вайсман, И. Ш. Мембранные структуры клеток / И. Ш. Вайсман // Успехи современной биологии. – 1966. – Т. 61, вып. 3. – С. 390–397.
47. Валович, Е. И. К вопросу о минимальной температуре прорастания семян / Е. И. Валович, В. Г. Гриф // Физиология растений. – 1974. – Т. 21, вып. 6. – С. 1258–1264.
48. Ванек, Г. Атлас болезней и вредителей плодовых, ягодных, овощных культур и винограда / Г. Ванек, В. Н. Корчагин, Л. Г. Тер-Симонян. – М. : Агропромиздат, 1989. – 415 с.
49. Васильев, И. М. Зимовка растений / И. М. Васильев. – М. : Изд-во АН СССР, 1956. – 250 с.
50. Васильев, И. М. Из истории проблемы вымерзаний и морозостойкости растений / И. М. Васильев // Сборник трудов / Ин-т естествознания и техники АН СССР. – 1957. – Вып. 14. – С. 388–427.
51. Васильев, И. М. Морозостойкость озимых культур в зависимости от роста в период закалывания / И. М. Васильев // Доклады Всесоюзного совещания по физиологии растений. – 1946. – Т. 4, № 1. – С. 120–127.
52. Васильев, И. М. О регулировании транспирации растений / И. М. Васильев // Бюллетень Ростово-Нахичеванской опытной станции. – 1928. – С. 117–134.
53. Васильев, И. М. Изменение некоторых свойств белкового комплекса вегетативных органов озимой пшеницы при воздействии холодом / И. М. Васильев // Рост и устойчивость растений. – Киев, 1965. – Вып. 1. – С. 109–195.
54. Васильев, И. М. Некоторые взаимосвязи между водным, углеводным и азотным обменом озимой пшеницы в связи с вопросом морозостойчивости / И. М. Васильев, Л. А. Лебедева, Ф. М. Рафинова // Физиология растений – 1964. – Т. 11, вып. 5. – С. 897–905.
55. Вахмистров, Д. П. Пространственная организация ионного транспорта в корне / Д. П. Вахмистров // 49-е Тимирязевское чтение. – М. : Наука, 1991. – 48 с.
56. Вентцель, Е. С. Теория вероятностей / Е. С. Вентцель. – Изд. 2-е, перераб. и доп. – М. : Физматгиз, 1962. – 564 с.
57. Вериго, С. А. Почвенная влага и ее значение в сельскохозяйственном производстве / С. А. Вериго, Л. А. Разумова. – Л. : Гидрометеиздат, 1963. – 288 с.
58. Ветухова, А. А. Физиологические причины устойчивости растений против мороза и опыт повышения ее химическим воздействием на семена / А. А. Ветухова // Труды Института физиологии растений АН СССР. – 1946. – Т. 4, вып. 1. – С. 104–111.

59. Виноградова, В. В. Стимуляторы и ингибиторы роста в процессе закаливания и перезимовки озимой пшеницы / В. В. Виноградова // Бюллетень Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова. – 1972. – Вып. 24. – С. 51–57.

60. Винтер, А. К. Действие и последствие весенних заморозков на водный режим и некоторые свойства цитоплазматических белков растений / А. К. Винтер // Информационный бюллетень Координационного регионального совета по физиологии и биохимии растений в зоне Сибирь – Дальний Восток. – Иркутск, 1968. – Вып. 1. – С. 40–41.

61. Винтер, А. К. Заморозки и их последствия на растения / А. К. Винтер. – Новосибирск : Наука, 1981. – 152 с.

62. Винтер, А. К. Изменение физиологии и эмбриологии колоса пшеницы в результате действия заморозков / А. К. Винтер, А. Д. Метлякова, А. И. Корovin // Физиологические основы устойчивости растений к заморозкам и пониженным температурам : 2-й Всесоюз. симпозиум. – Петрозаводск, 1971. – С. 50–51.

63. Винтер, А. К. Метод дейтерообмена и его применение для изучения структурных изменений в растительных белках / А. К. Винтер // Физиология и биохимия культурных растений. – 1977. – Т. 9, вып. 6. – С. 647–650.

64. Винтер, А. К. Моделирование параметров климата в течение вегетационного периода в камерах фитотрона / А. К. Винтер // Физиологическая оценка устойчивости растений к низким температурам и заморозкам. – Иркутск, 1980. – С. 131–141.

65. Винтер, А. К. Некоторые изменения в сосудисто-проводящей системе после заморозка как одна из причин нарушения водного режима растений / А. К. Винтер, А. Д. Метлякова // Информационный бюллетень Координационного регионального совета по физиологии и биохимии растений в зоне Сибирь – Дальний Восток. – Иркутск, 1969. – Вып. 4. – С. 47–48.

66. Винтер, А. К. О некоторых причинах, нарушающих водообмен в растениях после повреждающего заморозка / А. К. Винтер, А. Д. Метлякова, В. К. Курец // Рост, развитие и устойчивость растений : Труды Третьей конференции физиологов и биохимиков растений Сибири и Дальнего Востока : в 2 ч. – Иркутск, 1969. – Ч. 2. – 183–187.

67. Винтер, А. К. Особенности последствие заморозков на водообмен у растений кукурузы в начале вегетации при последствии заморозков / А. К. Винтер, Е. Ф. Буренкова // Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения. – М., 1969. – С. 196–203.

68. Винтер, А. К. Особенности последствие заморозков на водообмен вегетирующих растений и другие стороны обмена веществ / А. К. Винтер // Водный обмен в основных типах растительности СССР как элемент круговорота веществ и энергии. – Новосибирск, 1975. – С. 49–56.

69. Винтер, А. К. Проницаемость протоплазмы, состояние воды и белков при действии заморозков / А. К. Винтер, В. К. Курец // Информационный бюллетень Координационного регионального совета по физиологии и биохимии растений в зоне Сибирь – Дальний Восток. – Иркутск, 1968. – Вып. 2. – С. 33–34.

70. Винтер, А. К. Физиологическое обоснование некоторых мер по защите растений от заморозков / А. К. Винтер // Третья конференция физиологов и биохимиков растений Сибири и Дальнего Востока. – Иркутск, 1968. – С. 49–50.

71. Винтер, А. К. Фракционный состав липидов различных частей зерна яровой пшеницы / А. К. Винтер // Оперативные информационные материалы Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения РАН СССР. – Иркутск, 1979. – С. 31–33.

72. Виткевич, В. И. Заморозки и борьба с ними / В. И. Виткевич // Советская агрономия. – 1946. – № 5–6. – С. 16–20.

73. Витковская, В. В. Динамика углеводов в онтогенезе яровой пшеницы / В. В. Витковская // Записки Ленинградского сельскохозяйственного института. – Вып. 9. – 1955. – С. 43–51.
74. Власова, В. И. Влияние микроэлементов на урожайность и устойчивость озимой пшеницы к заболеваниям / В. И. Власова, В. И. Демкин, Я. М. Малахов // Сборник научных трудов Ставропольского института сельского хозяйства, 1986. – С. 21–25.
75. Влияние весеннего заморозка на содержание аминокислот в листьях яровой пшеницы / А. К. Глянько [и др.] // Оперативные информационные материалы Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения РАН СССР. – Иркутск, 1979. – С. 22–24.
76. Влияние заморозков в разные фазы развития растений на жирнокислотный и фракционный состав общих, свободных и связанных липидов зерна пшеницы / А. К. Винтер [и др.] // Оперативные информационные материалы Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения РАН СССР. – Иркутск, 1976. – С. 17.
77. Влияние заморозков и морозов на плодовые деревья // Мой сад. – URL: <https://sad-moip.ru/morozov-plodovye-derevja/> (дата обращения: 03.04.2023).
78. Влияние заморозков на некоторые физиологические процессы яровой пшеницы / С. И. Дроздов [и др.] // Труды Карельского филиала АН СССР. – Петрозаводск, 1969. – Вып. 37. – С. 42–51.
79. Влияние заморозков на урожай и некоторые физиологические процессы у яровой пшеницы / С. Н. Дроздов [и др.] // Труды Карельского филиала АН СССР. – Петрозаводск, 1960. – Вып. 28. – С. 86–94.
80. Влияние заморозков на урожай и некоторые физиологические процессы у яровой пшеницы / А. И. Коровин [и др.] // Доклады АН СССР. – 1961. – Т. 136, вып. 4. – С. 979–981.
81. Володихин, А. Спасем сад от заморозков / А. Володихин // Комсомольская правда. – 2017. – URL: <https://www.kp.ru/daily/26672.3/3693075/> (дата обращения: 03.04.2023).
82. Выпревание плодовых деревьев: от чего происходит и в чем проявляется // Антонов сад. – 2020. – URL: <https://dzen.ru/media/antonovsad/vyprevanie-plodovyh-derev-ev-ot-chego-proishodit-i-v-chem-proiavljaetsia-5faf6021f2466e18104714f9> (дата обращения: 09.03.2023).
83. Гаврилова, Л. Т. Влияние температуры на поглощение воды корнями высших растений / Л. Т. Гаврилова // Известия Главного ботанического сада. – 1924. – С. 24–40.
84. Гауровиц, Ф. Химия и функция белков / Ф. Гауровиц. – М.: Мир, 1965. – 530 с.
85. Генкель, П. А. Значение вязкости протоплазмы в устойчивости растений к высоким и низким температурам / П. А. Генкель, К. А. Баданова // Физиология растений. – 1956. – Т. 3, вып. 5. – С. 455–462.
86. Генкель, П. А. О физиологических особенностях, повышающих устойчивость зерновых культур против заморозков / П. А. Генкель, К. П. Марголина // Доклады АН СССР. – 1952. – Т. 82, № 5. – С. 785–788.
87. Генкель, П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости / П. А. Генкель. – М.: Наука, 1982. – 280 с.
88. Гибриды кукурузы, устойчивые к засухе и жаре // KWS. – URL: <https://www.kws.com/by/be/produkty/kukuruza/tolerantnost-k-zasuxe/klimatkontrol3.html> (дата обращения: 08.02.2024).
89. Гинзбург, В. Е. Ускоренный метод сжигания почв и растений / В. Е. Гинзбург, Г. М. Щеглова, Е. Ф. Вульфнус // Почвоведение. – 1963. – № 5. – С. 89–96.
90. Глянько, А. К. Влияние осеннего заморозка на отток азотистых веществ в репродуктивные органы яровой пшеницы / А. К. Глянько, Н. В. Миронова // Оперативные информационные материалы Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения РАН СССР. – Иркутск, 1979. – С. 20–22.

91. Глянько, А. К. Действие и последствие весенних заморозков на яровую пшеницу в зависимости от формы азотного питания / А. К. Глянько, Н. В. Миронова // Физиолого-биохимические и экологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды : тез. докл. Всесоюз. совещания. – Иркутск, 1976. – С. 12.
92. Головкин, П. А. О некоторых закономерностях процесса кристаллизации льда в растительных тканях / П. А. Головкин, В. М. Чернышев // Холодильная техника. – 1967. – № 2. – С. 29–35.
93. Голодрига, П. Я. Формы воды и морозоустойчивость у разных сортов винограда / П. Я. Голодрига, Л. К. Киреева // Агробиология. – 1964. – № 6. – С. 943–945.
94. Голубинский, Л. М. Влияние низкой температуры на прорастание пыльцевых зерен некоторых растений / Л. М. Голубинский // Ботанический журнал. – Т. 12, № 4. – 1955.
95. Голуш, Б. М. Влияние переохлаждения на проницаемость плазмы / Б. М. Голуш // Труды Института физиологии растений АН СССР. – 1937. – Т. 1, вып. 2. – С. 141–147.
96. Голуш, Б. М. Проницаемость плазмы как фактор устойчивости к холоду / Б. М. Голуш // Доклады АН СССР. – 1938. – Т. 16, № 6. – С. 363–366.
97. Гольцберг, И. А. Агроклиматическая характеристика заморозков в СССР и методы борьбы с ними / И. А. Гольцберг. – Л. : Гидрометеиздат, 1961. – 197 с.
98. Горбунова, В. А. Влияние сочетания весенних и осенних заморозков на урожай и посевные качества семян яровой пшеницы / В. А. Горбунова, А. И. Коровин, О. И. Родченко // Труды Института экспериментальной медицины. – 1975. – Вып. 4 (48). – С. 66–75.
99. Горленко, Н. В. Бактериальные болезни растений / Н. В. Горленко. – М. : Высш. шк., 1966. – 357 с.
100. Горышина, Т. К. Водный дефицит в листьях травянистых дубравных растений сезонных групп / Т. К. Горышина, Л. П. Самсонова // Ботанический журнал. – 1966. – Т. 51, № 5. – С. 670–677.
101. Государственный реестр пестицидов и удобрений, разрешенных для применения в Республике Беларусь. – Минск, 2023. – 803 с.
102. Гранитова, Т. С. О влиянии серы на устойчивость растений к заморозкам / Т. С. Гранитова // Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения. – М., 1969. – С. 203–206.
103. Гриф, В. Г. Действие низких температур на митоз и хромосомы растений / В. Г. Гриф // Цитология. – 1963. – Т. 5, № 4. – С. 404–413.
104. Гудвин, Т. Сравнительная биохимия каротиноидов / Т. Гудвин ; пер. с англ. В. Б. Евстигнеева ; под ред. проф. А. В. Благовещенского. – М. : ИЛ, 1954. – 395 с.
105. Гунар, И. И. К физиологии и биохимии стадийного развития яровой пшеницы / И. И. Гунар, Е. Е. Крастина // Доклады АН СССР. – 1952. – Т. 86, № 1. – С. 185–188.
106. Гусев, Н. А. Некоторые закономерности водного режима растений / Н. А. Гусев. – М. : АН СССР, 1959. – 158 с.
107. Гусев, Н. А. Некоторые методы исследования водного режима растений / Н. А. Гусев. – Л. : АН СССР, Всесоюзное ботаническое общество, 1960. – 60 с.
108. Гусев, Н. А. О некоторых параметрах и методах исследования водного режима растений / Н. А. Гусев // Водный режим растений и их продуктивность. – М., 1965. – С. 22–37.
109. Гусев, Н. А. О характеристике состояния воды в растении / Н. А. Гусев // Физиология растений. – 1962. – Т. 9, вып. 4. – С. 432–437.
110. Гусев, Н. А. Физиология водообмена растений / Н. А. Гусев. – Казань: КГУ, 1966. – 136 с.

111. Двораковский, М. С. Экология растений / М. С. Двораковский. – М.: Высш. шк., 1983. – 190 с.
112. Де Робертис, Е. Биология клетки / Е. Де Робертис, В. Новицкий, Ф. Саэс. – М.: Мир, 1967. – 473 с.
113. Девятнин, В. А. Методы химического анализа в производстве витаминов / В. А. Девятнин. – М.: Медицина, 1964. – 340 с.
114. Действие заморозков разной силы на углеводный обмен в растениях кукурузы / Э. А. Маричева [и др.] // Информационный бюллетень Координационного регионального совета по физиологии и биохимии растений в зоне Сибирь – Дальний Восток. – Иркутск, 1969. – Вып. 4. – С. 49.
115. Демченко, А. И. Исследование химического состава липидов ячменя Оренбургской области : автореф. дис. ... канд. техн. наук : 03.093 / Демченко Александр Иванович ; Оренб. с.-х. ин-т. – Оренбург, 1970. – 25 с.
116. Дерягин, Б. В. Особые свойства и вязкость жидкостей, сконденсировавшихся в капиллярах / Б. В. Дерягин, П. Н. Федякин // Доклады АН СССР. – 1962. – Т. 147, № 2. – С. 403.
117. Добрынина, В. И. Руководство к практическим занятиям по биологической химии / В. И. Добрынина, Е. Я. Свешникова. – Изд. 2-е, испр. и доп. – М.: Медицина, 1967. – 344 с.
118. Довбыш, А. Морозобоины: как лечить и защитить деревья: рассказываем пошагово с фото / А. Довбыш // Антонов сад. – 2019. – URL: <https://dzen.ru/a/Xf8czZCtgfNKdC3> (дата обращения: 14.03.2023).
119. Дроздов, С. Н. Зависимость устойчивости ботвы картофеля к заморозкам от уровня азотного обмена / С. Н. Дроздов, З. Ф. Сычева // Физиология растений. – 1965. – Т. 12, вып. 2. – С. 325–331.
120. Дроздов, С. Н. Эколого-физиологическое исследование устойчивости полевых культур к заморозкам : автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.101 / Дроздов Станислав Николаевич ; Ин-т физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР. – М., 1971. – 37 с.
121. Дроздов, С. Н. Заморозкоустойчивость полевых культур / С. Н. Дроздов // Конференция по физиологии устойчивости растений. – Киев, 1968. – С. 110–111.
122. Дроздов, С. Н. Устойчивость картофеля против заморозков и возможные пути повышения ее с помощью минеральных удобрений / С. Н. Дроздов, А. А. Комулайнен, Л. А. Перминова // Вопросы физиологии и экологии растений в условиях Севера: тр. Карельск. фил. АН СССР. – 1964. – Вып. 37. – С. 59–67.
123. Дэвис, К. Вода – зеркало науки / К. Дэвис, Дж. Дэй. – Л.: Гидрометеиздат, 1964. – 152 с.
124. Евстратова, Л. П. Физиологические аспекты неинфекционных болезней сельскохозяйственных растений / Л. П. Евстратова, Л. В. Тимейко, Е. С. Холопцева. – Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2012. – 130 с.
125. Елисеева, Н. С. Физико-химические свойства цитоплазматических белков и состояние воды зимующих растений : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.00 / Елисеева Нина Сергеевна ; Казан. гос. ун-т. – Казань, 1968. – 19 с.
126. Ермаков, Л. И. Методы биохимических исследований растений / Л. И. Ермаков. – Изд. 2-е, перераб. и доп. – Л.: Колос. Ленингр. отд-ние, 1972. – 456 с.
127. Еськов, И. Д. Защита растений : краткий курс лекций для аспирантов направления подготовки 35.06.01 Сельское хозяйство / И. Д. Еськов ; Саратов. гос. аграр. ун-т. – Саратов, 2014. – 147 с.
128. Жароустойчивость растений / РГАУ – МСХА. – URL: <https://www.activestudy.info/zharoustojchivost-rastenij/> (дата обращения: 06.04.2023).

129. Жемчужников, Е. А. К вопросу об устьичном регулировании испарения воды у растений / Е. А. Жемчужников // Бюллетень Ростово-Нахичеванской опытной станции. – 1924. – С. 163.
130. Жолкевич, В. Н. Изменение содержания кислоторастворимых фосфорорганических соединений в растительных тканях при водном дефиците / В. Н. Жолкевич, А. Я. Рогачева // Доклады АН СССР. – 1963. – Т. 151, № 2. – С. 456–459.
131. Заблуда, Г. В. О фазах формирования генеративных органов у пшениц / Г. В. Заблуда // Доклады АН СССР. – 1936. – Т. 23, № 4. – С. 357.
132. Загоревский, А. И. Влияние низких температур на растения в начале роста / А. И. Загоревский // Записки Воронежского сельскохозяйственного института. – Т. 17, № 1. – 1939.
133. Загрязнение воздуха – одна из главных угроз для человека и планеты // Новости ООН. – 2021. – URL: <https://news.un.org/ru/story/2021/09/1409462> (дата обращения: 13.02.2024).
134. Заленский, О. В. Действие света па накопление различных форм углеводов и азота в листьях растений / О. В. Заленский // Сообщения Таджикского филиала АН СССР. – 1949. – Вып. 17. – С. 8–10.
135. Заморозки – главный враг урожая весной. Какие особенности этого природного явления в Беларуси? // Звезда. – 2022. – URL: <https://zviazda.by/be/node/243354> (дата обращения: 03.04.2023).
136. Зарубежный опыт защиты садов от заморозков // Пропозиция. – 2020. – URL: <https://propozitsiya.com/ru/zarubezhnyy-opyt-zashchity-sadov-ot-zamorozkov> (дата обращения: 03.04.2023).
137. Защита овощных культур и картофеля от болезней / А. К. Ахатов, Ф. С. Джаилилов, О. О. Белошапкина [и др.]. – М. : Моск. типогр. № 2, 2006. – 352 с.
138. Защита сада от заморозков // Все в огород. – URL: <http://www.vse-v-ogorod.ru/uhod-za-ogorodom/612.html> (дата обращения: 03.04.2023).
139. Иванов, М. А. Действие заморозков на колос пшеницы в 5-й и 6-й этапы органогенеза / М. А. Иванов, А. Д. Метлякова // Информ. бюл. координац. регион. Совета по физиологии и биохимии растений в зоне Сибирь – Дальний Восток. – Иркутск, 1968. – Вып. 3. – С. 49.
140. Иванов, С. М. Климатическая изменчивость химического состава растений / С. М. Иванов // Известия АН СССР. – 1937. – Вып. 6. – С. 1789.
141. Иванов, С. М. Активность ростовых процессов – основной фактор морозоустойчивости цитрусовых растений / С. М. Иванов // Доклады АН СССР. – 1939. – Т. 22, № 5. – С. 281–285.
142. Иванов, С. М. Определение морозостойкости растений по изменению электропроводности их сока при повреждении морозом / С. М. Иванов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1931. – Т. 27, вып. 5. – С. 283–305.
143. Иванов, С. М. Отношение яровых культур к весенним заморозкам / С. М. Иванов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1935. – Т. 3, № 6. – С. 199–200.
144. Изменения в содержании стерина и составе жирных кислот в зерне яровой пшеницы при последствии заморозков / А. К. Винтер [и др.] // Оперативные информационные материалы Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения РАН СССР. – Иркутск, 1971. – С. 18–19.
145. Йиргенсонс, Б. Природные органические макромолекулы / Б. Йиргенсонс. – М. : Мир, 1965. – 556 с.
146. Илли, И. Э. Влияние погодных условий в период налива на формирование зародыша пшеницы Скала / И. Э. Илли, Н. В. Щербатюк // Информационный бюллетень по физиологии и биохимии растений. – Иркутск, 1971. – Вып. 9. – С. 16–17.

147. Илли, И. Э. Эколого-физиологические причины изменений полевой всхожести семян яровой пшеницы в Восточной Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 101 / Илли Иван Экидусович ; Иркутский гос. ун-т им. А. А. Жданова. – Иркутск, 1969. – 26 с.
148. Интегрированная защита растений : учеб. / Ю. А. Миренков, П. А. Саскевич, А. Р. Цыганов [и др.]. – Минск : ИВЦ Минфина, 2008. – 360 с.
149. Интегрированные системы защиты сельскохозяйственных культур от вредителей, болезней и сорняков : рекомендации / Нац. акад. наук Беларуси, Ин-т защиты растений НАН Беларуси ; под ред. С. В. Сороки. – Минск : Белорус. наука, 2005. – 462 с.
150. Казанская, Л. Н. Динамика нуклеиновых кислот и других фосфоросодержащих соединений в листьях яровой пшеницы. Диамант в онтогенезе / Л. Н. Казанская // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1960. – № 2.
151. Как взаимодействуют молнии и растения // Правда. – 2023. – URL: https://www.pravda.ru/news/gardening/1856547-kak_vzaimodeistvujut_molnija_i_rastenija (дата обращения: 22.02.2024).
152. Как защитить сад от весенних заморозков // ДачаДекор. – URL: <https://dachadecor.ru/posadka-i-uchod/opasnost-vesennich-zamorozkov-dlya-sada-zaschita-sposobi-soveti> (дата обращения: 03.04.2023).
153. Какой вред наносит ледяная корка – URL: <http://nanit.ua/materials/743-kakoj-vred-prinosit-ledyanaya-korka.html> (дата обращения: 21.02.2024).
154. Калмансон, А. Э. Структурная вода и транспорт электролитов в клетке / А. Э. Калмансон, В. М. Чумаков, В. Л. Троценко // Доклады АН СССР. – 1965. – Т. 164, № 5. – С. 1167–1170.
155. Камалов, Т. Г. Вершинная гниль томатов: причины, препараты, устойчивые сорта / Т. Г. Камалов // OrganicMix. – 2022. – URL: <https://organic-mix.ru/articles/vershinnaya-gnil-tomato> (дата обращения: 07.02.2024).
156. Карпеня, Г. М. Перезимовка озимых зерновых: остаться в живых / Г. М. Карпеня // ГлавАгроном. – 2021. – URL: <https://glavagronom.ru/articles/perezimovka-ozimyh-zernovyh-ostatsya-v-zhivyyh> (дата обращения: 07.03.2023).
157. Карпеня, Г. М. Повреждения озимой пшеницы заморозками на разных стадиях развития / Г. М. Карпеня // Наше сельское хозяйство. – 2020. – № 3. – С. 66–72.
158. Карпеня, Г. М. Повреждения озимой пшеницы заморозками на разных стадиях развития / Г. М. Карпеня // ГлавАгроном. – 2021. – URL: <https://glavagronom.ru/articles/povrezhdeniya-ozimoy-pshenicy-zamorozkami-na-raznyh-stadiyah-razvitiya> (дата обращения: 31.03.2023).
159. Кейтс, М. Техника липидологии: Выделение, анализ и идентификация липидов / М. Кейтс. – М. : Мир, 1975. – 322 с.
160. Кизель, А. Р. Химия протоплазмы / А. Р. Кизель. – М. – Л. : Изд-во Акад. наук СССР, 1940. – 624 с.
161. Кислюк, И. М. Влияние света на повреждение листьев *Cucumis sativus* во время охлаждения / И. М. Кислюк // Доклады АН СССР. – 1964. – Т. 158, № 6. – С. 1434–1436.
162. Кичигин, А. А. К вопросу о возможных приемах повышения устойчивости всходов яровых зерновых культур против весенних заморозков / А. А. Кичигин // Доклады АН СССР. – 1953. – Т. 68, № 1. – С. 153–156.
163. Клотц, И. Вода / И. Клотц // Горизонты биохимии. – М. : Мир, 1964. – С. 399–419.
164. Княгиничев, М. И. Биохимия пшеницы / М. И. Княгиничев // Биохимия культурных растений. – М. – Л., 1958. – Т. 1 : Хлебные и крупяные культуры. – С. 5–164.
165. Коваль, А. Ф. Холодостойкость и устойчивость к заморозкам растений кукурузы в ранневесенний период / А. Ф. Коваль // Труды аспирантов и молодых научных сотрудников ВНИИР. – Л., 1966. – Т. 7 (11). – С. 133–138.

166. Ковда, В. А. Основы учения о почвах. Общая теория почвообразования / В. А. Ковда. – М. : Наука, 1973. – 474 с.
167. Козлов, С. Н. Вредители и болезни сельскохозяйственных культур. Многоядные вредители и вредители плодовых и ягодных культур : учеб.-метод. пособие / С. Н. Козлов. – Горки : БГСХА, 2017. – 92 с.
168. Козьмина, Н. П. Пшеница и оценка ее качества / Н. П. Козьмина, Л. Н. Любарский. – М. : Колос, 1968. – 468 с.
169. Козьмина, Н. П. Биохимия зерна и продуктов его переработки / Н. П. Козьмина, В. Л. Кретович. – М. : Заготиздат, 1950. – 359 с.
170. Кокина, С. И. Влияние предпосевного наклеивания и солевой обработки семян пшеницы на скорость прорастания их и холодоустойчивость всходов / С. И. Кокина // Труды научно-производственной конференции по сельскому хозяйству Карело-Финской ССР. – Петрозаводск, 1947.
171. Колоша, О. И. Синтез белка при отрицательных температурах у различных по морозостойкости сортов озимой пшеницы / О. И. Колоша, О. В. Петрова, П. С. Мишустина // Доклады АН УССР. – 1978. – Серия Б ; № 10. – С. 938–941.
172. Комулайнен, А. А. Влияние заморозков на некоторые показатели водного режима растений / А. А. Комулайнен, Л. А. Кучно // Тезисы докладов научной конференции института биологии Петрозаводского университета. – Петрозаводск, 1967. – С. 7.
173. Корецкая, Т. Ф. Влияние обезвоживания на способность тканей *Vicia faba* окислять глютаминовую кислоту / Т. Ф. Корецкая, В. Н. Жолкевич // Физиология. – 1964. – Т. 11, вып. 1. – С. 67–92.
174. Коровин, А. И. Влияние заморозков в разные фазы развития на урожай сельскохозяйственных растений / А. И. Коровин, А. М. Петров, С. Р. Попов // Тезисы докладов Второй конференции физиологии и биохимии Сибири и Дальнего Востока. – Иркутск, 1904. – С. 46–47.
175. Коровин, А. И. Влияние осенних заморозков на урожай и посевные качества семян яровой пшеницы в зависимости от условий, предшествующих заморозку / А. И. Коровин, В. А. Горбунова, О. П. Родченко // Труды Института экспериментальной медицины. – 1975. – Вып. 4 (48). – С. 76–85.
176. Коровин, А. И. О последствии заморозков на конечный урожай растений / А. И. Коровин, С. Р. Попов // Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия биолого-медицинских наук. – 1967. – № 15, вып. 3. – С. 61–69.
177. Коровин, А. И. Об отношении растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути повышения их холодо- и заморозкоустойчивости / А. И. Коровин // Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения. – М., 1969. – С. 5–15.
178. Коровин, А. И. Осенне-весенние условия погоды и урожай озимых / А. И. Коровин, Е. В. Мамаев, В. М. Мокиевский. – Л., 1977. – 160 с.
179. Коровин, А. И. Последствие весенних заморозков на водный режим растений / А. И. Коровин, А. К. Винтер // Сельскохозяйственная биология. – 1968. – Т. 3, № 4. – С. 550–555.
180. Коровин, А. И. Проблема зависимости урожая сельскохозяйственных культур от заморозков и ее экспериментальное решение в агрометеорологии / А. И. Коровин // Труды Института экспериментальной метеорологии. Серия: Сельскохозяйственная метеорология. – 1975. – Вып. 4 (48). – С. 3–9.
181. Коровин, А. И. Работы по устойчивости растений к низким температурам и заморозкам / А. И. Коровин // Информационный бюллетень Координационного регионального совета по физиологии и биохимии растений в зоне Сибирь – Дальний Восток. – Иркутск, 1966. – Вып. 1. – С. 38.

182. Коровин, А. И. Современные проблемы агрометеорологии в решении задач селекции и растениеводства / А. И. Коровин // *Сельскохозяйственная биология*. – 1979. – Т. 14, № 3. – С. 297–305.
183. Косулина, Л. Г. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды / Л. Г. Косулина, Э. К. Луценко, В. А. Аксенова. – Ростов н/Д: Изд-во Ростов. ун-та, 1993. – 240 с.
184. Кошкин, Е. И. Патофизиология сельскохозяйственных культур / Е. И. Кошкин. – М.: РГ-Пресс, 2022. – 304 с.
185. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур / Е. И. Кошкин. – М.: Дрофа, 2010. – 638 с.
186. Красавцев, О. А. Состояние воды в растениях в связи с их морозостойкостью / О. А. Красавцев // *Конференция по физиологической устойчивости растений*. – Киев, 1968. – С. 72–74.
187. Красавцев, О. А. Флуоресценция клеток некоторых северных древесных растений в связи с их морозоустойчивостью / О. А. Красавцев // *Клетка и температура среды*. – М. – Л.: Наука, 1964. – С. 29–35.
188. Красновский, С. Влияние весеннего холода/мороза на развитие и урожайность кукурузы / С. Красновский // *Latifundist*. – 2017. – URL: <https://latifundist.com/blog/read/1798-vliyanie-vesennego-holodamoroza-na-razvitie-i-urozhajnost-kukuruzu> (дата обращения: 31.03.2023).
189. Крафтс, А. Вода и ее значение в жизни растений / А. Крафтс, Х. Карриер, К. Стокинг. – М.: ИЛ, 1951. – 388 с.
190. Кузнецов, Вл. В. Физиология растений : учеб. / Вл. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. – Изд. 2-е, перераб. и доп. – М.: Высш. шк., 2006. – 742 с.
191. Кузьмичев, Е. П. Болезни и вредители в лесах России : справ. : в 3 т. / Е. П. Кузьмичев, Э. С. Соколова, Е. Г. Мозолевская. – М.: ВНИИЛМ, 2004. – Т. 1 : Болезни древесных растений – 120 с.
192. Кулешов, Н. Н. Влияние повреждения зерна пшеницы и ржи заморозками на его посевные качества / Н. Н. Кулешов, Г. А. Корниенко, В. М. Волкова // *Известия Восточно-Сибирского сельскохозяйственного института*. – 1935. – Вып. 1. – С. 3–49.
193. Кулик, М. С. Методическое пособие по составлению долгосрочных агрометеорологических прогнозов средней областной урожайности озимых зерновых в Нечерноземной зоне / М. С. Кулик. – М.: Гидрометеиздат, 1971. – 24 с.
194. Куперман, Ф. М. Биологический контроль за развитием растений на метеорологических станциях / Ф. М. Куперман, Ю. И. Чирков. – Л.: Гидрометеиздат, 1970. – 146 с.
195. Куперман, Ф. М. Выпревание озимых культур / Ф. М. Куперман, В. А. Моисейчик. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 168 с.
196. Куперман, Ф. М. Зимостойкость районированных в СССР сортов пшениц в условиях бесснежья, нормального и избыточного снежного покрова / Ф. М. Куперман, В. И. Моисейчик, М. С. Быкова // *Труды научной конференции Московского государственного университета*. – М.: МГУ, 1975. – С. 210–222.
197. Куперман, Ф. М. Методическое пособие по оценке состояния озимых культур в осенне-зимне-весенний период методом биологического контроля / Ф. М. Куперман, В. И. Моисейчик. – М.: Гидрометеиздат, 1973. – 20 с.
198. Куперман, Ф. М. Основные этапы развития и роста злаков / Ф. М. Куперман // *Вести Московского государственного университета*. – 1955. – Вып. 1.
199. Куперман, Ф. М. Физиология устойчивости пшеницы / Ф. М. Куперман // *Физиология сельскохозяйственных растений*. – М.: МГУ, 1969. – С. 401–500.

200. Курганов, А. Л. Взаимосвязь физиологических процессов в растении / А. Л. Курганов // Тимирязевские чтения. – 1960. – Вып. 20. – С. 44.
201. Курганов, А. Л. Влияние температуры на обратимое действие инвертазы в растениях в связи с их холодо- и морозоустойчивостью / А. Л. Курганов, Н. Н. Крюкова, А. С. Миронова // Известия АН СССР. Серия биологическая. – 1939. – № 1. – С. 51–56.
202. Курганов, А. Л. К вопросу о формах подвижных сахаров в проводящей системе сахарной свеклы / А. Л. Курганов, М. В. Туркина // Доклады АН СССР. – 1954. – Т. 95, № 4. – С. 885–888.
203. Курец, В. К. Иркутский фитотрон / В. К. Курец. – Новосибирск : Наука, 1974. – 96 с.
204. Курец, В. К. О переохлаждении воды в тканях листа растения кукурузы при искусственных заморозках / В. К. Курец // Информационный бюллетень Координационного регионального совета по физиологии и биохимии растений в зоне Сибирь – Дальний Восток. – Иркутск, 1970. – Вып. 8. – С. 65–67.
205. Курец, В. К. Образование льда в листьях кукурузы при естественных и искусственных заморозках / В. К. Курец // Информационный бюллетень Координационного регионального совета по физиологии и биохимии растений в зоне Сибирь – Дальний Восток. – Иркутск, 1969. – Вып. 4. – С. 45.
206. Курец, В. К. Прибор для измерения, записи и регулирования температуры / В. К. Курец, Г. Л. Зельберг, И. А. Буренков // Информационный бюллетень Координационного регионального совета по физиологии и биохимии растений в зоне Сибирь – Дальний Восток. – Иркутск, 1966. – Вып. 1. – С. 55–56.
207. Курец, В. К. Установки искусственного климата для опытов с растениями / В. К. Курец. – М. : Наука, 1969. – 134 с.
208. Курмангалин, Н. А. Влияние заморозков в период налива яровой пшеницы на качество и всхожесть зерна / Н. А. Курмангалин // Записки Ленинградского сельскохозяйственного института. – 1956. – Вып. 2. – С. 28–32.
209. Лебедев, С. И. Физиология растений / С. И. Лебедев. – М. : Агропромиздат, 1988. – 544 с.
210. Лебединцева, Е. В. Опыт изучения водоудерживающей способности у растений в связи с их засухо- и морозоустойчивостью / Е. В. Лебединцева // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1930. – Т. 23, вып. 2. – С. 40.
211. Левит, Дж. Роль SH- и SS-групп в резистентности клеток к высоким и низким температурам // Клетка и температура среды. – М. – Л. : Наука, 1964. – С. 180–184.
212. Личикаки, В. М. Перезимовка озимых культур / В. М. Личикаки. – М. : Колос, 1974. – 208 с.
213. Лозина-Лозинский, Л. К. К вопросу о способности некоторых живых систем переносить внутриклеточное образование льда / Л. К. Лозина-Лозинский // Реакция клеток и их белковых компонентов на экстремальные воздействия. – М. – Л. : Наука, 1966. – С. 33–50.
214. Ломагин, А. Г. Влияние света на устойчивость растительных клеток к повреждению / А. Г. Ломагин // Успехи современной биологии. – 1969. – Т. 67, вып. 1. – С. 147–163.
215. Луценко, А. Саженец яблони подмерз и другие проблемы из-за холодов: как восстановить дерево / А. Луценко // На Яблоне. – 2022. – URL: <https://nayaablone.ru/posadka-i-uhod/sazhenets-yabloni-podmerz> (дата обращения: 14.03.2023).
216. Луцеская, Г. М. Распространение токоферолов в природе / Г. М. Луцеская // Витамины. – Т. 4. – М., 1958. – С. 96.

217. Магницкий, К. П. Диагностика питания растений по их внешнему виду / К. П. Магницкий // *Агрохимические методы исследования почв*. – 3-е изд. – М., 1960.
218. Магницкий, К. П. Диагностика потребности растений в удобрениях / К. П. Магницкий. – М. : Моск. рабочий, 1972. – 271 с.
219. Магницкий, К. П. Контроль питания полевых и овощных культур / К. П. Магницкий. – М., 1964. – 303 с.
220. Мадреимов, А. Липиды и их жирнокислотный состав в зерне пшеницы / А. Мадреимов // *Физиология и биохимия культурных растений*. – 1976. – Т. 2, вып. 8. – С. 178–181.
221. Майснер, А. Д. Жизнь растений в неблагоприятных условиях / А. Д. Майснер. – Минск : Выш. шк., 1981. – 96 с.
222. Максимов, Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений : в 2 т. / Н. А. Максимов. – М. : АН СССР, 1952. – Т. 2 : Зимостойкость растений. – 294 с.
223. Мацков, Ф. Ф. Новый скорый метод распознавания живых, мертвых и поврежденных тканей зеленого растения / Ф. Ф. Мацков // *Доклады АН СССР*. – 1936. – Т. 1, вып. 6. – С. 107–110.
224. Мелик-Саркисян, С. С. Сравнительные свойства белков цитоплазмы и растворимых белков хлоропластов высших растений / С. С. Мелик-Саркисян, И. М. Сисакян, Э. Н. Светайло // *Биохимия*. – 1962. – Т. 27, вып. 6. – С. 1047–1053.
225. Мельцер, Р. О применении метода морфофизиологического анализа в исследованиях продуктивности сортов пшеницы / Р. Мельцер, В. И. Пономарев // *Вестник Московского государственного университета. Серия: Биология и почвоведение*. – 1967. – № 6. – С. 6–11.
226. Метлякова, А. Д. Влияние заморозков на репродуктивные органы яровой пшеницы в различные этапы их онтогенеза / А. Д. Метлякова // *Физиолого-биохимические и экологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды : Всесоюз. совещание*. – Иркутск, 1977. – С. 80–86.
227. Метлякова, А. Д. Действие заморозков на репродуктивные органы яровой пшеницы / А. Д. Метлякова // *Научные доклады вузов. Серия: Биологические науки*. – 1970. – № 11. – С. 61–65.
228. Метлякова, А. Д. О характере и некоторых причинах повреждения заморозком зачаточного колоса пшеницы / А. Д. Метлякова, А. Д. Винтер, А. И. Коровин // *Сельскохозяйственная биология*. – 1972. – Т. 7, вып. 2. – С. 268–275.
229. Мироновские пшеницы / В. Н. Ремесло, М. А. Говорун, А. И. Суховещкий [и др.]. – М. : Колос, 1976. – 288 с.
230. Митохондрия // *Википедия*. – URL: <https://ru.wikipedia.org/wiki/Митохондрия> (дата обращения: 05.04.2023).
231. Моисейчик, В. А. Агрометеорологические условия и перезимовка озимых культур / В. А. Моисейчик. – Л. : Гидрометеониздат, 1975. – 295 с.
232. Моисейчик, В. А. Влияние агрометеорологических условий на состояние колнуса нарастания у озимых зерновых культур зимой / В. А. Моисейчик // *Проблемы индивидуального развития сельскохозяйственных растений : рефераты докладов Всесоюз. симпозиума*. – Одесса – Москва : ВАСХНИЛ, 1972. – С. 192–193.
233. Моисейчик, В. А. Значение для перезимовки озимых культур степени развития растений осенью / В. А. Моисейчик // *Метеорология и гидрология*. – 1966. – № 5. – С. 26–31.
234. Моисейчик, В. А. Методика агроклиматического районирования условий перезимовки зерновых озимых культур / В. А. Моисейчик // *Труды Гидрометцентра СССР*. – 1973. – Вып. 130. – С. 18–33.

235. Моисейчик, В. А. Методические указания по составлению долгосрочного прогноза выпревания озимых зерновых культур / В. А. Моисейчик. – М. : Гидрометеоиздат, 1971. – 40 с.
236. Моисейчик, В. А. Методы составления долгосрочных агрометеорологических прогнозов перезимовки озимых культур на территории областей, республик и в целом по СССР / В. А. Моисейчик. – М. : Гидрометеоиздат, 1972. – 104 с.
237. Моисейчик, В. А. О пространственной изменчивости минимальной температуры почвы на глубине залегания узла кушения озимых культур / В. А. Моисейчик // Труды Гидрометцентра СССР. – 1968. – Вып. 85. – С. 33–46.
238. Моисейчик, В. А. Оценка условий перезимовки озимых культур на юго-востоке Европейской территории СССР / В. А. Моисейчик // Труды Центрального института прогнозов. – 1955. – Вып. 41 (68). – С. 3–20.
239. Моисейчик, В. А. Точность агрометеорологических наблюдений и оправдываемость прогнозов перезимовки озимых культур / В. А. Моисейчик // Труды Гидрометцентра СССР. – 1968. – Вып. 14. – С. 3–23.
240. Моисейчик, В. А. Характеристика состояния озимых культур зимой по результатам отращивания проб растений / В. А. Моисейчик // Труды Гидрометцентра СССР. – 1973. – Вып. 130. – С. 51–66.
241. Мэзия, Д. Митоз и физиология клеточного деления / Д. Мэзия. – М. : Иноиздат, 1963. – 494 с.
242. Навашин, М. С. Методы цитологического исследования для селекционных целей / М. С. Навашин. – М. – Л. : Сельхозгиз, 1936. – 363 с.
243. Насонов, Д. Н. Реакция живого вещества на внешние воздействия / Д. Н. Насонов, В. Я. Александров. – М. – Л. : Изд-во АН СССР, 1940. – 252 с.
244. Незговоров, Л. А. Действие низких температур и патогенной почвенной микрофлоры на поглощение воды теплолюбивыми растениями / Л. А. Незговоров, А. К. Соловьев // Физиология растений. – 1965. – Т. 12, вып. 3. – С. 500–515.
245. Незговоров, Л. А. Последствие переохлаждения на проростки теплолюбивого растения / Л. А. Незговоров, А. К. Соловьев, Л. И. Родима // Физиологические основы устойчивости растений к заморозкам и пониженным температурам: второй Всесоюз. симпозиум. – Петрозаводск, 1971. – С. 84.
246. Неинфекционная болезнь // Пестициды. – 2020. – URL: https://www.pesticidy.ru/dictionary/non_communicable_disease (дата обращения: 02.03.2023).
247. Нейфах, С. А. Динамические структурные и генетические факторы интеграции обмена / С. А. Нейфах // Механизмы интеграции клеточного обмена. – Л. : Наука, 1967. – С. 9–65.
248. Ненайденко, Г. Н. Стабилизация почвенного плодородия и урожайности при ограниченных экономических возможностях / Г. Н. Ненайденко, В. В. Гусев. – Владимир, 2007. – С. 121–125.
249. Неницеску, К. Д. Органическая химия : в 2 т. / К. Д. Неницеску ; пер. с румын. Л. Бырлядяну, под ред. акад. М. И. Кабачника. – М. : Иноиздат, 1963. – Т. 2. – 1047 с.
250. Нечаев, А. П. Липиды зерновых культур и их изменения при хранении и переработке зерна : автореф. дис. ... д-ра техн. наук : 370 / Нечаев Андрей Петрович ; Моск. технол. ин-т пищ. пром-сти. – М., 1971. – 70 с.
251. Николаевский, В. С. Биологические основы газоустойчивости растений / В. С. Николаевский. – Новосибирск : Наука, 1979. – 275 с.
252. Новиков, В. А. Некоторые особенности стадийного развития растений и образование новых форм у хлебных злаков / В. А. Новиков // Агробиология. – 1953. – № 4.

253. Новицкая, Г. В. Методическое руководство по тонкослойной хроматографии фосфолипидов / Г. В. Новицкая. – М. : Наука, 1972. – 63 с.
254. Нюппиева, К. А. Влияние закаливания на устойчивость растений картофеля к действию заморозка / К. А. Нюппиева, Л. В. Маркова // Биологические проблемы Севера : 7-й симпозиум. – Петрозаводск, 1976. – С. 134.
255. Нюппиева, К. А. Некоторые особенности фотосинтетического аппарата видов картофеля, различных по устойчивости к низким температурам / К. А. Нюппиева // Конференция по физиологии устойчивости растений. – Киев, 1968. – С. 139–141.
256. О методике изучения заморозкоустойчивости растений / Н. П. Будыкина [и др.] // Физиологические основы устойчивости растений к заморозкам и пониженным температурам : второй Всесоюз. симпозиум. – Петрозаводск, 1971. – С. 84–86.
257. О некоторых закономерностях влияния низких температур почвы и заморозков на минеральное питание растений и роль отдельных элементов питания в холодо- и заморозкоустойчивости / А. И. Коровин [и др.] // Информационный бюллетень Координационного регионального совета по физиологии и биохимии растений в зоне Сибирь – Дальний Восток. – Иркутск, 1960. – Вып. 1. – С. 37–38.
258. О последствии заморозков на конечную продуктивность сельскохозяйственных растений / А. И. Коровин [и др.] // Метеорология и гидрология. – 1968. – № 9. – С. 75–85.
259. О роли элементов минерального питания в снижении и повышении устойчивости растений к заморозкам / А. И. Коровин [и др.] // Конференция по физиологической устойчивости растений. – Киев, 1968. – С. 115–116.
260. Общая фитопатология : учеб. / К. В. Попкова, В. А. Шкаликов, Ю. М. Стройков [и др.]. – М. : Дрофа, 2009. – 320 с.
261. Общее мерзотоведение / М. И. Сумгин, С. П. Качурин, Н. И. Толстихин [и др.]. – М. : Изд-во АН СССР, 1940. – 340 с.
262. Овчаров, К. Е. Витамины растений / К. Е. Овчаров. – Изд. 2-е. – М. : Колос, 1969. – 328 с.
263. Опасное агрометеорологическое явление «выпревание» // ФГБУ «УГМС Республики Татарстан». – 2023. – URL: <http://www.tatarmeteo.ru/ru/novosti/opasnoe-agrometeorologicheskoe-yavlenie-%C2%ABvyiprevanie%C2%BB.html> (дата обращения: 09.03.2023).
264. Опасность тропосферного озона для здоровья и окружающей среды // Uchet-jkh. – 2023. – URL: <https://uchet-jkh.ru/i/opasnost-troposfernogo-ozona-dlya-zdorovya-i-okruzhayushhei-sredy> (дата обращения: 14.02.2024).
265. Орлов, А. Уплотнение почвы / А. Орлов // Farming. – 2023. – URL: <https://farming.org.ua/уплотнение%20почвы%20сельское%20хозяйство.html> (дата обращения: 16.02.2024).
266. Оценка устойчивости к заморозкам сортов и гибридов яровой пшеницы с использованием полевой камеры заморозков / О. П. Родченко [и др.] // Вопросы повышения продуктивности зерновых культур. – Иркутск, 1974. – С. 124.
267. Павлинова, О. А. Использование хроматографии на бумаге для количественного определения сахаров в растительном материале / О. А. Павлинова // Хроматография, ее теория и применение. – М. – Л. : Наука, 1960. – С. 426–432.
268. Павлинова, О. А. Кислоторастворимые нуклеотиды и фосфорилированные сахара проводящих тканей сахарной свеклы / О. А. Павлинова, Т. П. Афанасьева // Физиология растений. – 1962. – Т. 9, вып. 2. – С. 133–141.
269. Паницкий, В. В. Влияние весенних заморозков на содержание пигментов в листьях и конечный урожай растений / В. В. Паницкий, А. И. Коровин // Устойчивость

растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения. – М. : Наука, 1969. – С. 115–120.

270. Паницкий, В. В. Влияние заморозков на зерно пшеницы в начале восковой спелости / В. В. Паницкий // Физиологические основы повышения устойчивости растений и полевой всхожести семян в Сибири. – М. : Наука, 1967. – С. 35–49.

271. Паницкий, В. В. Действие осенних заморозков на семена зерновых культур / В. В. Паницкий // Сельскохозяйственное производство Сибири и Дальнего Востока. – 1965. – № 9. – С. 26–30.

272. Пересыпка, В. Готовим рапс к перезимовке! / В. Пересыпка // ГлавАгроном. – 2021. – URL: <https://glavagronom.ru/articles/gotovim-raps-k-perezimovke> (дата обращения: 09.03.2023).

273. Переуплотнение почвы и потеря плодородия // Аграр. сектор. – 2018. – URL: <https://agrosector.kz/agricultural-science/pereuplotnenie-pochvy-i-poterya-plodородiya.html> (дата обращения: 16.02.2024).

274. Перцев, П. А. Влияние предварительной закалки на морозоустойчивость яровых культур в условиях Татарской республики / П. А. Перцев // Вести гидрометслужбы. – Вып. 6. – 1933.

275. Петербургский, А. В. Практикум по агрономической химии : учеб. пособие / А. В. Петербургский. – 6-е изд., испр. и доп. – М. : Колос, 1968. – 496 с.

276. Петин, Н. С. Водный режим и обмен веществ растений в связи с устойчивостью их к неблагоприятным факторам среды / Н. С. Петин, Н. И. Харанян // Конференция по физиологии устойчивости растений. – Киев, 1968. – С. 134–135.

277. Петин, Н. С. Последствие высоких температур на фосфорный обмен в растениях / Н. С. Петин, И. И. Размаев // Известия АН СССР. Серия: Биологические науки. – 1962. – Вып. 1. – С. 106–111.

278. Петрова, Л. Р. Влияние заморозков на формирование репродуктивных органов яровой пшеницы / Л. Р. Петрова, С. Н. Дроздов // Ботанический журнал. – 1963. – Т. 48, № 16. – С. 1097–1107.

279. Петунин, И. М. Методика составления прогноза условий перезимовки озимой пшеницы и ржи / И. М. Петунин // Сборник методических указаний по анализу и оценке сложившихся и ожидаемых агрометеорологических условий. – Л. : Гидрометеиздат, 1957. – С. 105–129.

280. Плющиков, В. Г. Современные методы защиты сельскохозяйственных культур при стихийных бедствиях и чрезвычайных ситуациях природного характера : учеб. пособие / В. Г. Плющиков. – М. : РУДН, 2008. – 285 с.

281. Полагин, Э. Г. Расчет на ЭВМ термического режима почвы для оценки перезимовки озимых культур / Э. Г. Полагин, В. А. Моисейчик // Труды Гидрометцентра СССР. – 1976. – Вып. 174. – С. 33–45.

282. Полевой, В. В. Физиология растений : учеб. / В. В. Полевой. – М. : Высш. шк., 1989. – 464 с.

283. Пономаренко, В. Уход за земляникой весной / В. Пономаренко // Газета «Садовод». – URL: <https://gazetasadovod.ru/garden/zemljajnika/6039-uhod-za-sadovoy-zemlyanikoy-vesnoy.html> (дата обращения: 09.03.2023).

284. Попов, С. Р. Влияние заморозков на поглощение минерального азота растениями / С. Р. Попов // Конференция по физиологии устойчивости растений. – Киев, 1968. – С. 134–135.

285. Попов, С. Р. Особенности в азотном обмене в растениях при заморозках / С. Р. Попов // Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения. – М., 1969. – С. 196–203.

286. Практическое руководство по интенсивной технологии возделывания озимой пшеницы / А. Т. Гуленко [и др.]. – М. : Агропромиздат, 1985. – 64 с.
287. Привалов, П. Л. Вода, ее роль в биологических системах / П. Л. Привалов // Биофизика. – 1968. – Т. 19, вып. 1. – С. 163–177.
288. Проценко, Д. Ф. Зимостойкость зерновых культур / Д. Ф. Проценко, П. А. Власюк, О. И. Колоша. – М. : Колос, 1969. – 383 с.
289. Пухальский, А. В. Повреждение озимых хлебов грибом склеротиния / А. В. Пухальский // Социалистическое растениеводство. – 1937. – № 21. – С. 53–61.
290. Пыйклик, К. М. Агрометеорологические условия перезимовки озимых зерновых культур на территории Эстонской ССР / К. М. Пыйклик // Сборник работ Таллинской ГМО. – 1964. – Вып. 2. – С. 43–69.
291. Размаев, И. И. Последствие заморозков на растения / И. И. Размаев, С. Р. Попов // Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия биолого-медицинских наук. – 1965. – № 2. – С. 12–129.
292. Разумова, Л. А. Руководство по контролю при обработке наблюдений над влажностью и промерзанием почвы / Л. А. Разумова. – Л. : Гидрометеиздат, 1955. – 30 с.
293. Разумовский, А. Г. Посевные и технологические свойства морозобойного зерна / А. Г. Разумовский, Е. И. Заботина // Труды Красноярского научно-исследовательского института сельского хозяйства. – 1969. – Т. 5. – С. 18–22.
294. Рапопорт, С. М. Медицинская биохимия : учеб. пособие / С. М. Рапопорт. – М. : Медицина, 1966. – 892 с.
295. Регуляторы роста на озимом и яровом рапсе // 2022. – Август. – URL: <https://blog.avgust.com/dlya-chego-nuzhny-regulyatory-rosta-na-rapse-vesnoy> (дата обращения: 09.03.2023).
296. Результаты мониторинга поврежденных градом посевов сои // Киберленинка. – 2021. – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/rezultaty-monitoringa-povrezhdennyh-gradom-posenov-soi> (дата обращения: 21.02.2024).
297. Реймерс, Ф. Э. Прорастание семян и температура / Ф. Э. Реймерс, М. Э. Илли. – Новосибирск : Наука, 1978. – 168 с.
298. Ржавитин, В. Н. Устойчивость различных сортов льна к весенним заморозкам и влияние последних на рост, развитие и урожай льна / В. Н. Ржавитин // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1935. – Т. 5, № 6. – С. 227–234.
299. Родионов, В. С. Роль липидов в адаптации и повреждении растений при воздействии низких температур / В. С. Родионов // Биологические проблемы Севера : 7-й симпозиум. – Петрозаводск, 1976. – С. 151–152.
300. Родченко, О. П. Оценка реализации возможностей генотипа в реакциях приспособления растений к неблагоприятным условиям среды / О. П. Родченко // Физиолого-биохимические и экологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды. – Иркутск, 1977. – С. 14–18.
301. Роль относительной влажности воздуха в повреждении растений искусственным заморозком / В. К. Курец [и др.] // Информационный бюллетень Координационного регионального совета по физиологии и биохимии растений в зоне Сибирь – Дальний Восток. – Иркутск, 1968. – Вып. 5. – С. 51–55.
302. Романова, Л. Н. Зимостойкость озимых культур и физиологические основы ее обуславливающие : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук : 06.00.00 / Романова Лариса Николаевна ; Всесоюз. с.-х. ин-т заоч. образования. – М., 1966. – 23 с.
303. Роскин, Г. И. Изoeлектрические пункты клеток и их изменение в норме, развитии и патологии / Г. И. Роскин // Успехи современной биологии. – 1946. – Т. 22, вып. 2. – С. 247.

304. Руководство к практическим занятиям по селекции и семеноводству полевых культур : учеб. пособие / под ред. А. П. Горина. – М. : Сельхозгиз, 1963. – 575 с.
305. Румшицкий, Л. З. Математическая обработка результатов эксперимента / Л. З. Румшицкий. – М. : Наука, 1971. – 192 с.
306. Рыбакова, М. И. Динамика олигосахаридов как косвенный показатель степени зимостойкости сортов озимой пшеницы и ржи / М. И. Рыбакова // Научные труды Научно-исследовательского института сельского хозяйства центральных районов Нечерноземной зоны. – 1970. – Вып. 25, т. 1. – С. 118–127.
307. Рыжов, И. А. Изменения в химическом составе листьев и стеблей кукурузы под влиянием заморозка / И. А. Рыжов // Тезисы докладов научной конференции по рациональному кормлению и содержанию продуктивных животных. – М., 1956. – Вып. 3. – С. 32–34.
308. Сабинин, Д. А. Физиологические основы питания растений / Д. А. Сабинин. – М. : Изд-во АН СССР, 1955. – 478 с.
309. Сальникова, Н. И. Типы заморозков с учетом сопутствующих им температур в условиях различной континентальности климата / Н. И. Сальникова // Труды Института экспериментальной медицины. – 1975. – Вып. 4 (48). – С. 187–193.
310. Самыгин, Г. А. Микроскопические наблюдения над замораживанием срезов / Г. А. Самыгин, Н. М. Матвеева // Физиология устойчивости растений (морозоустойчивость, засухоустойчивость, солеустойчивость). – М. : Изд-во АН СССР, 1960. – С. 31–39.
311. Самыгин, Г. А. О причинах гибели растений от мороза / Г. А. Самыгин // Журнал общей биологии. – 1955. – Т. 16, № 1. – С. 23–36.
312. Самыгин, Г. А. Обезвоживание протоплазмы как одна из причин гибели клеток при внеклеточном образовании льда / Г. А. Самыгин // Клетка и температура среды. – М. – Л. : Наука, 1964. – С. 35–42.
313. Сапегин, А. А. Детерминационные периоды развития колоса пшеницы и их значение для определения сроков подкормки / А. А. Сапегин // Известия АН СССР. – 1940. – № 4. – С. 89.
314. Сафин, М. К. Формирующееся семя как физиологическая система / М. К. Сафин // Труды аспирантов и молодых научных сотрудников ВИА. – Л., 1960.
315. Свешникова, В. М. Осмотическое давление растений Восточного Памира в период осенних заморозков / В. М. Свешникова // Известия Таджикского филиала АН СССР. – 1944. – № 8. – С. 44–63.
316. Селин – растение пустыни // Vsegda-pomnim. – URL: <https://vsegda-pomnim.com/pustyni/11041-selin-rastenie-pustyni-56-foto.html> (дата обращения: 13.04.2023).
317. Сельскохозяйственная энциклопедия (Ж – К) / редкол.: П. П. Лобанов (гл. ред.) [и др.]. – Изд. третье, перераб. – М. : Гос. изд-во с.-х. лит., 1951. – Т. 2. – 624 с.
318. Сент-Дьерди, А. Введение в субмолекулярную биологию / А. Сент-Дьерди ; пер. с англ. Л. А. Тумермана. – М. : Наука, 1964. – 169 с.
319. Сирвидас, А. П. Измерение температуры растений в микроклиматических и физиологических исследованиях / А. П. Сирвидас, В. И. Юшка. – Каунас : Лит. НИИ лес. хоз-ва, 1973. – 34 с.
320. Сисакян, Н. М. Суточный ритм осмотического давления клеточного сока и его связь с ферментативным синтезом и распадом сахара / Н. М. Сисакян, А. М. Кобякова, Н. А. Васильева // Биохимия. – 1946. – Т. 11, вып. 5. – С. 413–421.
321. Скулачев, В. П. Кислород в живой клетке: добро и зло / В. П. Скулачев // Соросовский образовательный журнал. – 1996. – № 3. – С. 4–10.
322. Смирнов, Н. В. Краткий курс математической статистики для технических приложений : учеб. пособие / Н. В. Смирнов, И. В. Дунин-Барковский. – М. : Гос. изд-во физ.-мат. лит., 1959. – 436 с.

323. Смит, О. Биологическое действие замораживания и переохлаждения / О. Смит. – М. : Изд-во ин. лит., 1963. – 568 с.
324. Современное естествознание: энциклопедия : в 10 т. / гл. ред. В. Н. Сойфер. – М. : МагистрПресс, 2000. – Т. 2 : Общая биология / ред. Ю. П. Алтухов. – 2000. – 343 с.
325. Соколова, Е. Энзимо-микозное истощение семян (ЭМИС) – актуальность, патологический процесс / Е. Соколова // Direct.farm. – 2022. – URL: <https://direct.farm/post/enzimo-mikoznoye-istoshcheniye-zerna-emis-aktualnost-patologicheskyy-protsess-17454> (дата обращения: 12.02.2024).
326. Солнечные ожоги растений: как сократить потери урожая и его качества // Агроплюс-Груп. – 2021. – URL: <https://agroplus-group.ru/ozhogi-kak-sokratit-poteri-urozhaya-i-ego-kachestva> (дата обращения: 22.02.2024).
327. Соломоновский, Л. Я. Защитные реакции теплолюбивых растений в последствии пониженной температуры : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.00 / Соломоновский Леонид Яковлевич ; Томск. гос. ун-т. – Новосибирск, 1967. – 26 с.
328. Спектров, К. С. К вопросу об определении положения ИЭТ и о возможности диагностики прохождения стадии яровизации по ее смещению / К. С. Спектров // Физиология растений. – 1957. – Т. 4, вып. 2. – С. 209–214.
329. Степанов, В. Н. Характеристика сельскохозяйственных культур по степени их устойчивости к заморозкам / В. Н. Степанов // Современная агрономия. – 1946. – Вып. 4. – С. 82–87.
330. Степановских, А. С. Экология : учеб. / А. С. Степановских. – М. : Юнити-Дана, 2001. – 703 с.
331. Стерины созревающей пшеницы / В. Г. Стоянова [и др.] // Химия природных соединений. – 1975. – № 3. – С. 357–359.
332. Стом, Д. И. Окисление фенолов растительными тканями в экстремальных условиях / Д. И. Стом // Третья конференция физиологов и биохимиков растений Сибири и Дальнего Востока. – Иркутск, 1968. – С. 202–203.
333. Строганов, Б. П. Структура и функции клеток при засолении / Б. П. Строганов, В. В. Кабанов, Н. И. Шевяков. – М. : Наука, 1970. – 318 с.
334. Сулакадзе, Т. С. Количество льда в озимых растениях при различных низких температурах и защитная роль сахаров / Т. С. Сулакадзе // Труды Института физиологии растений АН СССР. – 1945. – Т. 4, вып. 2. – С. 134–146.
335. Сулейманов, И. Г. Структурно-физические свойства протоплазмы и ее компонентов в связи с проблемой морозоустойчивости культурных растений / И. Г. Сулейманов. – Казань, 1964. – С. 139–165.
336. Сухоцкий, М. И. Книга современного садовода / М. И. Сухоцкий. – Минск : МФЦП, 2009. – 258 с.
337. Сысоев, А. Ф. Изменение активности некоторых окислительных ферментов в проростках пшеницы при закаливании их к низким температурам / А. Ф. Сысоев, Т. С. Красная // Доклады АН СССР. – 1967. – Т. 173, № 2. – С. 472–474.
338. Таранец, М. П. Морозостойкость яровой пшеницы на разных фазах развития в Коми АССР / М. П. Таранец // Доклады АН СССР. – Т. 17. – № 5. – 1949.
339. Тарчевский, И. А. Метаболизм растений при стрессе / И. А. Тарчевский. – Казань : Фэн, 2001. – 448 с.
340. Тарчевский, И. А. Сигнальные системы клеток растений / И. А. Тарчевский. – М. : Наука, 2002. – 294 с.
341. Тиунова, К. П. Повышение зимостойкости и урожайности озимой пшеницы на северо-востоке Европейской части СССР / К. П. Тиунова // Агробиология. – 1959. – № 3. – С. 11–16.

342. Трунова, Т. И. Значение сахаров в морозоустойчивости растений озимой пшеницы / Т. И. Трунова // Конференция по физиологии устойчивости растений. – Киев, 1968. – С. 31–32.
343. Труфанов, А. В. Витамины и антивитамины / А. В. Труфанов. – М.: Пищепромиздат, 1950. – 116 с.
344. Туманов, И. И. Вегетирующее и зимостойкое состояние растений / И. И. Туманов // Физиология растений. – 1955. – Т. 2, вып. 3. – С. 283–292.
345. Туманов, И. И. Закаливание северных древесных растений отрицательными температурами / И. И. Туманов, О. А. Красавцев // Физиология растений. – 1959. – Т. 6, вып. 6. – С. 654–667.
346. Туманов, И. И. Основные достижения советской науки в изучении морозостойкости растений / И. И. Туманов // Тимирязевские чтения / АН СССР, Ин-т физиологии растений им. К. А. Тимирязева. – М.: АН СССР, 1951. – 55 с.
347. Туманов, И. И. Роль снежного покрова при перезимовке озимых посевов (выпревание) / И. И. Туманов, И. Н. Бородин, Т. В. Олейникова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1935. – Сер. 3; № 6. – С. 3–57.
348. Туманов, И. И. Современное состояние и очередные задачи физиологии зимостойкости растений / И. И. Туманов // Физиология устойчивости растений. – М., 1960. – С. 5–17.
349. Туманов, И. И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений / И. И. Туманов. – Л.: Сельхозгиз, Ленингр. отд-ние, 1940. – 368 с.
350. Туманов, И. И. Физиология закаливания и морозоустойчивости растений / И. И. Туманов. – М.: Наука, 1979. – 350 с.
351. Тупеневич, С. М. Выпревание озимых хлебов весной / С. М. Тупеневич // Труды ВНИИЭР. – 1966. – Вып. 28. – С. 126–130.
352. Тупеневич, С. М. Отношение сортов озимых пшениц и снежной плесени в связи с их стадийным развитием / С. М. Тупеневич // Вестник защиты растений. – 1940. – № 1–2. – С. 260–267.
353. Тупеневич, С. М. Склеротиния на озимых хлебах в Кировской области и Удмуртской АССР / С. М. Тупеневич // Труды Кировского областного научно-исследовательского института краеведения. – 1939. – № 16. – 33 с.
354. Тюрина, М. М. Исследование морозостойкости растений в условиях высокогорий Памира / М. М. Тюрина // Труды Академии наук Таджикской ССР. – 1957. – Т. 57. – 120 с.
355. Тютерев, С. Л. Неинфекционные болезни растений / С. Л. Тютерев. – СПб.: ВИЗР, 2000. – 26 с.
356. Тютерев, С. Л. Неинфекционные болезни растений и меры борьбы с ними / С. Л. Тютерев. – СПб.: ИПК «Нива», 2012. – 112 с.
357. Тютюнников, Б. И. Химия жиров / Б. И. Тютюнников. – М.: Пищ. пром-сть, 1966. – 632 с.
358. Угаров, Г. С. О физиологической активности льдоподобной формы воды / Г. С. Угаров // О физиолого-биохимических и генетических проблемах Севера. – Якутск, 1971. – С. 6–9.
359. Удовенко, Г. В. Механизмы адаптации растений к стрессам / Г. В. Удовенко // Физиология и биохимия культурных растений. – 1979. – Т. 11, вып. 2. – С. 99–106.
360. Удовенко, Г. В. Солеустойчивость культурных растений / Г. В. Удовенко. – Л.: Колос, 1977. – 216 с.
361. Уланова, Е. С. Агрометеорологические условия и урожайность озимой пшеницы / Е. С. Уланова. – Л.: Гидрометеиздат, 1975. – 302 с.

362. Уланова, Е. С. Методическое пособие по составлению долгосрочного прогноза урожая озимой пшеницы в районах черноземных почв Украины, Северного Кавказа и Молдавии / Е. С. Уланова. – М. : Гидрометеиздат, 1965. – 30 с.
363. Устойчивость растений к переувлажнению / РГАУ – МСХА. – URL: <https://www.activestudy.info/ustojchivost-rastenij-k-pereuvlazhneniyu/>. (дата обращения: 09.02.2024).
364. Федин, М. А. Генетика пшеницы и гетерозис / М. А. Федин. – М. : Колос, 1979. – 205 с.
365. Физиологические основы устойчивости растений : курс лекций / О. А. Зауралов, В. Н. Барышева, В. И. Жидкин [и др.]. – Саранск, 1989. – 44 с.
366. Физиология растений : учеб. / Н. Д. Алехина, Ю. В. Балнокин, В. Ф. Гавриленко [и др.]. – М. : Изд. центр «Академия», 2005. – 640 с.
367. Фролов, И. Н. Влияние низких температур в зоне корней и надземных органов на минеральное питание растений / И. Н. Фролов // Информационный бюллетень Координационного регионального совета по физиологии и биохимии растений в зоне Сибирь – Дальний Восток. – Иркутск, 1908. – Вып. 3. – С. 80–91.
368. Харченко, Л. Накопление жирных кислот в липидах семян высокоолеинового мутанта подсолнечника в процессе созревания / Л. Харченко, К. Солдатов // Физиология и биохимия культурных растений. – 1970. – Т. 8, вып. 5 (44). – С. 508–513.
369. Хебер, У. Биохимические и физиологические аспекты морозоустойчивости растений / У. Хебер // Клетка и температура среды. – М. – Л., 1904. – С. 23–28.
370. Химические и биологические средства защиты сельскохозяйственных культур от вредителей : учеб.-метод. пособие / С. Н. Козлов, П. А. Саскевич, В. П. Дуктов [и др.]. – Горки, 2010. – 292 с.
371. Холодостойкость растений / пер. с англ. Г. Н. Зверевой, М. М. Тюриной ; под ред. Т. А. Самыгина. – М. : Колос, 1983. – 318 с.
372. Хроматография в тонких слоях / Э. Шталь, Д. Вальди, Х. Генсхрит [и др.]. – М. : Мир, 1965. – 508 с.
373. Хромов, Н. В. Как защитить растения от выпревания, уберечь семена, деревья и озимые культуры / Н. В. Хромов // Антонов сад. – 2020. – URL: <https://antonovsad.ru/kak-zashchitit-rasteniya-ot-vyprevaniya-3589> (дата обращения: 09.03.2023).
374. Церлинг, В. В. Диагностика питания растений по химическому анализу / В. В. Церлинг // Агрохимические методы исследования почв. – 4-е изд. – М., 1965.
375. Чагин, М. М. Автоматизированное решение геологических задач классификации. Математические методы исследований в геологии / М. М. Чагин. – М., 1979. – 51 с.
376. Чем опасны весенние заморозки для плодовых культур // FloweryVale. – URL: <http://floweryvale.ru/garden-plants/what-is-the-danger-of-spring-frost-for-fruit-crops.html> (дата обращения: 03.04.2023).
377. Черныш, В. О кристаллизации переохлажденной воды / В. О. Черныш // Метеорология и гидрология. – 1937. – № 4–5. – С. 119–123.
378. Чижов, Г. В. К вопросу о переохлаждении и кристаллизации воды в различных условиях / Г. В. Чижов // Метеорология и гидрология. – 1940. – № 4. – С. 11–18.
379. Чикин, Ю. А. Общая фитопатология : Ч. 1 : учеб. пособие / Ю. А. Чикин. – Томск: ТГУ, 2001. – 170 с.
380. Чирков, Ю. И. Применение на агрометеорологических станциях метода определения жизнеспособности озимых культур по состоянию конуса нарастания / Ю. И. Чирков // Метеорология и гидрология. – 1955. – № 5. – С. 47–48.
381. Чиркова, Т. В. О путях приспособления растений к гипоксии и аноксии / Т. В. Чиркова // Физиология растений. – 1988. – Т. 35, вып. 2. – С. 393–398.

382. Чиркова, Т. В. Физиологические основы устойчивости растений / Т. В. Чиркова. – СПб. : Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2002. – 240 с.
383. Что делать, если деревья плохо перезимовали // Supersadovnik. – 2021. – URL: <https://www.supersadovnik.ru/text/chto-delat-esli-derevja-ploho-perezimovali-1008939> (дата обращения: 14.03.2023).
384. Чудинова, Л. А. Физиология устойчивости растений : учеб. пособие к спецкурсу / Л. А. Чудинова, Н. В. Орлова ; Перм. ун-т. – Пермь, 2006. – 124 с.
385. Чудновский, А. Ф. Заморозки / А. Ф. Чудновский ; под ред. А. Ф. Иоффе. – Л. : Гидрометиздат, 1949. – 124 с.
386. Шапошникова, З. Г. О повреждении узла кущения озимой пшеницы низкими температурами / З. Г. Шапошникова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1935. – Т. 3, № 6. – С. 121–144.
387. Шардаков, В. С. Реакция на пероксидазу как показатель жизнеспособности пыльцы растений / В. С. Шардаков // Доклады АН СССР. – 1940. – Т. 26, № 3. – С. 273–276.
388. Шарина, Н. А. Кислотность клеточного сока растений и ПЭТ плазменных белков в связи с возрастом и воздействием температуры / Н. А. Шарина // Труды Института физиологии растений. – 1940. – Т. 2, вып. 1. – С. 69–82.
389. Шевелуха, В. С. Рост растений – его регуляция и урожай / В. С. Шевелуха // Вестник российской сельскохозяйственной науки. – 1992. – № 4. – С. 15–17.
390. Шевелуха, В. С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе / В. С. Шевелуха. – М. : Колос, 1992. – 594 с.
391. Шлык, А. А. Метаболизм хлорофилла в зеленом растении / А. А. Шлык. – Минск : Наука и техника, 1965. – 42 с.
392. Шоцкий, В. П. Природные условия сельскохозяйственного производства и естественноисторические районы Иркутской области / В. П. Шоцкий. – Иркутск : Вост-Сиб. кн. изд-во, 1956. – 128 с.
393. Штраусберг, Д. В. Питание растений при пониженных температурах / Д. В. Штраусберг. – М. : Наука, 1965. – 142 с.
394. Шульгин, А. М. Агрометеорологические условия перезимовки озимых культур в СССР / А. М. Шульгин // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1960. – № 3. – С. 109–115.
395. Шульгин, А. М. Климат почвы и его регулирование / А. М. Шульгин. – Л. : Гидрометеиздат, 1972. – 342 с.
396. Щербакова, Л. Н. Защита растений / Л. Н. Щербакова, Н. Н. Карпун. – М. : Академия, 2008. – 272 с.
397. Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений к заморозкам / С. И. Дроздов, З. Ф. Сычева, Н. П. Будыкина [и др.]. – Л. : Наука, 1977. – 228 с.
398. Эффективная защита растений от непредсказуемых весенних заморозков // ГлавДача. – URL: <https://glav-dacha.ru/zashhita-ot-vesennikh-zamorozkov/> (дата обращения: 03.04.2023).
399. Яблонский, Е. А. Определение коллоидно-связанной воды в гомогенатах растительной ткани безиндикаторным рефрактометрическим методом / Е. А. Яблонский // Физиология растений. – 1964. – Т. 11, вып. 1. – С. 142–146.
400. Яковлев, Н. Н. Климат и зимостойкость озимой пшеницы / Н. Н. Яковлев. – Л. : Гидрометеиздат, 1966. – 419 с.
401. Якунин, М. В. Результаты опыта по сверххранному посеву овса и пшеницы в лаборатории искусственного климата / М. В. Якунин // Труды Центрального института экспериментальной гидрологии и метеорологии. – 1934. – 1 (43).

402. Якушева, Е. И. Морозостойкость клевера и люцерны в связи с условиями выращивания растений в предшествующий вегетационный период / Е. И. Якушева // Труды ПФР АН СССР. – 1945. – Т. 4, вып. 2. – С. 147.
403. Якушкина, Н. И. Физиология растений / Н. И. Якушкина, Е. Ю. Бахтенко. – М. : Владос, 2005. – 463 с.
404. Янькова, Л. С. Электролитический метод определения степени повреждения растений заморозками в полевых условиях / Л. С. Янькова, В. К. Курец, А. К. Винтер // Сельскохозяйственная биология. – 1977. – Т. 12, вып. 3. – С. 453–456.
405. Яхтенфельд, П. А. Заморозки / П. А. Яхтенфельд. – Иркутск : Иркут. обл. изд., 1-я гос. типолит., 1946. – 56 с.
406. Benkova, M. A. Contribution to the organogenesis of winter wheat under the conditions of Southern Slovakia / M. A. Benkova, J. A. Repka // Sb. vysokej skoly Polnohospodarsky v Nitra. Agronomicka fakulta. – Nitra-Praha, 1964. – P. 65–72.
407. Khanna, R. N. Effect of boric acid treatment on soil borne Rhizoctonia solani inocula and rhizosphere microflora / R. N. Khanna, J. Sharma // Journal of the Indian Potato Association. – 1996. – Vol. 23, № 1–2. – P. 1–7.
408. Spaldon, E. Morphophysiological study of winter wheat during cryptovegetation / E. Spaldon, J. A. Repka, M. A. Benkova // Biologické Práce. – 1970. – Vol. 16, № 7. – P. 1–49.
409. Stachyra, T. Wypzenia ozoz / T. Stachyra // Ochrona roslin. – 1969. – № 13. – P. 16–18.

Учебное издание

Козлов Сергей Николаевич
Кажарский Валерий Романович

**НЕИНФЕКЦИОННЫЕ
БОЛЕЗНИ РАСТЕНИЙ**

Учебно-методическое пособие

Редактор *Н. Н. Пьянусова*
Технический редактор *Н. Л. Якубовская*
Дизайн обложки *В. И. Менькова, М. Д. Ровбы*

Подписано в печать 19.12.2025. Формат 60×84 ¹/₁₆. Бумага офсетная.
Ризография. Гарнитура «Таймс». Усл. печ. л. 12,79. Уч.-изд. л. 12,16.
Тираж 50 экз. Заказ .

Белорусская государственная сельскохозяйственная академия.
Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,
распространителя печатных изданий № 1/52 от 09.10.2013.
Ул. Мичурина, 13, 213407, г. Горки.

Отпечатано в Белорусской государственной сельскохозяйственной академии.
Ул. Мичурина, 5, 213407, г. Горки.