

Устойчивостта е един от централните проблеми във физиологията на растенията. Това е в съответствие и с много кибернетични идеи и системно-структурния подход, където устойчивостта се разглежда като важен принцип при изследване на сложните динамични системи, каквито са и зелените растения.

Устойчивостта при растенията е относителна, т.е. при едни условия организмите са устойчиви, а при други – не. Относителната устойчивост включва структурните и функционалните изменения в организма, които имат динамичен характер, т.е. тя е структурно-функционална и динамична устойчивост. Такава устойчивост характеризира запазването на определено състояние или процес и едновременно преминаване в друго качествено състояние. Устойчивостта на саморегулиращата се система, каквато е растителният организъм, се характеризира със съхраняване на подвижното равновесие в организма по пътя на координация на физиологичните процеси, или все едно съхраняване на определено стабилизирано състояние и хомеореа (устойчивост по пътя на развитието на жизнените процеси).

Способността на растенията да преодоляват действието на неблагоприятните за тях фактори, без да се намалява чувствително натрупването на биомаса и добивът, е устойчивост на растенията. Тази способност на растенията е еволюционно придобита като приспособителна реакция към условията на външната среда. Най-често срещаните неблагоприятни фактори, които действат на растението, са недостиг на вода, висока и ниска температура, висока концентрация на соли в почвата и др. Когато тези фактори настъпят изведнъж, тогава за растението настъпва така нареченото *стресово състояние*. При бавно въздействие на неблагоприятните фактори растителният организъм по-леко понася въздействията, благодарение на способността му да се приспособява към тях.

Счита се, че устойчивостта – това е адаптацията на организмите при стресови състояния. Адаптацията представлява способност на живите организми да се приспособяват към изменящите се условия на околната среда с едновременното повишаване вероятността от преживяване и възпроизвеждане. В зависимост от равнищата и подходите на изследване адаптациите биват: физиолого – биохимични, структурно – морфологични и еколого – генетични. "Целите" на физиолого – биохимичните адаптации се свеждат до такова осъществяване на функциите на микромолекулното, клетъчно и организмово равнище, при което жизнените процеси да протичат удовлетворително независимо от промените в околната среда.

ОСОБЕНОСТИ ЗА ЗАЩИТА И НАДЕЖНОСТ НА РАСТИТЕЛНИТЕ ОРГАНИЗМИ

През последните години във физиологията на устойчивостта на растенията се използва терминът “надежност”, с която се означава степента на безотказност при функционирането на организма в норма и при отклонения от нормата. В такъв аспект нарушенията в обмяната на веществата и функционалната активност се определят като “отказ”. От това следва, че надежността на растителния организъм се определя от неговата способност да не допуска или да ликвидира отказите. Последните могат да бъдат предотврътявани като се използват различни системи за стабилизация, а ликвидирането им става чрез системи за възстановяване (репарация) . Отказите и системите за стабилизация или репарация могат да се проявят на различни равнища и организация(молекулно, субклетъчно, клетъчно, тъканно, органно, организмово, популационно).

Системите за стабилизация биват осъществени посредством различни принципи и механизми: принцип на излишностили предозированост; принцип на хетерогенностна равнозначни компоненти; механизми на хомеостаза. Като пример за реализиращ се принцип на предозированост на молекулно равнище се посочва полиплоидията, а на организмово равнище – образуването на голямо количество гамет и семена. Като пример за възстановителна (репарационна) способност на молекулно равнище се посочва ензимната репарация на повредена ДНК, а на организмово равнище – събуждане на пазвените пъпки при повреждане на апикалната меристема, регенерацията и др.

Защитата на растенията от действие на неблагоприятни (стресови) фактори на средата се обезпечава посредством специални органи за защита (твърди власинки, бодилчета); особености в анатомичното устройство (кутикула, корк, механични тъкани и др.); посредством двигателни, физиологични и биохимични реакции. Биохимичните реакции, съставлящи същността на биохимичната адаптация, засягат ензимната активност, междинния метаболизъм (както това е например с асимилацията на въглероден диоксидпри фотосинтезата), вторичният метаболизъм и изработването на защитни вещества (смоли, токсини, защитни белтъци и др.) .Надежността на организма се проявява чрез защитните приспособления и от неговата устойчивост спрямо действието на стресори от външната среда.

По определението на П.Ганкел физиологичната устойчивост на растенията представлява съвкупност от динамични, физиолого – биохимични свойства, възникнали и развиващи се в процеса на филогенеза под влияние на външните условия и

естественния отбор и осигуряващи способността на организма в процеса на онтогенеза да се приспособява към действието на неблагоприятния фактор, осъществяващ при тези условия растеж, развитие и възпроизвеждане.

В зависимост от действието на неблагоприятния фактор физиологичната устойчивост на растенията бива: сухоустойчивост и устойчивост към действие на високи температури; устойчивост към ниски температури – хладоустойчивост и мразоустойчивост; соленостойчивост; устойчивост към недостиг (хипоксия) и към липса (аноксия) на кислород; газоустойчивост; радиоустойчивост; устойчивост към инфекциозни заболявания и др.

Беше посочено, че понятието устойчивост на саморегулираща се система намира своя израз и в понятията хомеостаза и хомеореза, разглеждани като типове устойчивост. Хомеостазата, разглеждана като съвкупност от устойчиви състояния, съхранявани в организма по пътя на координация на неговите сложни физиологични процеси, се включва в хомеоразата като тип устойчивост във всеки етап или стадий от развитието на жизнените процеси и организма като цяло.

Физиология на стреса и адаптивните реакции.

Понятието “стрес” се използва в много области на науката, при това с доста различно съдържание. През 1936г. канадския учен Хас Селие го въвежда в медицината и биологията на животинските организми. С него той означава външни дразнители – фактори на напрежение и реакции на системата. По-пълната интерпретация на този изследовател за стреса е : съвкупност от целия комплекс неспецифични изменения и преустройства за защитните сили на организма, настъпващи под влияние на силни въздействия (стресови).

През 80-те години този термин започна да се прилага и за растителните организми, макар че при тях липсват характерните за животинските организми и човека нервна и хормонална система, емоционалните и други реакции от психически характер. Прилагането на този термин и за растителните организми обаче се счита за напълно целесъобразно, макар и с известни корекции, тъй като и растенията изпълняват действие на неблагоприятни фактори на околната среда; и при тях настъпват настъпват неспецифични реакции и претоварвания и претоварвания на организма. Днес болшинство фитофизиолози разбират стреса като някакви нарушения в

нормалните физиологични функции и съставлящите ги процеси, метаболитни цикли и реакции, предизвикани от неблагоприятни (стресови) фактори на околната среда, които ограничават възможността на растенията да реализират генетичния си потенциал за растеж и развитие. Неблагоприятни фактори на средата могат да действат дълго време или действието им е краткотрайно, но силно. В такава се разглежда и характерът на защитно – приспособителните реакции: в първия случай като правило се проявяват специфични механизми на устойчивост, а във втория – неспецифичните. Според П.Генкел понятието стрес във физиологията трябва да се замени с понятието “фитострес”, означаващо реакции на растението спрямо всяко отклонение от нормата.

Факторите, които са способни да предизвикат стрес в растителните организми, се разделят на две основни групи: абиотични (физични и химични) и биотични. Към абиотичните стресови фактори се отнасят главно екстремните отклонения в температурния, водния, хранителния, газовия и светлинния режим. Към стресорите се отнасят и факторите, причиняващи нарушения в структурата на клетките и тъканите като например осмотичния шок, срязване, нарязване и др. биотичните стресови фактори са под формата на хищничество, инфекции и конкуренция. Действието на много антропогенни фактори имат също стресов характер. Не е възможно да се изброяват поотделно всички антропогенни стресори, които или модифицират някои от факторите на околната среда и с това ги превръщат в стресови за много организми, или те действат непосредствено.

В зависимост от характера на стресът се разделя на еустрес и дистрес. Еустресът се характеризира с физиологични адаптивни реакции, които възникват в организма благодарение на биоенергетични процеси, когато в критични ситуации е необходимо приспособяване на този организъм към изменящите се условия на средата. Вредоносният или неприятен стрес Селие нарича дистрес. Това са патологични процеси, възникващи като правило при постоянно натоварване. В такава степен един или друг стресор обуславя еустрес и дистрес, зависи от много външни и вътрешни фактори, както и от съчетанието на екзогенни дразнители и от вътрешното състояние на организма.

Стресът винаги е необикновено натоварване, което не е задължително да бъде опасно за живота, но което непременно предизвиква в организма “реакция на тревога”. Изключение от това правило може да се наблюдава в случаите, когато организмът се намира в състояние на дълбок покой и анабиоза. Например сухите спори и пойкилохидридните растения, когато са във въздушно сухо състояние.

Стресовата реакция – това е борба на механизма за адаптация с деструктивните процеси в цитоплазмата, водещи към гибел. Според Селие като приспособителна реакция на организма спрямо неблагоприятните въздействия стресът преминава в три фази:

- 1) тревога;
- 2) съпротивляемост (адаптация)
- 3) изтощение

Когато при силни въздействия настъпи третата фаза и тя се развива много бързо, тогава организмът загива. Организмът ще загине и в случаите когато фазата на изтощение продължи дълго време. Във физиологията трите фази на стреса се разглеждат като:

- 1) първична стресова реакция;
- 2) адаптация;
- 3) изтощение на ресурсите за надежност.

Генетичната конструкция на всеки организъм обуславя неговата реакционна способност и т.нар. норма на реакция по отношение на въздействащия стресор.

На стреса отговаря най-напред цитоплазмата чрез усилване на метаболизма и преминаване в друго стабилно състояние.

За разлика от животинските организми в много случаи реакциите на растенията спрямо стресор не се съпровождат с активация на обмяната на веществата, а обратно, те намаляват тяхната функционална активност. Във връзка с това при стреса в тъканите на растението се увеличава концентрацията на хормони (етилен, АБК), подтискащи обмяната на веществата.

Колкото един организъм е по – слабо чувствителен към стресови фактори, толкова той е по – устойчив и обратно. По – голяма е устойчивостта на организма тогава, когато е налице способността за по – бързо и по – пълно възстановяване след отстраняване на стресовия фактор. Много растения са способни спрямо ритмично повтарящи се стресови фактори да променят тяхната активност, т.е. толерантност към стреса. Други растения могат да избегнат стреса с помощта на различни приспособления (например развитието на кореновата система дълбоко в почвата позволява на растенията да бъдат по – малко чувствителни към повърхностното изсъхване на почвата, както е при камилския трън и много други растения; има растения, които използват или поставят по пътя на стресора химични или физични бариери и др.).

Толерантността към стреса и избягването на стреса, поотделно и в съвкупност, повишават устойчивостта на организма към стреса. Предизвикваните от стресорите натоваарвания на организма биват обратими (еластични) и необратими (пластични). Според Левит към обратимите натоваарвания например могат да се отнасят промените в концентрацията на разтворените вещества, намаление или повишаване на редокспотенциала, промени в структурата на водата, в процесите на хидратация и дехидратация и изменения в тургора; промени в рН, денатурация на белтъците; забавяне на метаболитните процеси и др. Към необратимите натоваарвания се отнасят: загуба на пропускливост, агресия на белтъците, свиване на клетките, образуване на токсични междинни продукти, разкъсване на S – S връзките на белтъците, окисление на SH – групите в белтъците до S – S групи и др.

Действието на един и същи фактор с една и съща интензивност в едни растения може да предизвика стрес, а в други – не. Това зависи от степента на тяхната съпротивляемост. Тук се посочват двете групи растения – пойкилохидридните и хомеохидридните. Известно е, че първите не регулират своя воден режим и могат да понесат големи загуби на вода (до въздушно сухо състояние). Хомеохидридните растения обаче регулират своя воден обмен и отговарят със стресова реакция на воден дефицит.

Устойчивостта на растенията към стресови въздействия зависи от фазите на тяхното развитие. Най – висока е устойчивостта им в състояние на покой (семена, луковици и др.). Най – чувствителни са растенията в млада възраст. Причината е, че уврежданията най – напред настъпват в метаболитно активните части на организма. В хода на онтогенезата устойчивостта на растенията към действие на стресори се повишава с изключение на критическия период при формиране на гаметите. При разглеждане механизмите на стреса на клетъчно равнище в зависимост от силата и бързината на действащия стресор настъпват неспецифични или специфични процеси и реакции. Първични неспецифични процеси и реакции настъпват и при силно и бързо нарастващо действие на стресора. Такива са следните стресови процеси и реакции, наблюдавани под действие на различни стресори:

- повишаване пропускливостта на клетъчната мембрана, деполяризация на мембранныя потенциал на плазмалемата;

- усилване активността на Н – помпи в плазмалемата, което пречатства неблагоприятните изменения в йонната хомеостаза;

- от клетъчните стени и клетъчните органели Са преминават в цитоплазмата

- промени в рН на цитоплазмата по посока на киселите стойности;

- активация на процеса на събирането на актиновите микрофиламенти и мрежата на цитоскелета, водещи до увеличаване вискозитета на цитоплазмата;

- увеличаване на хидролитичните процеси

- активация и синтеза на стресовите белтъци

- усилено поглъщане на кислород, ускорено разходване на АТФ, развитие на

свободнорадикалните реакции;

- увеличаване синтезата на АБК и етилен и потискане на физиологичните и биохимични процеси в клетките в сравнение със съществуващите при обикновени условия.

Посочените стресови реакции са насочени към защитата на вътреклетъчните структури и корпарменти и отстраняването на неблагоприятните явления на адаптационен (стресов) синдром.

Стресовите реакции са взаимосвързани и развиващи се каскадообразно. Наблюдават се при действие на какъв да е стресов фактор.

Неспецифичният характер на много от реакциите на клетките спрямо действието на стресори представлява важна предпоставка за мобилизиране резервните възможности на организма за бърз отговор спрямо действието на неблагоприятни фактори на околната среда. Всеки стресов фактор може да предизвика както неспецифични, така и специфични реакции или ефекти. За действия в условия на стрес в генома се съдържат и специални програми. Едни от тези програми за активация например на т.нар.стресови белтъци, други за увеличаване количеството на въглехидратите, трети за повече пролин и др.

Особено интензивни проучвания през последните години се провеждат във връзка със стресовите белтъци. Синтезата на такива белтъци се активира в условията на стрес, като едновременно с това отслабва синтезата на белтъци, образуващи се и характерни за нормални условия. Установено е например, че действието на топлинния шок води до образуването на стресови белтъци при много растения. При царевицата синтезата на стресови белтъци се индуцира при 45С. Гените на температурния шок са лишени от интрони, мРНК има полупериод на живот 2 часа, а белтъците около 20 часа, през което време клетките запазват терморезистентност. Съществуват данни, показващи че част от тези белтъци са налице в цитоплазмата още преди настъпването на стресова реакция. В условия на стрес обаче се активира тяхното фрагментиране. В ядрото и ядърцата белтъците на топлинния шок се свързват с матрици на хроматина, необходим за нормалния метаболизъм, като образуват гранули. След прекратяване на стресовото състояние тези матрици отново се освобождават и започват да функционират нормално. Смята се, че един от белтъците на топлинния шок стабилизира плазмалемата, чиято пропускливост за вътреклетъчни вещества се увеличава.

При воден дефицит и засоляване на цитоплазмата на много растения се увеличава количеството на пролина (при ечемика, памука и др.). Благодарение на своите хидрофилни групи пролинът може да образува агрегати, които се понасят като хидрофилни колоиди. С това се обяснява високата разтворимост на пролина и способността му да се свързва с хидрофилни остатъци на белтъците. А този необичаен характер на взаимодействия между агрегатите на пролина с белтъците повишава разтворимостта на последните и ги предпазва от денатурация. От друга страна, натрупването на пролин в клетките играе роля като осмотически активно вещество, благоприятстващо задържането на вода в клетките.

Механизмите на стреса и адаптациите на организмово ниво се характеризират със следните особености:

- 1) запазват се всички механизми на адаптации, свойствени на клетката;
- 2) допълват се нови механизми на адаптация, отразяващи взаимодействието на органите в цялото растение, с използване на междуклетъчни системи за регулация. Това са преди всичко конкурентните отношения между органите на физиологично активни вещества и трофични фактори, в чиято основа е механизмът за силата на атрактиращото (привличащо) действие. Този механизъм позволява на растението в екстремни условия да образува само такъв минимум генеративни органи (в случая отреагиращи центрове), за които може да се обезпечат необходимите вещества за нормалното им узряване.

Известно е, че при неблагоприятни условия в класа на житните растения се формират не всички семена, а много по – малко, които обаче достигат обикновените размери. Аналогични закономерности се наблюдават и при овощните дръвчета. В резултат на конкуренция на хранителните вещества между по – рано и по – късно заложените плодове част от последните отпадат. Това е толкова по – ясно изразено, колкото са по – екстремни външните условия. При неблагоприятни условия рязко се открояват процесите на стареене и опадане на долните листа. Продуктите от техния разпад се използват за хранене на по – младите органи.

3) Като много важен и характерен механизъм за защита при растителните организми от последствията на екстремните фактори това са процесите на замяна на повредените или загубени органи по пътя на регенерация и растежа на пазвените пъпки. Известно е, че в процесите на корелативния растеж участват междуклетъчните системи за регулация (хормонална, трофична и електрофизиологична).

4) При неблагоприятни условия за растенията е характерна т.нар. стереотипна реакция на хормоналната система – рязко се увеличават етиленът, АБК, които потискат обменните процеси и растежа, ускоряват стареенето и опадането на органите, както и преминаването на организма в състояние на покой.

Стресът и адаптацията на популационно равнище включват естествения отбор. В условия на продължителен стрес, в период на изтощение от една растителна популация загиват онези индивиди, у които генетически нормата на реакция спрямо дадения екстремален фактор е ограничена в тесни граници. Тези растения се отстраняват от популацията, а семенно потомство образуват само генетически по – устойчивите растения. Крайният резултат обаче е повишаване на общото равнище на устойчивост на популацията. В този случай стресовата реакция включва и допълнителни фактори – отбора, водещ към появата на по – приспособени организми и нови видове (генетическа адаптация). Следователно предпоставка за наличност на механизма на отбора е вътрепопулационната вариабилност в равнищата на устойчивост към един или друг фактор или група фактори.

Сухоустойчивост на растенията

За сравнително нормално развитие на растенията е необходимо годишно количество на валежите над 600 mm и по – равномерното им разпределение през периода на активен растеж. За засушаване може да се говори, когато годишните валежи спаднат под 250 mm, вследствие на което относителната влажност на въздуха непрекъснато спада, а температурата на въздуха се повишава. За селскостопанските растения е много важно разпределението на валежите по месеци – най – критичен период в това отношение са месеците май и юни, когато най – често настъпва засушаване. Засушаването възниква като резултат на достатъчно дълга липса на валежи, съпроводено от висока температура на въздуха и слънчева инсолация. Много често засушаването започва с атмосферно засушаване, характеризиращо се с ниска относителна влажност на въздуха при дълго отсъствие на дъжд. Към атмосферното засушаване се добавя и почвеното засушаване, настъпващо поради изчезването в почвата на достъпната за растенията вода. Настъпването на суховея (атмосферно засушаване, съпроводено със силен вятър) може да не бъде съпроводено с почвено засушаване.

Винаги в условия на засушаване растенията изпитват значителен воден дефицит – разходът на вода при транспирацията превишава нейното постъпване чрез кореновата система.

Воден дефицит обикновено възниква в горещо слънчево време по средата на деня. В тези случаи смукателната система на листата се увеличава, което пък в определена степен активира постъпването на вода от почвата. Регулацията на воден дефицит се извършва посредством устичните отвори. Тогава устицата се затварят, фотосинтезата намалява, в резултат на което не се натрупва сухо вещество. Беше посочено, че при завяхване на листата водният им дефицит може да бъде отстранен във вечерните и нощните часове *временно завяхване*. Този вид завяхване лесно се понасят от растенията. При отсъствие в почвата на достъпна за растенията вода настъпва дълбоко или *трайно повяхване*. Високият и продължителен воден дефицит води до силно обезводняване на клетките. Това е съпроводено с нарушения в нормалния ход на обменните процеси: намалява се активността на синтетичните ензими и се усилват хидролитичните процеси. В клетките се натрупват нискомолекулни белтъци, разтворими въглехидрати и други нискомолекулни вещества. Изменя се йонният състав на клетките, увеличава се екзоосмозата на електролитите. В цитоплазмата се наблюдава разпадане на полирибозомните комплекси, намалява се количеството на РНК. При по – големи засушавания промени настъпват и в ДНК. Скоростта на фотосинтезата също се намалява поради много настъпващи структурни и функционални изменения във фотосинтетическия апарат. В условия на воден дефицит дефицит отначало дишането също се усилва, особено при по – слабо сухоустойчивите растения, а след това постепенно намалява. Счита се, че началното усилване на дишането се дължи на по – голямото количество субстрати за този процес, каквито са разтворимите захари. Поради настъпващи смущения в клетъчното деление и във фазата на разтягане в условия на висок воден дефицит се формират малки клетки. В крайна сметка това задържа растежните процеси.

Кореновата система на растенията реагира на почвеното засушаване посредством растежа: в началото на засушаването растежът дори се ускорява, а в последствие рязко отслабва. Корените реагират на засушаването посредством редица защитноприспособителни реакции, свързани с ускорена диференциация на клетките, със суберинизация на екзодермата.

От посоченото дотук следва, че засушаването води до силно отслабване на растежните процеси в надземните органи и кореновата система по косвен път (чрез много промени в обменните) и пряко (главно чрез натрупване на инхибитори на растежа).

Характерните приспособления в растенията към засушаване се групират в три основни групи: 1) за намаляване ненужната загуба на вода от клетките; 2) за понасяне на

засушаване; 3) избягване периода на засушаване. Тези приспособления са много характерни за ксерофитните растения, но важат и за мезофитите, в т.ч.културните мезофити. Ксерофитите са два големи типа: а) сукулентни; б) несуккулентни

Сукулентните са растения, запасяващи вода (кактуси, алое, млечки, дебелец и др.). водата се съдържа главно в листата и стъблата. Тези органи обикновено са покрити с власинки и дебела кутикула. Тези растения трудно понасят обезводняване. Физиологичните процеси при тях (фотосинтеза, транспирация, растеж и др.) протичат с малка скорост. Кореновата им система не е дълбока, но е широко разклонена.

Несуккулентните видове се делят на няколко групи: а) еуксерофити; б) хемиксерофити; в) стипаксерофити; г) пойкилоксерофити.

Еуксерофитите (истински ксерофити – пелин, великденче и др.) са растения с малки листа. Кореновата им система е силно разклонена, но на малка дълбочина. Транспирацията им е слаба. Понасят силно обезводняване, осмотическият потенциал на клетките е висок.

Хемиксерофитите имат интензивна транспирация, която се поддържа благодарение на дълбоката коренова система, достигаща подпочвените води. Лошо понасят обезводняването и атмосферна влага(конски босилек и др.).

Стипаксерофитите са степни житни. Приспособени са за понасяне на прегряване, бързо използват влагата от летните дъждове, но понасят само кратковременно почвено засушаване.

Пойкилоксерофитите (лишеи и др.) са способни да изсъхнат и преминават в състояние на анабиоза.

Трета група растения са ефемерите. Благодарение на късия вегетационен период, съвпадащ с периода на дъждовете, те избягват засушаването в засушливите местообитания.

Размерите на клетките в листата от различните етажи на едно и също растение зависят от нивото на водоснабдяване, осветяване и др. Колкото листът е разположен по – горе на стъблото, толкова по – малки са неговите клетки, по – голям е броят на устицата на единица повърхност, но с по – малки размери. Жилкуването е по – гъсто, силно развита е палисадната тъкан и т.н. Посочените особености в строежа са характерни и за много ксерофити. Оттук и названието ксерофорна структура. Закономерните етажни изменения в строежа на листния апарат са получили названието закон на Зеленский. Тези анатомични структури съответстват на физиологичните потребности – по високо разположените листа често пъти изпадат в ситуация на недостатъчно водоснабдяване. Те обаче имат устица, които остават открити по – дълго време. Това води до по – интензивна транспирация и фотосинтеза. Това, от друга страна способства за увеличаване осмотическия потенциал, което пък е предпоставка за изтиглянето на вода от по – долу разположените листа.

Според руския физиолог Н.Максимов устойчивостта към засушаване при ксерофитите се заключава най – вече в тяхната способност да понесат загуба на вода. Изследванията са показали, че тези растения не са сухолюбиви, тъй като при обилно поливане те показват по – интензивен растеж.

Що се отнася до биохимичните механизми за защита от обезводняване на клетките, установени са няколко важни закономерности: 1) повишаване се водозадържащата способност на клетките в резултат и на повишената хидрофилност на нискомолекулните белтъци. За това спомага и взаимодействието на белтъците с пролина, чието количество многократно се увеличава. Освен това в цитоплазмата се увеличава и количеството на монозахаридите; 2) съществуват механизми на детоксикация на излишния амоняк – включването му в процеси на апидиране, образуване на соли с някои органични киселини и др.; 3) увеличава се количеството на АБК и етилен, а се намалява съдържанието на растеж – активиращите хормони – ауксини, цитокинини и гибберелини. Преустройствата в хормоналната система при висок воден дефицит се разглеждат като важна приспособителна биохимична реакция – за задържане на растежа и за повече вода посредством закриването на устицата и намаляването на транспирацията. АБК освен това способства за увеличаване хидратацията на белтъците, а посредством задържането на синтезата на РНК и белтъци способства за провеждане обмяната на веществата в т.нар. ”режим на покой”.

При воден стрес се увеличава и количеството на отделяния етилен и натрупване на инхибитори с фенолна природа. Характерно е, че тези изменения на фитохормоните – инхибитори, са присъщи на мезофитите, докато за пойкилхидридите растения при

техните преходи от състояние на биоза в състояние на анабиоза те почти не са забележими.

Топлоустойчивост на растенията

В повечето случаи засушаването е свързано и с прегряване на растенията. За повечето висши растения температурният оптимум е около 35°C. Изключение са някои сукулентни, издържащи до температура 65

°

C, а при водораслите някои видове запазват жизненост дори при температури до 80

°

C. При действие на високи температури (над 35

°

C) настъпват изменения в белтъчния обмен – разграждане на белтъците с образуване на NH

з

, който има силно токсично действие, особено при неустойчивите видове растения. При топлоустойчивите растения се наблюдава по- високо съдържание на органични киселини, които свързват излишния амоняк. При високите температури в клетките на растенията се индуцира синтезата на стресови белтъци. Много характерни увреждания в резултат на действието на високи температури са явленията, свързани с клетъчната пропускливост. Увеличаването на пропускливостта и нарушаването на избирателната способност на клетките е по- силно при по- малко устойчивите видове растения.

Много характерно свойство е увеличаването на вискозата и съдържането на трайно свързана вода при по – устойчивите растения, особено при някои сукулентни.

Усилената транспирация е също начин за защита от действието на високи температури, отколкото дишането.

Всичко това показва, че в селскостопанската работа трябва да се въвеждат сортове, които да съчетават по възможност в по- голяма степен качеството сухоустойчивост и топлоустойчивост.

Устойчивост на растенията към ниски температури

Устойчивостта на растенията към ниски температури се подразделя на: 1) хладоустойчивост- устойчивост на топлолюбивите растения към действието на ниски положителни температури (над 1°C); 2) мразоустойчивост- способност на растенията да понасят температури под 0°C .

Хладоустойчивост. Повечето топлолюбиви растения от южен произход трудно понасят ниски положителни температури. Например растенията от какао загиват при 8°C .

Памукът загива при температури от 1 до 3

°

С, действащи в продължение на едно денонощие. Царевицата трудно пониква при температура на почвата под 10

°

С и т. н.

Основната причина за увреждането на топлолюбивите растения от ниски положителни температури са нарушенията във функционалната активност на мембраните, дължащо се главно на прехода на наситените мастни киселини на мембраните от течнокристалческото състояние в състояние на гел. Това оказва по-нататък неблагоприятно влияние върху много обменни процеси. При ниски положителни температури се отбелязват и нарушения в нормалния водообмен- загуба на тургора в резултат на нарушена доставка на вода към транспираиращите органи, а това на свой ред е свързано с отслабване на поглъщащата способност на коренната система. Съществуват данни, които показват че настъпват промени и в количествените съотношения между компонентите на фитохормоналния комплекс.

Мразоустойчивост. При бързо понижаване на температурите в експерименталните условия е установено, че това е съпроводено с образуването на лед вътре в клетката. В повечето случаи този лед предизвиква смъртта на клетките.

Другите случаи са, когато температурите спадат постепенно, което се наблюдава много често и в природни условия. В тези случаи кристали лед се образуват в между клетъчните пространства- тогава листата изглеждат прозрачни. Това е съпроводено с изтегляне на вода от клетките. При топенето на този лед междуклетъчните пространства се изпълват с вода, която след това се поглъща от живите клетки.

Обобщено може да се посочи , че основните причини за гибелта на клетките при ниски

отрицателни температури са обезводняването и механическото увреждане от леда. Много типична реакция от растенията при действие на ниски температури е увеличаването в състава на мембраните количеството на ненаситените мастни киселини и фазовите преходи на липидите – от течнокристалическо в твърдо(гелно) състояние. Колкото по-ниска е температурата за тези фазови преходи, толкова растенията са по-мразоустойчиви. При мразоустойчивите видове растения по –голямо е количеството на т.нар. криопротектори – полимерни вещества(хидрофилни белтъци, моно- и олигозахариди), които свързват значително количество вода. По-голямото количество трайно свързана вода не замръзва и не се транспортира. А това означава защита на клетката от образуването на вътреклетъчен лед от обезводняване. Интерес представляват хемицелулозите-криопротектори (ксилани, арабиноксилани),отделяни в клетъчните стени. Крайният резултат е, че се образуват по-малки кристали, които по-слабо увреждат клетката.

Същността на разработената от руския физиолог И.И.Туманов теория за закаляване на растенията към ниски температури се свежда до следното. За да придобият свойството мразоустойчивост, растенията трябва да преминат три етапа на подготовка: 1)преминаване в състояние на покой; 2)първа фаза на закаляване; 3)втора фаза на закаляване.

Преходите в състояние на покой се съпровождат с изменения и в баланса на фитохормоните – увеличава се количеството на АКБ, а се намалява съдържанието на ауксините и гиберелините. За това обработката на растенията в този период с анхибитори на растежа, какъвто е например хлорхолихлоридът повишава мразоустойчивостта на растенията. При дървесните растения покой настъпва в началото на есента и се задълбочава в първата фаза на закаляване. При тревистите растения преходът в състояние на покой се съпровожда от първите фази на закаляване. През първата фаза на закаляване при ниски положителни температури (до 0° С) се преустановява растежът, в клетките се натрупват криопротектори (захари, белтъци и др.), а в мембраните се увеличава съдържанието на ненаситени мастни киселини, намалява се количеството на свободната вода, с което пък се пречатства образуването в клетките на кристали лед. Зимните житни растения преминават тази фаза на светло при 0,5-2 ° С за 6 до 9 дни, а дървесните видове – за 30 дни.

През втората фаза на закаляване, която преминава при постепенно понижаване на температурата до -10°С, -20°С и повече със скорост 2-3°С в денонощие, в междуклетъчните пространства се образува лед и се включват в действие защитните механизми, подготвени през първата фаза.

СОЛЕУСТОЙЧИВОСТ

Засоляването на почвите е голям проблем. Около 25% от почвите на планетата са засолени. Прилагането в много страни и случаи нерационално торене и поливане съществено допринася за ежегодното увеличаване на засоляването. У нас засолените площи са над 200 000 дка. Засолени са почвите, в които концентрацията на разтворимите соли е над 0,5% от сухото тегло.

В зависимост от вида на солите, които се натрупват в почвата и съдържанието на аниони в нея, засоляването може да бъде: хлоридно, сулфатно-хлоридно, хлоридно-сулфатно и карбонатно. Преобладаващ катион в такива почви е Na^+ , чието вредно действие върху растенията е и най-силно (в сравнение например с Cl , SO

4
)

Сухоземните растения имат различно отношение към почвеното засоляване. По своята реакция те се делят на две групи: халофити и гликофити.

Халофитите растат върху засолени почви. За много растения от тази група съдържанието на солите до 2-3% е безвредно и лесно понасят високото осмотично налягане на почвения разтвор. Всички халофити се делят на три групи:

1) Истински халофити (еухалофити). Те поглъщат големи количества соли, които концентрират във вакуоларния сок. Поради това пък те имат висок осмотичен потенциал в клетките, а това обуславя по-голяма смукателна сила, позволяваща приемането на вода от силно засолена почва. Типичен представител е солянката (*Salicornia herbacea*)

, която натрупва до 9% NaCl – солена трепващи халофити. Към тази група се отнасят всички морски водорасли.

2) Солеотделящи халофити – поглъщаните соли не се натрупват в клетките, а се отделят посредством разположени по листата секторни жлези. Самото отделяне става с помощта на йонни помпи и се съпровожда с транспорт на големи количества вода. Към тази група се отнасят *Tamarix* (ракидовица), *Statice* (гърлица) и др.

3) Соленопропускливи халофити(гликохалофити)-те растат на по-малко засолен почви.Имат висок осмотичен потенциал в клетките,който се поддържа обаче за сметка на продуктите на фотосинтезата, а клетките са слабопропускливи за вода.Представители:Artemisia(пелин),Kachia(метла) и др.

Към първите две групи спадат предимно облигатни халофити,а в останалите две-предимно факултативни халофити.

Типът на засоляване оказва върху анатомичните особености на растенията.При хлоридно засоляване растенията придобиват черти на сукулентност(задебеляване на листата и развитие на водоносни тъкани).Фотосинтезата и дишането са по-слаби.При сулфатно засоляване в растенията се наблюдава ксероморфност,фотосинтезата и дишането протичат с по-голяма скорост.Повечето културни растения се отнасят към кликофитите.Концентрация на солите в почвата над 0,2% вече оказва неблагоприятно влияние върху много културни растения.По-силно това влияние се проявява върху някои овощни дървета и всички зърнено-бодливи култури.При по-високите концентрации-средно (от 0,4 до 0,6%) и силно(от 0,6 до 1 %) засоляване могат да се отглеждат сравнително по-малко култури (ечемик,ръж,ориз,домати,картофи,моркови,захарно цвекло,спанак и др.).

Прекомерното засоляване нарушава азотния обмен и предизвиква натрупването на много междинни продукти включително и амоняк.Настъпват изменения в баланса на приеманите Na^+ , K^+ , Mg^+ .Потискат се растежните процеси,нарушава се структурата на много клетъчни органели и др.

В селскостопанската практика непрекъснато се въвеждат нови по-устойчиви,в т.ч.и солеустойчиви сортове растения.Борбата с почвеното засоляване се води и чрез добавяне на Ca_2SO_4 .В тези случаи Na^+ от почвения поглъщателен комплекс се заменят с Ca^{2+} , т. нар. гипсуване.

Други видове устойчивост

Устойчивост на растенията към недостиг на кислород. Условия за кислородна недостатъчност възникват плавно при преодоляване (временно или постоянно) и заблатяване на почвата. Приспособленията на растенията към условия на кислородна недостатъчност: 1) анатомоморфологични, пос-редством които се постига съхраняването на повече кислород в тъканите; 2) физиолого-биохимични (метаболитни) – свързани главно с дишането (скорост, субстрати, синтеза на АТФ и др.).

Газоустойчивост. Това е способността на растенията да запазват жизнена дейност при действие на вредни газове. Замърсяването на атмосферата в резултат на производствената дейност на човека е огромно по мащаби и разнообразие (над 200 различни вредни компоненти). По степен на токсично действие върху растенията някои от газовите компоненти се разполагат в следния ред: $F_2 > Cl_2 > SO_2 > NO > CO > CO_2$. Прякото им действие е свързано чрез постъпване в листата и предизвикване на промени в метаболитните процеси. Косвеният ефект от замърсяването на атмосферата се проявява чрез почвата, където газовете оказват влияние върху почвената микрофлора и поглъщащата способност на кореновата система.

Устойчивост на растенията към инфекциозни болести. Сред микроорганизмите има огромен брой потенциални патогени, които обкръжават растението в продължение на цялата му онтогенеза. Устойчивостта към болести е способността на растенията да предотвратяват, ограничават или задържат развитието на болестта.

Устойчивостта може да бъде неспецифична и специфична. Неспецифичната устойчивост е видова и защитава растенията от огромно количество сапрофитни микроорганизми. Това всъщност е фитоимунитет, тъй като се касае за устойчивост спрямо неинфекциозни болести за дадения вид. По тази причина всеки вид растение се поразява само от малко възбудители.

Специфичната устойчивост е сортова, особено важна за културните растения. При тях около 90% от загубите се дължат на специфични патогени.

Инфекциозните болести на растенията се предизвикват от паразитни гъби и бактерии, от вируси, фитохелминти, паразитни цветни растения.

