



## **ГОРМОНЫ РАСТЕНИЙ. ФИЗИОЛОГИЯ СТРЕССА**

Основным средством межклеточной коммуникации внутри растений являются гормоны. Гормоны – это сигнальные молекулы, которые индивидуально или совместно направляют развитие отдельных клеток или переносят информацию между клетками, координируя их рост и развитие.

### **Ауксины**

Основным природным ауксином является индолил-3-уксусная кислота (ИУК), наиболее распространенный природный ауксин, синтезируется в меристемах, молодых листьях, развивающихся плодах и семенах. Биосинтез ИУК связан с быстрым делением и ростом тканей, особенно в побегах. Хотя практически все ткани растений, по-видимому, способны вырабатывать низкие уровни ИУК, апикальные меристемы побегов и молодые листья являются основными местами синтеза ауксина. Апикальные меристемы корней также являются важными участками синтеза ауксина, особенно по мере того, как корни удлиняются и созревают, хотя корень остается зависимым от побега для большей части своего ауксина. Молодые плоды и семена содержат высокий уровень ауксина, но неясно, синтезируется ли этот ауксин заново или транспортируется из материнских тканей во время развития.

ИУК структурно связана с аминокислотой триптофан и с предшественником триптофана индол-3-глицеролфосфатом, оба из которых могут служить предшественниками для биосинтеза ИУК.

ИУК деградируется несколькими путями: чтобы быть эффективными сигналами развития, гормоны должны быть недолговечными и не должны накапливаться с течением времени. Катаболизм ауксина обеспечивает деградацию активного гормона, когда концентрация превышает оптимальный уровень или когда реакция на гормон завершена. Как и биосинтез, ферментативное расщепление (окисление) ИУК включает в себя более одного пути.

Основные оси побегов и корней, наряду с их ветвями, демонстрируют структурную полярность, которая зависит от полярности транспорта ауксина. Обнаружено, что ИУК перемещается в основном от апикального к базальному концу (базипетально). Этот тип однонаправленного транспорта называется полярным транспортом. Ауксин – единственный гормон роста растений, который транспортируется полярно, и полярный транспорт этого гормона обнаружен почти у всех растений.

Поскольку вершина побега служит основным источником ауксина в растении, долгое время считалось, что полярный транспорт является основной причиной градиента ауксина, распространяющегося от кончика побега до кончика корня. Основными участками переноса полярного ауксина в стеблях, листьях и корнях большинства растений являются ткани сосудистой паренхимы, скорее всего, связанные с ксилемой. У злаков базипетальный полярный транспорт может также происходить в тканях несосудистой паренхимы. Эмбриональный полярный транспорт ауксина первоначально описывается как полностью базипетальный, поскольку у эмбриона нет корня. Нисходящее направление транспорта ауксина в эмбриональной сосудистой паренхиме сохраняется в корневом сосудистом цилиндре на протяжении всей жизни растения.



## **Гиббереллины**

Гиббереллины (ГА) наиболее известны тем, что они способствуют удлинению стебля, их структура состоит из изопреноидных единиц, и они синтезируются по терпеноидному пути. Терпены – функционально и химически разнообразная группа молекул. С почти 15 000 известными структурами терпены, вероятно, являются самым большим и разнообразным классом органических соединений, обнаруженных в растениях. Семейство терпенов включает абсцизовую кислоту и brassinosteroids, каротиноидные пигменты (каротин и ксантофилл), стеролы (например, эргостерол, ситостерин, холестерин) и производные стеролов (например, сердечные гликозиды), латекс (основа натурального каучука) и многие эфирные масла, которые придают растениям их характерные запахи и ароматы.

ГА – дитерпеноиды, которые образуются из четырех изопреноидных единиц, каждая из которых состоит из пяти атомов углерода. Биосинтез ГА происходит во многих органах растений, таких как прорастающие эмбрионы, молодые саженцы, верхушки побегов, развивающиеся семена.

Общепризнано, что существует три основных места биосинтеза гиббереллина: (1) развивающиеся семена и плоды, (2) молодые листья развивающихся почек и удлиняющихся побегов и (3) апикальные области корней. Незрелые семена и плоды являются важными участками биосинтеза гиббереллина. Местом биосинтеза гиббереллина может быть развивающийся эндосперм, молодые семядоли бобовых или щитки злаковых зерен.

Гиббереллины подвижны и могут действовать как локально, так и на расстоянии от мест их синтеза. Гиббереллины были обнаружены как во флоэме, так и в ксилеме. Транспорт гиббереллинов не является полярным, как это происходит с ауксином, и вероятно, что любые гиббереллины, синтезированные в кончике корня, распределяются по надземным частям растения через поток ксилемы. Гиббереллины способствуют прорастанию семян, прерывая период покоя. Абсцизовая кислота (АБК) и биоактивный ГА действуют антагонистически, и относительное количество двух гормонов в семени может у многих видов определять степень покоя. Во время прорастания ГА индуцирует синтез гидролитических ферментов, таких как амилазы и протеазы в зернах злаков. Эти ферменты разрушают запасы пищи, накопленные в эндосперме или эмбрионе по мере созревания семени. Это разложение углеводов и белков обеспечивает питание и энергию для поддержки роста всходов.

Гиббереллины также важны для роста корней, они регулируют переход от ювенильной фазы к взрослой (многие древесные многолетники не цветут и не производят шишек, пока не достигнут определенной стадии зрелости; до этой стадии они считаются молодыми. Применяемый ГА может регулировать изменение фазы. У многих хвойных деревьев ювенильная фаза, которая может длиться до 20 лет, может быть сокращена обработкой GA3 или смесью GA4 и GA7, и гораздо более молодые растения могут быть побуждены к преждевременному вступлению в репродуктивную фазу).

В таких двудольных растениях, как огурец, конопля и шпинат, ГА способствует образованию тычиночных (мужских) цветков, а ингибиторы биосинтеза ГА способствуют образованию пестичных (женских) цветков. В некоторых других растениях, таких как кукуруза, ГА подавляет образование тычинок и способствует образованию пестиков.



ГА способствует развитию пыльцы и росту пыльцевых трубок, завязываемости плодов и партенокарпии.

### **Цитокинины**

Встречающиеся в природе цитокинины – производные аденина с боковой цепью, связанной с изопреном, или ароматической (циклической) боковой цепью. Первые называются изопреноидными цитокининами, а вторые – ароматическими цитокининами.

Цитокинины синтезируются в корнях, развивающихся зародышах, молодых листьях, плодах, но основным местом биосинтеза цитокининов в высших растениях является корень. Высокие уровни цитокинина были обнаружены в корнях, особенно в митотически активном кончике корня, и в соке ксилемы корней из различных источников.

Незрелые семена и развивающиеся плоды также содержат высокие уровни цитокининов; некоторые насекомые выделяют цитокинины, которые играют определенную роль в формировании галлов, которые эти насекомые используют в качестве мест кормления. Галловые нематоды также продуцируют цитокинины, которые могут быть вовлечены в манипулирование развитием хозяина для производства гигантских клеток, из которых питается нематода.

Несмотря на то, что цитокинины обнаружены в качестве фактора деления клеток, они могут стимулировать или ингибировать различные физиологические, метаболические, биохимические и процессы развития.

Цитокинины способствуют росту побегов, увеличивая пролиферацию клеток в апикальной меристеме побега, но ингибируют рост корней, способствуя выходу клеток из апикальной меристемы корня. Как цитокинин, так и ауксин регулируют клеточный цикл растений и необходимы для деления клеток.

**Этилен** – класс гормонов с одним представителем. Это простой газообразный углеводород с химической структурой  $H_2C=CH_2$ . Этилен, по-видимому, не требуется для нормального вегетативного роста, хотя он может оказывать значительное влияние на развитие корней и побегов. Этилен синтезируется главным образом в ответ на стресс и может вырабатываться в больших количествах тканями, подвергающимися старению или созреванию. Он обычно используется для улучшения созревания бананов и других фруктов, которые также собирают зелеными для отправки.

Этилен содержится во всех органах растений – корнях, стеблях, листьях, луковицах, клубнях, плодах, семенах и т. д. Производство этилена увеличивается во время опадения листьев и старения цветков, а также во время созревания плодов. Любой тип поранения может вызвать биосинтез этилена, как и физиологические стрессы, такие как болезни, температурный или водный стресс.

В повседневном употреблении термин "созревание фруктов" относится к изменениям в фруктах, которые делают их готовыми к употреблению. Такие изменения обычно включают размягчение из-за ферментативного разрушения клеточных стенок, гидролиз крахмала, накопление сахара и исчезновение органических кислот и фенольных соединений, включая дубильные вещества.

Из-за их важности в сельском хозяйстве подавляющее большинство исследований по созреванию плодов было сосредоточено на съедобных плодах. Этилен уже давно признан гормоном, ускоряющим созревание съедобных плодов.



Все плоды, созревающие в ответ на этилен, демонстрируют характерный подъем дыхания, называемый климактерическим до фазы созревания. Такие плоды также демонстрируют всплеск производства этилена непосредственно перед дыхательным подъемом. Яблоки, бананы, авокадо и помидоры являются примерами климактерических фруктов. В отличие от этого, такие фрукты, как цитрусовые и виноград, не демонстрируют повышения дыхания и производства этилена и называются неклимактерическими фруктами. В климактерических плодах обработка этиленом заставляет плод производить дополнительный этилен, ответ, который можно описать как автокаталитический.

При концентрациях выше 0,1 мкл/л этилен изменяет характер роста проростков, уменьшая скорость удлинения и увеличивая боковое расширение, что приводит к набуханию гипокотилия или эпикотилия, и, хотя этилен ингибирует цветение у многих видов, он вызывает цветение у ананаса и его родственников, используется в коммерческих целях для синхронизации завязывания ананаса. Цветение других видов, таких как манго, также инициируется этиленом. На растениях, имеющих отдельные мужские и женские цветки (однодомные виды), этилен может изменять пол развивающихся цветков. Одним из примеров этого эффекта является стимулирование образования женских цветков в огурце.

Этилен также называют гормоном стресса и гормоном старения.

### **Абсцизовая кислота**

АБК, по-видимому, обладает более ограниченным спектром специфических эффектов, чем ауксины, гиббереллины и цитокинины. Название основано на некогда существовавшем убеждении, что он участвовал в поникании листьев и других органов. Теперь кажется, что это не имеет ничего общего с абсцизией (ампутация – лат.), но название прижилось.

Абсцизовая кислота играет основную регулируемую роль в инициации и поддержании покоя семян и почек, а также в реакции растения на стресс, особенно на водный стресс. Кроме того, АБК влияет на многие другие аспекты развития растений, взаимодействуя, как правило, в качестве антагониста, с ауксином, цитокинином, гиббереллином, этиленом и брассиностероидами.

Содержание АБК в семенах очень низкое в начале эмбриогенеза, достигает максимума примерно на полпути, а затем постепенно падает до низкого уровня, когда семя достигает зрелости. Таким образом, наблюдается широкий пик накопления АБК в семенах, соответствующий среднему и позднему эмбриогенезу. Еще одной важной функцией АБК в развивающихся семенах является содействие приобретению толерантности к высушиванию. По мере того как созревающие семена начинают терять воду, эмбрионы накапливают сахара и так называемые белки позднего эмбриогенеза.

Покой семян и их прорастание контролируются соотношением АБК к гиббереллиновой кислоте (ГА). Во время созревания семян эмбрион высыхает и переходит в фазу покоя. Прорастание семян можно определить как возобновление роста зародыша зрелого семени. Прорастание зависит от тех же условий окружающей среды, что и вегетативный рост: вода и кислород должны быть доступны, температура должна быть подходящей, и не должно присутствовать ингибирующих веществ.

Во многих случаях жизнеспособное (живое) семя не прорастет, даже если будут удовлетворены все необходимые условия окружающей среды для роста. Это



**АНАТОЛИЙ ТАРАКАНОВСКИЙ**

независимый эксперт в защите растений

к. б. н.

явление называется покоем семян. Период покоя семян приводит к временной задержке процесса прорастания, что обеспечивает дополнительное время для рассеивания семян на большие географические расстояния. Он также максимизирует выживаемость проростков, предотвращая прорастание в неблагоприятных условиях.

Например, ГА стимулирует алейроновый слой зёрен зерновых для выработки экс-амилазы и других гидролитических ферментов, которые расщепляют запасенные ресурсы в эндосперме во время прорастания. АБК ингибирует синтез этого ГА-зависимого фермента, ингибируя транскрипцию мРНК  $\alpha$ -амилазы.

Несмотря на традиционное представление об АБК как ингибиторе роста, эндогенная АБК ограничивает рост побегов только в условиях водного стресса. Более того, в этих условиях, когда уровни АБК высоки, эндогенная АБК оказывает сильное положительное влияние на рост первичных корней, подавляя выработку этилена. Общий эффект – резкое увеличение соотношения корней и побегов при низких потенциалах воды, что, наряду с влиянием АБК на закрытие устьиц, помогает растению справиться с водным стрессом. Кроме того, временное торможение роста боковых корней способствует освоению новых участков почвы и позволяет заменить обезвоженные боковые части после регидратации.

С другой стороны, АБК явно участвует в старении листьев, и, способствуя старению, она может косвенно увеличивать образование этилена и стимулировать старение.

### **Брассиностероиды**

Брассиностероиды (BRs) – это стероидные гормоны с химической структурой, аналогичной стероидным гормонам у животных. Брассиностероиды вызывают впечатляющий набор реакций развития, включая увеличение скорости удлинения стеблей и пыльцевых трубок, увеличение скорости деления клеток (в присутствии ауксина и цитокинина), прорастание семян, морфогенез листьев, апикальное доминирование, ингибирование удлинения корней, дифференцировку сосудов, ускоренное старение и гибель клеток.

Брассиностероиды – это полигидроксилированные растительные стеролы – липоидные вещества, биосинтетически связанные с гиббереллинами и абсцизовой кислотой. Растения синтезируют большое количество и разнообразие стероидов, включая ситостерин, стигмастерол, холестерин и кампестерол.

Ростстимулирующие эффекты BRs отражаются в ускорении как удлинения клеток, так и деления клеток, они способствуют росту корней при низких концентрациях и ингибируют рост корней при высоких концентрациях, способствуют прорастанию семян, взаимодействуя с другими растительными гормонами, хотя молекулярная основа этих взаимодействий неизвестна.

### **Синтетические и микробные растительные гормоны в растениеводстве**

Гормоны и другие регулирующие химические вещества в настоящее время используются в различных областях применения, где по коммерческим соображениям желательно контролировать некоторые аспекты развития растений.

### **Коммерческое применение ауксинов**

Ауксины используются в коммерческих целях в сельском хозяйстве и садоводстве уже более 50 лет. Синтетические ауксины используются в



коммерческих целях в основном потому, что они устойчивы к окислению ферментами. Одним из наиболее распространенных применений ауксинов, с которым сталкивается потребитель, является использование **2,4-Д** в борьбе с сорняками. 2,4-Д и другие синтетические соединения, такие как **2,4,5-Т** и **дикамба**, проявляют ауксиновую активность в низких концентрациях, но в более высоких концентрациях являются эффективными гербицидами.

**Индолилмасляная и нафталинуксусная кислоты** широко используются в размножении растений стеблевыми и листовыми черенками. Это применение можно проследить по склонности ауксина стимулировать образование придаточных корней. Обычно продаваемые как препараты “гормона укоренения”, ауксины, обычно синтетические ауксины, смешиваются с инертным ингредиентом, таким как тальк. Черенки стеблей погружают в порошок перед посадкой, а затем во влажный песчаный слой, чтобы стимулировать образование корней.

### **Коммерческое использование гиббереллинов**

Основные области применения гиббереллинов заключаются в управлении плодовыми культурами, производства солода и повышении урожайности сахара в сахарном тростнике.

Многие столовые сорта винограда, выращиваемые в Соединенных Штатах, являются генетически бессемянными сортами, которые естественным образом дают небольшие ягоды на очень компактных гроздьях. Почти весь виноград без косточек на рынке обрабатывается гиббереллинами. Он заменяет присутствие семян, которые обычно являются источником природного гиббереллина для роста гроздей.

Гиббереллиновая кислота также используется для увеличения производства вишни. Сладкие, сочные вишни опрыскивают за 4-6 недель до сбора урожая, чтобы увеличить размер плодов. В регионах Европы, где плодообразование у яблонь и груш часто уменьшается из-за ненастной погоды во время опыления, применение гормональной смеси ГА может способствовать завязыванию и последующему росту партенокарпических (бессемянных) плодов.

Гиббереллиновая кислота применяется для цитрусовых, хотя фактическое использование зависит от конкретной культуры. Например, ГАЗ распыляется на апельсины и мандарины, чтобы задержать или предотвратить старение кожуры, чтобы фрукты можно было собирать позже без неблагоприятного воздействия на качество и внешний вид. Для лимонов и лаймов ГАЗ синхронизирует созревание и увеличивает размер плодов.

Гиббереллины из зародыша прорастающих зерен необходимы для синтеза  $\alpha$ -амилазы клетками алейронового слоя, который, в свою очередь, необходим для гидролиза крахмала внутри эндосперма. В пивоваренной промышленности производство пива зависит от этого гидролитического расщепления крахмала в зернах ячменя с получением ферментируемых сахаров, главным образом мальтозы, которые затем подвергаются ферментации дрожжами. Во время ферментации гликолитические ферменты из дрожжей расщепляют сахара, в результате чего образуется этанол. В многоступенчатом процессе соложения зрелые зерна ячменя замачивают, чтобы они могли впитывать воду. Затем зерна распределяются для прорастания, в течение которого крахмал в эндосперме будет гидролизован  $\alpha$ -амилазой, что позволит эмбриону начать расти. Этот процесс



расщепления крахмала называется "модификацией". Гиббереллиновая кислота может усилить выработку  $\alpha$ -амилазы и, следовательно, ускорит гидролиз крахмала.

### **Физиология стресса растений**

Любое изменение окружающей среды может нарушить гомеостаз. Модуляцию гомеостаза окружающей среды можно определить как биологический стресс – некоторое неблагоприятное воздействие на физиологию растения, вызванное внезапным переходом от некоторого оптимального состояния окружающей среды, в котором поддерживается гомеостаз, к некоторому неоптимальному состоянию, которое нарушает это начальное гомеостатическое состояние.

Стресс растений можно разделить на две основные категории. **Абиотический стресс** – это физическое (например, свет, температура) или химическое нарушение, которое окружающая среда может нанести растению. **Биотический стресс** – это биологическое нарушение (например, насекомые, болезни), которому растение может подвергаться в течение своей жизни. Некоторые растения могут быть повреждены стрессом, что означает, что они проявляют одну или несколько метаболических дисфункций. Если стресс умеренный и кратковременный, травма может быть временной, и растение может восстановиться после снятия стресса. Если стресс достаточно сильный, он может предотвратить цветение, образование семян и вызвать старение, которое приводит к гибели растений. Такие растения считаются восприимчивыми. Некоторые растения вообще избегают стресса, такие как эфемерные или недолговечные пустынные растения.

Стресс растений обычно отражает некоторые внезапные изменения в состоянии окружающей среды. Однако у стрессоустойчивых видов растений воздействие определенного стресса приводит к акклиматизации к этому конкретному стрессу в зависимости от времени. Таким образом, стресс растений и акклиматизация тесно связаны друг с другом. Вызванное стрессом изменение гомеостаза может рассматриваться как сигнал для растения инициировать процессы, необходимые для установления нового гомеостаза, связанного с акклиматизированным состоянием.

В дополнение к **генетическим изменениям** в целых популяциях отдельные растения могут также проявлять **фенотипическую пластичность**; они могут реагировать на колебания окружающей среды, непосредственно изменяя свою морфологию и физиологию. Способность двулетних растений и озимых сортов зерновых культур выживать в течение зимы является примером акклиматизации к низкой температуре. Процесс акклиматизации к стрессу известен как закаливание, и растения, обладающие способностью к акклиматизации, обычно называют выносливыми видами. Напротив, те растения, которые демонстрируют минимальную способность акклиматизироваться к определенному стрессу, называются нежизнеспособными видами.

По оценкам, полевые культуры дают только **22%** своего генетического потенциала для получения урожая из-за неоптимальных климатических и почвенных условий.

Дисбаланс абиотических факторов в окружающей среде вызывает первичные и вторичные эффекты у растений. Первичные эффекты, такие как снижение потенциала воды и обезвоживание клеток, непосредственно изменяют физические и биохимические свойства клеток, что затем приводит к вторичным эффектам. Эти вторичные эффекты, такие как снижение метаболической активности,



цитотоксичность ионов и выработка активных форм кислорода, инициируют и ускоряют нарушение целостности клеток и могут в конечном итоге привести к их гибели. Различные абиотические факторы могут вызывать сходные первичные физиологические эффекты, поскольку они влияют на одни и те же клеточные процессы. Это относится к дефициту влаги, засолению и замерзанию, все из которых вызывают снижение гидростатического давления (давление тургора, ЦР) и обезвоживание клеток. Вторичные физиологические эффекты, вызванные различными абиотическими дисбалансами, могут существенно перекрываться. Очевидно, что дисбаланс многих абиотических факторов снижает пролиферацию клеток, фотосинтез, целостность мембран и стабильность белков, а также индуцирует выработку активных форм кислорода (АФК), окислительное повреждение и гибель клеток.

### **Температурный стресс**

Мезофитные растения (адаптированные к умеренным условиям, которые не являются ни чрезмерно влажными, ни сухими) имеют относительно узкий диапазон температур около 10°C для оптимального роста и развития. За пределами этого диапазона происходят различные повреждения в зависимости от величины и продолжительности колебаний температуры. Есть три типа температурного стресса: высокие температуры, низкие температуры выше точки замерзания и температуры ниже точки замерзания. Наиболее активно растущие ткани высших растений способны выдерживать длительное воздействие **температур выше 45°C** или даже короткое воздействие температур 55°C или выше. Однако нерастущие клетки или обезвоженные ткани (например, семена и пыльца) остаются жизнеспособными при гораздо более высоких температурах. Пыльцевые зерна некоторых видов могут выдерживать температуру 70°C, а некоторые сухие семена могут выдерживать температуру до 120°C.

Большинство растений, имеющих доступ к обильному количеству воды, способны поддерживать температуру листьев ниже 45°C путем испарительного охлаждения даже при повышенных температурах окружающей среды. Однако высокие температуры листьев в сочетании с минимальным испарительным охлаждением вызывают **тепловой стресс**. Температура листьев может подниматься на 4-5°C выше температуры окружающего воздуха при ярком солнечном свете ближе к полудню, когда дефицит почвенной влаги вызывает частичное закрытие устьиц или когда высокая относительная влажность уменьшает градиент, приводящий к испарительному охлаждению. Повышение температуры листьев в течение дня может быть более выраженным у растений, испытывающих засуху.

Растительные мембраны состоят из липидного бислоя с вкраплениями белков и стеринов, и любой абиотический фактор, изменяющий свойства мембран, может нарушить клеточные процессы. Высокие температуры вызывают увеличение текучести мембранных липидов и снижение прочности водородных связей и электростатических взаимодействий между полярными группами белков в водной фазе мембраны. Таким образом, высокие температуры изменяют состав и структуру мембраны и могут вызвать утечку ионов. Высокие температуры также могут привести к потере трехмерной структуры, необходимой для правильного функционирования ферментов или структурных клеточных компонентов, что приводит к потере надлежащей структуры и активности ферментов. Неправильно



свернутые белки часто агрегируются и осаждаются, создавая серьезные проблемы внутри клетки.

**Фотосинтез и дыхание** тормозятся температурным стрессом. Как правило, скорость фотосинтеза подавляется высокими температурами в большей степени, чем скорость дыхания.

Этот дисбаланс между фотосинтезом и дыханием является одной из основных причин пагубного воздействия высоких температур. На отдельном растении листья, растущие в тени, имеют более низкую точку температурной компенсации, чем листья, которые подвергаются воздействию солнца (и тепла).

**Температура заморозания** приводит к образованию внутри- и внеклеточных кристаллов льда. Внутриклеточное образование льда физически режет мембраны и органеллы. Внеклеточные кристаллы льда, которые обычно образуются до того, как содержимое клеток заморознет, могут не вызывать немедленного физического повреждения клеток, но они вызывают клеточное обезвоживание. Это связано с тем, что образование льда существенно снижает потенциал воды ( $\Psi_w$ ) в апопласте, что приводит к градиенту от высокого  $\Psi_w$  в симпласте до низкого  $\Psi_w$  в апопласте. Следовательно, вода перемещается из симпласта в апопласт, что приводит к обезвоживанию клеток. Клетки, которые уже обезвожены, например, в семенах и пыльце, относительно меньше подвержены образованию кристаллов льда. Лед обычно образуется сначала в межклеточных пространствах и в сосудах ксилемы, по которым лед может быстро распространяться. Это образование льда не смертельно для выносливых растений, и ткань полностью восстанавливается при нагревании. Однако, когда растения подвергаются воздействию низких температур в течение длительного периода, рост внеклеточных кристаллов льда приводит к физическому разрушению мембран и чрезмерному обезвоживанию.

### **Дисбаланс элементов питания**

Дисбаланс содержания элементов питания в почве может влиять на рост растений либо косвенно, влияя на уровень питания растений или поглощение воды, либо напрямую, через токсическое воздействие на клетки растений.

Некоторые аномалии, связанные с элементарным составом почв, могут привести к стрессу растений, включая высокие концентрации солей (например,  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$ ) и токсичных ионов (например, As и Cd), а также низкие концентрации основных минеральных питательных веществ, таких как  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ , N и P. Термин "засоление" используется для описания чрезмерного накопления солей в почвенном растворе. **Стресс засоления** имеет два компонента: неспецифический осмотический стресс, который вызывает дефицит воды, и специфические ионные эффекты, возникающие в результате накопления токсичных ионов, которые нарушают усвоение питательных веществ и приводят к цитотоксичности.

При высоких концентрациях апопластический  $\text{Na}^+$  конкурирует за участки на транспортных белках, которые необходимы для поглощения  $\text{K}^+$ . Кроме того,  $\text{Na}^+$  вытесняет  $\text{Ca}^{2+}$  из участков на клеточной стенке, снижая активность  $\text{Ca}^{2+}$  в апопласте и приводя к большему притоку  $\text{Na}^+$ , предположительно через неселективные катионные каналы.