

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ ГИДРО- И АМФИБИОНТОВ В ЦИРКУЛЯЦИИ ТРЕМАТОДОЗОВ ДОМАШНИХ ПТИЦ НА ТЕРРИТОРИИ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

**Игнаткин Денис Сергеевич**, кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры «Биология, ветеринарная генетика, паразитология и экология»

**Романова Елена Михайловна**, доктор биологических наук, профессор, заведующая кафедрой «Биология, ветеринарная генетика, паразитология и экология»

**Индирякова Татьяна Анатольевна**, кандидат биологических наук, доцент кафедры «Биология, ветеринарная генетика, паразитология и экология»

ФГБОУ ВПО «Ульяновская ГСХА им. П. А. Столыпина»

432017, г. Ульяновск, бульвар Новый Венец, 1; тел.: 8(84663) 559538;

e-mail: ignatkin82@yandex.ru

**Ключевые слова:** биологическая опасность, паразитарное загрязнение, метацеркарии, биогельминты, биоэлиминаторы трематод, трематодозы птиц.

Изложены результаты исследования метацеркарной инвазии наиболее массовых групп гидробионтов в Ульяновской области, представляющих потенциальную опасность заражения трематодозами домашней птицы. Отмечено как минимум 23 вида трематод, способных вызывать соответствующие трематодозы у домашней птицы, и один вид скребней. Дана оценка уровня биологической опасности естественных кормовых региональных ресурсов водоемов.

### Введение

Ликвидация очагов инвазии и предотвращение возможности появления новых должны основываться, в первую очередь, на принципе разобщения фаз в жизненном цикле паразита. Перспективной по борьбе с трематодозами является их экологическая профилактика, главной задачей которой является разработка и обоснование возможных способов повышения элиминационного потенциала гидробиоценоза. При увеличении численности активных и пассивных элиминаторов личинок трематод появляется возможность контроля численности гемипопуляций этих биогельминтов, а следовательно, и снижение (в хозяйственно значимом масштабе) уровня паразитарной заболеваемости домашней птицы. Однако при этом должны быть просчитаны масштабность мероприятий, их систематичность и дифференцированный подход к профилактике различных трематодозов [1-8].

В связи с этим нами была поставлена **цель** - исследовать спонтанную зараженность отдельных групп гидробионтов в водоемах Ульяновской области инвазионны-

ми личинками гельминтов, представляющих опасность заражения домашней птицы.

### Объекты и методы исследований

Материал для исследований был собран в 26 водоемах региона в 2006-2012 гг. Обнаружение и идентификацию личинок гельминтов в промежуточных хозяевах проводили компрессорным методом. Для этого были собраны и исследованы 12867 моллюсков 22 видов: *Lymnaea stagnalis* (Linne, 1758), *Lymnaea ovata* (Draparnaud, 1805), *Lymnaea auricularia* (Linne, 1758), *Lymnaea palustris* (O.F.Müller, 1774), *Lymnaea corvus* (Gmelin, 1791), *Physa fontinalis* (Linne, 1758), *Aplexa hypnorum* (Linne, 1758), *Planorbis corneus* (Linne, 1758), *Planorbis planorbis* (Linne, 1758), *Planorbis carinatus* (O.F.Müller, 1774), *Bithynia tentaculata* (Linne, 1758), *Codiella inflata* Hansen, 1845, *Viviparus viviparus* (Linne, 1758), *Viviparus contectus* (Millet, 1813), *Succinea putris* (Linne, 1758), *Sphaerium nucleus* (Studer, 1820), *Sphaerium corneum* (Linne, 1758), *Pisidium inflatum* (Muhlfeld in Porro, 1838), *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), *Anodonta cygnea* (Linne, 1758), *Unio pictorum* (Linne, 1758).

Таблица 1

Трематоды, паразитирующие у домашней птицы, и видовой состав их промежуточных хозяев

№	Трематода	Первый промежуточный хозяин	Второй промежуточный хозяин
1.	<i>E. robustum</i>	<i>L. stagnalis</i> , <i>V. contectus</i>	<i>L. palustris</i> , <i>L. auricularia</i> , <i>P. planorbis</i> , <i>V. contectu</i> , <i>A. cygnea</i> ; <i>R. temporaria</i> , <i>N. natrrix</i>
2.	<i>E. aconiatum</i>	<i>P. planorbis</i>	<i>L. corvus</i> , <i>C. inflata</i>
3.	<i>H. conoideum</i>	<i>L. stagnalis</i> , <i>L. palustris</i> , <i>L. auricularia</i> , <i>L. ovata</i> , <i>P. corneus</i> , <i>P. planorbis</i> , <i>V. viviparus</i>	<i>L. stagnalis</i> , <i>L. auricularia</i> , <i>L. ovata</i> , <i>Ph. fontinalis</i> , <i>P. corneus</i> , <i>A. vortex</i> , <i>B. tentaculata</i> , <i>Sph. nucleus</i> , <i>P. inflatum</i> , <i>D. polymorpha</i>
4.	<i>N. echinatoides</i>	<i>L. stagnalis</i> , <i>V. viviparus</i>	<i>Sph. nucleus</i> , <i>P. inflatum</i> , <i>D. polymorpha</i>
5.	<i>P. elegans</i>	<i>L. stagnalis</i> , <i>L. corvus</i> , <i>L. palustris</i>	Odonata
6.	<i>P. laricola</i>	<i>L. stagnalis</i> , <i>L. palustris</i> , <i>L. ovata</i>	<i>L. stagnalis</i> , <i>L. ovata</i>
7.	<i>P. multiglandularis</i>	<i>L. stagnalis</i> , <i>L. palustris</i> , <i>P. corneus</i>	<i>L. ovata</i>
8.	<i>Lecithodollfusia sp.</i>	?	<i>B. tentaculata</i>
9.	<i>Plagiorchis sp.</i>	?	<i>Sialis sp.</i>
10.	<i>N. attenuatus</i>	<i>L. stagnalis</i> , <i>L. ovata</i>	—
11.	<i>N. ephemera</i>	<i>P. corneus</i>	—
12.	<i>Notocotylus sp.</i>	<i>V. viviparus</i>	—
13.	<i>L. constantiae</i>	<i>V. viviparus</i> , <i>V. contectus</i>	
14.	<i>Leucochloridiomorpha sp.</i>	<i>V. viviparus</i>	
15.	<i>L. problematicum</i>	<i>Succinea putris</i>	
16.	<i>Psilotrema sp.</i>	<i>L. stagnalis</i>	—
17.	<i>Metorchis sp.</i>	<i>B. tentaculata</i>	Cyprinidae
18.	<i>A. minor</i>	<i>P. planorbis</i> <sup>2</sup>	<i>L. palustris</i> ; <i>Glossiphonia sp.</i>
19.	<i>C. cornutus</i>	<i>L. stagnalis</i>	<i>L. stagnalis</i> , <i>L. palustris</i> , <i>L. ovata</i> , <i>P. corneus</i>
20.	<i>Diplostomum sp. I</i>	<i>L. stagnalis</i> , <i>L. palustris</i> , <i>L. auricularia</i>	Cyprinidae
21.	<i>Diplostomum sp. II</i>	<i>L. ovata</i>	Cyprinidae
22.	<i>Trichobilharzia sp.</i>	<i>L. stagnalis</i>	—
23.	<i>B. polonica</i>	<i>L. stagnalis</i> , <i>P. planorbis</i>	—

Также дополнительно исследовались личинки насекомых (стрекозы *Odonata* Fabricius, 1793, вислоккрылки *Sialis sp.* Latreille, 1802, комары-звонцы *Chironomus sp.*), имаго насекомых (жуки-плавунцы *Dytiscus sp.* Linne, 1758, гребляки *Corixidae* Leach, 1815, гладыши *Notonecta glauca* Linne, 1758), ракообразные (бокоплавы *Gammarus sp.*, водяные ослики *Asellus aquaticus* (Linne, 1758), пиявки (малые ложноконские *Herpobdella octoculata* (Linne, 1758), улитковые *Glossiphonia complanata* (Linne, 1758), рыбы (плотва *Rutilus rutilus* (Linne, 1758), густера *Blicca bjoerkna* (Linne, 1758), синец *Ballerus ballerus* (Linne, 1758), серебряный карась

*Carassius gibelio* (Bloch, 1782), окунь *Perca fluviatilis* (Linne, 1758), головешка-ротан *Perccottus glenii*, Dybowski, 1877). Также исследовались амфибии (травяные лягушки *Rana temporaria* (Linne, 1758) и рептилии (уж обыкновенный *Natrix natrix* (Linne, 1758).

Сбор крупных пресноводных моллюсков, амфибий и рептилий осуществляли вручную, остальных гидробионтов собирали путем кошения сачком по подводной растительности. Для промывки грунта использовали скребок с отверстиями, не превышавшими 2 мм в диаметре.

Для количественной характеристики инвазированности животных личинками

трематод определяли экстенсивность инвазии (ЭИ, в %).

### Результаты исследований

Многие виды трематод, из числа выявленных нами у моллюсков, на стадии мари-ты способны вызывать тяжелые инвазионные заболевания домашней птицы, особенно водоплавающей. Отмечено как минимум 23 вида трематод, способных вызывать соответствующие трематодозы у домашней птицы, и один вид скребней.

У популяций моллюсков *L. stagnalis* на территории Ульяновской области отмечено четыре вида метацеркарий трематод, у моллюсков *L. ovata* – три вида, у моллюсков *L. palustris*, *L. auricularia*, *P. corneus*, *B. tentaculata*, *Sph. nucleus*, *P. inflatum* и *D. polymorpha* – по два вида, у остальных моллюсков по одному виду (табл. 1).

У моллюсков *L. stagnalis* чаще всего отмечались метацеркарии *Cotylurus cornutus* (Rudolphi, 1808) Szidat, 1928 (ЭИ –  $2,16 \pm 0,9$  %). Единично встречались метацеркарии *Echinoparyphium aconiatum* Dietz, 1909 у *L. corvus*. У моллюсков *L. palustris* также отмечались метацеркарии *C. cornutus* (по  $3,0 \pm 2,7$  %).

Моллюски *L. auricularia* были заражены метацеркариями *Echinostoma robustum* Yamaguti, 1935 ( $8,1 \pm 5,8$  %) и *Hypoderaeum conoideum* (Bloch, 1782) Dietz, 1909 ( $4,7 \pm 4,5$  %). При этом у личинок трематод *E. robustum* часто наблюдали явление амфиксии, когда зрелые церкарии эхиностом инцистировались, не покидая тело моллюска, т.е. использовали его в качестве первого и второго промежуточного хозяина.

Моллюски *L. ovata* были инвазированы преимущественно метацеркариями *Plagiorchis laricola* Skrjabin, 1924 ( $4,7 \pm 0,5$  %) и *H. conoideum* ( $4,6 \pm 0,4$  %). У одного моллюска *Ph. fontinalis* обнаружены метацеркарии *H. conoideum*.

Отмечено, что прудовики имеют почти повсеместное распространение, населяя водоемы Среднего Поволжья [3, 9], и являются основным фактором передачи эхиностоматидозов домашней птице.

Среди моллюсков *P. corneus* отмечены метацеркарии *H. conoideum* и *C. cornutus* (по

$0,3 \pm 0,2$  %).

У моллюсков *P. planorbis* было отмечено паразитирование метацеркариев *E. robustum* (ЭИ –  $0,4 \pm 0,4$  %). Среди *A. vortex* отмечались инвазии метацеркариями *H. conoideum* (у трех моллюсков).

Из метацеркарий у *B. tentaculata* были обнаружены *H. conoideum* (ЭИ –  $2,7 \pm 1,2$  %) и *Lecithodolfulsia* sp. (ЭИ –  $2,9 \pm 1,2$  %). У *C. inflata* нами были отмечены метацеркарии *E. aconiatum* (ЭИ –  $5,0 \pm 4,0$  %).

Кроме того, повсеместно распространенной у *V. contectus* является инвазия особой инвазионной формой личинок трематод – церкариееумами *Leucochloridiomorpha constantiae* (Müller, 1935) Gover, 1938 (ЭИ –  $33,6 \pm 8,9$  %), у *V. viviparus* ЭИ церкариееумами *L. constantiae* составила  $0,9 \pm 0,6$  %. Метацеркарная инвазия *E. robustum* у моллюсков *V. contectus* встречалась в  $0,9 \pm 0,8$  % случаев.

У *S. putris* отмечено паразитирование одного вида трематод – *Leucochloridium problematicum* Magath, 1920, церкариееумы которых отмечены у  $6,1 \pm 2,1$  % моллюсков, которые являются массовыми наземными моллюсками, обитающими во влажных прибрежных зонах водоемов. Данное обстоятельство делает их опасным фактором в кормовой передаче этого трематодоза домашним птицам.

У *Sph. nucleus* отмечено инвазирование тремя видами метацеркариев: *H. conoideum* (ЭИ –  $12,3 \pm 5,8$  %), *Neocanthoparyphium echinatoides* (de Filippi, 1854) Odening, 1962 (ЭИ –  $4,9 \pm 3,8$  %), *Metacercariae* sp. I (ЭИ –  $0,8 \pm 0,7$  %). У *Sph. corneum* обнаружен один вид стилетного метацеркария – *Metacercariae* sp. II (ЭИ –  $1,4 \pm 1,2$  %).

Среди *P. inflatum* метацеркарии обнаружены у двух моллюсков. Выявлены инвазии *H. conoideum* и *N. echinatoides*. Тот факт, что у моллюсков сем. Pisidiidae на территории Ульяновской области выявлены только метацеркарные инвазии, подчеркивает большее значение мелких двустворчатых моллюсков как вторых промежуточных, нежели как первых промежуточных хозяев в региональном масштабе.

Среди *D. polymorpha* выявлено  $4,9 \pm 2,2$  % инвазированных особей. У

дрейссен отмечались только метацеркарные инвазии: *H. conoideum* и *Echinostomatae gen. sp.* (ЭИ составила по  $2,4 \pm 1,6$  %), *N. echinotoides* (ЭИ –  $0,5 \pm 0,4$  %). В связи с тем, что дрейссены занимают доминирующую позицию в структуре биомассы малакофауны Куйбышевского водохранилища и ее притоков, в т.ч. р. Свияга [2], их также следует рассматривать одними из основных групп гидробионтов, участвующих в циркуляции в экосистемах области эхиностоматидозов водоплавающих птиц.

У беззубок *A. cygnea* метацеркарии *E. robustum* были обильны в тканях мантии и отмечались только в р. Урень.

Трематодозные инвазии не были обнаружены у *A. hypnorum*, *U. pictorum*. Отсутствие случаев трематодозной инвазии у *A. hypnorum* можно объяснить небольшим числом обнаруженных и исследованных нами особей. Ранее было показано, что для этого вида моллюсков характерна низкая степень экстенсивности инвазии, выявляемая только при значительном объеме выборки. Наши данные, свидетельствующие об отсутствии инвазирования моллюсков сем. *Unionidae* личинками трематод, согласуются с аналогичными результатами, полученными другими авторами [10].

В целом инвазии личинками трематод отмечены у 20,2 %; церкарии и партениты выявлены у 16,0 %, метацеркарии – у 4,4 % моллюсков.

У улитковых пиявок часто встречались метацеркарии *Apatemon minor* Yamaguti, 1933, в некоторых водоемах достигая заражения всей популяции (в среднем по  $4 \pm 2$  личинки в каждой). У 22% личинок вислокрылок отмечены метацеркарии *Plagiorchis sp.* по 1-2 личинки в одном насекомом.

В хрусталике глаз плотвы на реке Урень выявлены метацеркарии *Diplostomum sp.* (ЭИ – 25,3 %). Потенциально неблагоприятными по диплостомозам могут быть все водоемы, в которых обитают моллюски р. *Lymnaea* и которые хотя бы изредка посещаются рыбадыными птицами, выступающими окончательными хозяевами диплостомид. Среди карповых рыб Куйбышевского водохранилища у густеры нами отмечал-

ся диплостомоз почти у всех исследованных особей, у синца в 42 % случаев, у серебряного карася в 23 %, у окуня и головешки инвазия не отмечалась. У всех особей густеры и синца отмечался тетракотилез.

Исследованные бокоплавцы, малые ложноконские пиявки, жуки-плавунцы, палочники, гребляки и гладыши оказались свободными от инвазии.

Водяные ослики в биоценозах малых рек заражены в 21% случаев личинками скребней *Filicollis anatis* (Schrank, 1788), при этом отмечалось по 1-2 личинки паразита в одном рачке. Необходимо отметить, что водяные ослики наряду с бокоплавцами доминировали по численности среди остальной мезофауны в местах, где на дне водоема была обильна листва кустарников и помет птиц, которые представляют собой лучший питательный материал для рачков. Так, плотность популяции этих ракообразных на мелководье составляла несколько десятков на один квадратный метр.

Источником распространения филиколлеза служат инвазированные утки и гуси, а также разные дикие водоплавающие птицы (утки, гуси, лысухи и др.), которые способны распространять филиколлез на значительные расстояния [11].

Метацеркарии *E. robustum* были обильны в различных тканях травяных лягушек и жировом теле кишечника водяного ужа (р. Урень). Обнаружение метацеркарий *E. robustum* у водяного ужа на территории России, вероятно, отмечено впервые [12].

Следует отметить, что значительную гельминтозную опасность представляют личинки сем. *Strigeidae*, паразитирующие в фазе мариты у широкого спектра птиц. Семь морфотипов личинок этих трематод встречались на стадии партенит и церкарий у моллюсков *L. ovate*, *P. planorbis*, *A. vortex*, *V. viviparus* и *V. contectus*.

Существенную роль в распространении трематод сем. *Lecithodendriidae* Odhner, 1911, вероятно, играют насекомые, ларвальные фазы развития которых проходят в водной среде, так как в ряде стадий текучих и стоячих водоемов у моллюсков *B. tentaculata* отмечалось четыре морфотипа церка-

рий и партенит этих трематод.

Амфибии и рыбы участвуют в циркуляции трематод *сем. Cyatocotylidae* (Mühling, 1898) Roche, 1926, способных паразитировать на стадии мариты у крачек. Три морфотипа церкарий этих трематод отмечены у моллюсков *B. tentaculata*, *L. ovate*, *V. viviparus*.

#### Выводы

Таким образом, к наиболее распространенным инвазионным личинкам биогельминтов в водоемах Ульяновской области можно отнести трематод, являющихся возбудителями эхиностоматидозов, стригидозов, циатокотилидозов, лейкохлоридиоморфидозов, нотокотилидозов, плягиорхозов, меторхозов, диплостомозов. Вместе с тем, следует обратить внимание на эпизоотические предпосылки циркуляции в мелких водоемах возбудителей филиколлеза.

Учитывая широкую экологическую валентность и массовость моллюсков, широкий видовой состав выявленных в них метацеркариев, экстенсивность инвазии, патогенность трематод для домашней птицы, можно заключить, что наиболее опасными кормовыми объектами являются моллюски *L. stagnalis*, *L. ovata*, *L. auricularia*, *P. corneus*, *B. tentaculata*, *Sphaerium nucleus*, *P. inflatum* и *D. polymorpha*.

Отмеченные в качестве промежуточных хозяев гельминтов гидро- и амфибионты, являются основным передаточным звеном в распространении опасных заболеваний домашних птиц, прежде всего трематодозов. Поэтому их использование в качестве кормового биоресурса домашней птице в условиях естественных водоемов должно быть по возможности исключено, а использование в качестве биоэлиминаторов ларвальных форм гельминтов птиц, соответственно, ограничено.

#### Библиографический список

1. Структура трематодофауны и механизмы ее циркуляции на территории Ульяновской области / Д. С. Игнаткин, Е. М. Романова, М. А. Видеркер, В. В. Романов, Т. Г. Баева, А. Е. Щеголенкова // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. – 2014. – №1 (25).- С. 47-50.

2. Эпизоотологические и экологические аспекты трематодозов в Ульяновской области / Д. С. Игнаткин, Е. М. Романова, Т. А. Индирякова, М. А. Видеркер // Ветеринарный врач.–2008.–№ 4.–С. 53–55.

3. Роль моллюсков рода LYMNAEA в формировании очагов трематодозной инвазии в Ульяновской области / Д. С. Игнаткин, Е. М. Романова, Т. А. Индирякова, М. А. Видеркер // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности.–2007.–№ 2.–С. 60–65.

4. Романова, Е. М. Роль амфибий в циркуляции гельминтофауны в зоне Среднего Поволжья / Е.М. Романова, Т.А. Индирякова, Е.А. Матвеева // Вестник ветеринарии.–2009.–Том 51, № 4.–С. 45–52.

5. Индирякова, Т. А. Видовое разнообразие гельминтофауны амфибий на территории Ульяновской области / Т. А. Индирякова, Е. М. Романова, Е. А. Матвеева // Известия Оренбургского государственного аграрного университета.–2008.–Том 1, № 17-1.–С. 172–176.

6. Романова, Е. М. Паразитарные системы как индикатор состояния биоценоза / Е. М. Романова, Т. А. Индирякова, Е. А. Матвеева // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии.–2009.–№ 2(9).–С. 79–81.

7. Романова, Е. М. Биоресурсы класса HIRUDINEA в зоне Среднего Поволжья: экологическая значимость и перспективы использования / Е. М. Романова, О. М. Климина // Известия Самарского научного центра Российской академии наук.–2010.–Т. 12.–№ 1-1.–С. 208–211.

8. Индирякова, Т.А.. Оценка экологического состояния пригородных биотопов р. Свияга по показателям биоразнообразия паразитофауны *RANA RIDIBUNDA PALLAS*, 1971 / Т. А. Индирякова, Е. М. Романова, О. А. Индирякова // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии.–2012.–№1 (17).–С. 49–54.

9. Романова, Е. М. Распространение пресноводных моллюсков класса Gastropoda на территории Ульяновской области / Е. М. Романова, Д. С. Игнаткин, М. А. Видеркер

кер // Актуальные вопросы аграрной науки и образования: Материалы Международной научно-практической конференции – Ульяновск, 2008. – С. 171-174.

10. Куприянова-Шахматова, Р. А. Некоторые наблюдения по экологии личинок трематод / Р.А. Куприянова-Шахматова // Helminthologia. Tomus III. Bratislava, 1961. С. 193–200.

11. Петроченко, В. И. Гельминтозы птиц / В. И. Петроченко, Г. А. Котельников. - 2-е изд. перераб. и доп. – М.: Колос, 1976. – 351 с.

12. Судариков, В. Е. Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России / В. Е. Судариков, А. А. Шигин, Ю. В. Курочкин [и др.] – М.: Наука, 2002. – 298 с.

УДК 633.112 + 631.8

## ИЗМЕНЕНИЯ РЕАКЦИЙ РАСТЕНИЙ ПОД ДЕЙСТВИЕМ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА, ФИЗИЧЕСКИХ И ХИМИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ И УСТОЙЧИВОСТЬ К СТРЕССУ В ОНТОГЕНЕЗЕ ОЗИМЫХ КУЛЬТУР

**Костин Владимир Ильич**, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, заведующий кафедрой «Биология, химия и ТХППР»  
ФГБОУ ВПО «Ульяновская ГСХА им. П.А. Столыпина»  
432017, г. Ульяновск, бульвар Новый Венец, 1; тел.: +79063924220,  
e-mail: bio-kafedra@yandex.ru

**Ключевые слова:** морозо- и зимостойкость, чувствительность, устойчивость, связанная вода, организм – среда, сухая биомасса, выживаемость растений.

Результаты приведённых многолетних исследований показывают, что под действием физических факторов, регуляторов роста происходит увеличение криозащитных соединений, таких как свободные аминокислоты, редуцирующие сахара и пролин. Эти соединения способствуют увеличению связанной воды, оказывают влияние на процесс выживаемости, в результате создаются благоприятные условия для закалки и перезимовки озимых культур.

### Введение

Урожай озимых культур в значительной мере зависит от их способности противостоять неблагоприятным условиям зимовки. В естественных условиях устойчивость озимых к неблагоприятным зимним условиям определяется морозостойкостью, устойчивостью к вымоканию, выпреванию, ледяной корке, зимней засухе и т.д.

В процессе эволюции у озимых растений сформировалась способность закаливаться в неблагоприятных условиях. Морозо- и зимостойкость развивается в результате сложной и длительной подготовки растений к зиме.

В нашем регионе одной из главных причин повреждения и гибели озимых является вымерзание растений. Повреждения растений при низких отрицательных температурах часто ослабляют их устойчивость к губительному действию других факторов. В процессах стойкости к низким температурам большинство исследователей отдают предпочтение какой-либо одной стороне метаболизма.

В конечном счете, ту или иную продуктивность или скорость развития можно рассматривать как интегральную реакцию на воздействие внешних условий. Вместе с тем в системе «организм - среда» условия