

УДК 581.1:633.11

### СО<sub>2</sub>-ГАЗООБМЕН ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ ОСМОТИЧЕСКОГО ДАВЛЕНИЯ В КОРНЕВОЙ ЗОНЕ (ИМИТАЦИЯ ПОЧВЕННОЙ ЗАСУХИ)

Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ, Э. Н. АКАНОВ, Н. В. КОНДРАТЬЕВ, Н. М. КЛОЧКОВА

(Кафедра физиологии растений)

**В лабораторном опыте с целью предварительной оценки адаптивных возможностей растений двух сортов яровой пшеницы (Приокская и Энита) к действию стрессора (корневой засухи) с помощью разработанной газометрической установки изучали кинетический процесс СО<sub>2</sub>-газообмена модельных ценозов растений на свету и в темноте в ответ на ухудшение водоснабжения в корневой зоне. Адаптивные возможности растений к действию стрессора оценивали путем анализа кинетических кривых газообмена с учетом суточного баланса СО<sub>2</sub> при действии стрессора и в нормальных условиях. Для оценки устойчивости к корневой засухе в качестве осмотика использовали ПЭГ-6000, так как сахара быстро включается в углеродный метаболизм.**

Изменение фотосинтетического и дыхательного СО<sub>2</sub>-газообмена растений при неблагоприятных условиях, в том числе при обезвоживании, является одной из форм адаптивных реакций растений. Газообменная реакция формируется как результат действия различных взаимосвязанных внутренних систем регуляции растений, имеющих разное характерное время действия: от нескольких минут (электрофизиологическая и устьичная регуляции) до нескольких часов и суток (биохимическая и трофическая регуляции) [1].

Закономерным является вопрос об информативности данных о кинетике СО<sub>2</sub>-газообмена растений с точки зрения оценки адаптивных возможностей растений.

Кинетические кривые фотосинтеза привлекли к себе внимание в связи с исследованием явления раздражимости у растений. Показательным в этом отношении является цикл ра-

бот, выполненных в 60-70 годах в Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева [2, 3]. Анализ опытных данных, полученных на листьях растений фасоли, не позволил авторам установить какие-либо физиологические закономерности на основании амплитудных или временных параметров кинетического процесса СО<sub>2</sub>-газообмена.

Недостатком выполненных исследований было отсутствие данных о темновой компоненте СО<sub>2</sub>-газообмена, в то время как физиологические процессы, проходящие в темноте, несомненно, связаны в общем метаболическом цикле с фотосинтетическим процессом, и поэтому адаптационный эффект определяется в конечном итоге суточным метаболизмом, обусловленным процессами, проходящими как на свету, так и в темноте. К тому же результаты, полученные с помощью такого фрагментарного

объекта, каким является отдельный лист, трудно соотносить с характеристиками более сложного объекта — ценоза, на уровне которого реализуется адаптивный потенциал.

Авторы поставили цель в ходе серии лабораторных опытов исследовать на ценогическом уровне информационный ресурс, который заключен в данных о  $\text{CO}_2$ -газообмене растений в период действия стресса и который можно использовать для оценки адаптивных возможностей растений яровой пшеницы противостоять действию такого рода стрессовой нагрузки, как ранняя корневая засуха.

### Методика

Объектом исследований были растения яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) двух сортов Энита и Приокская. Кинетическим испытаниям подвергали молодые 10-дневные растения. До начала лабораторных исследований растения в течение 10 дней, от замачивания семян до полностью развернутого 1-го листа длиной 6—12 см, подращивали на дистиллированной воде в камере фитотрона с регулируемым

условиями: освещенность 18 клк (лампа ДРИ-2000-6), фотопериод — 16 ч, температура воздуха днем — 22—23°C, ночью — 18°C, влажность воздуха — 40-50% круглосуточно. Использовали семена 1-го класса, выравненные по фракции 2,2-2,5 мм.

Семена растений замачивали в чашках Петри по 30 шт. в каждой чашке. Всего таких чашек было 36: по 18 чашек для каждого из двух сортов. По истечении указанного 10-дневного срока в каждой чашке в результате переплетения корней формировалась компактная группа растений, которая являлась объектом кинетических испытаний в качестве приближенной модели микроценоза.

Очередной модельный микроценоз, подлежащий кинетическим испытаниям, переносили из чашки Петри, в которой его подращивали, в специально разработанную лабораторную газометрическую установку (рис. 1) в гнездо с таким же диаметром, как у чашки Петри, заполненное водным раствором и расположенное внутри герметической камеры. Верхняя прозрачная часть камеры объемом 6,6 дм<sup>3</sup>

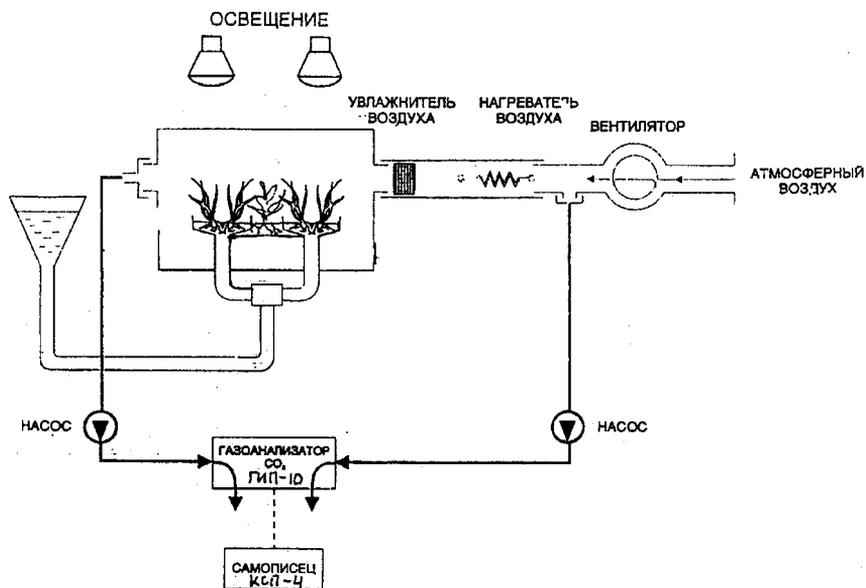


Рис. 1. Принципиальная схема установки для измерения кинетики  $\text{CO}_2$ -газообмена микроценозов

соединялась с нижней частью посредством герметичного уплотнения. Обе части камеры легко разъединяли при каждой очередной замене прошедших испытание растений на новые. Камеру непрерывно продували атмосферным воздухом с расходом  $200 \text{ дм}^3\text{-ч}^{-1}$ . В потоке воздуха, создаваемом вентилятором, были установлены нагреватель и увлажнитель, с помощью которых регулировали температуру и влажность воздуха в камере. Во время измерений эти параметры поддерживали на уровне соответственно  $22-25^\circ\text{C}$  и  $50-60\%$ . Камеру освещали лампой ДРИ-2000-6, которая создавала освещенность 18 клк. Следовательно, климатические условия в камере во время измерения были такими же, как в период подрачивания, т. е. измеряли  $\text{CO}_2$ -газообмен растений, адаптированных к условиям измерения. Кинетический процесс инициировали быстрой за время не более 30 с заменой водного раствора на соответствующий осмотический раствор.

Испытаниям подвергали описанные выше микроценозы на трех разных осмотических растворах с осмотическим давлением 0,5, 1,0 и 1,5 МПа, в 3-кратной повторности и в 2 вариантах: в одном — с помощью раствора сахарозы, в другом — ПЭГ-6000. Последний вариант испытывали с целью проверки предположения о возможном использовании растениями сахарозы в качестве питательного субстрата.

$\text{CO}_2$ -газообмен микроценоза, находящегося в камере, измеряли по методу проточной системы с помощью ИК-газоанализатора ГИП-10 ( $0-50 \text{ ppm CO}_2$ ). С учетом расхода потока воздуха через камеру и постоянства  $\text{CO}_2$  на входе в камеру ( $320 \text{ ppm}$ ) шкала самописца КПС-4 была проградуирована непосредственно в единицах интенсивности  $\text{CO}_2$ -газообмена —  $\text{мг CO}_2\text{-ч}^{-1}$ .

Весь процесс непрерывного измерения  $\text{CO}_2$ -газообмена и соответствен-

но его записи продолжались в течение 3-4 ч. Последовательность измерений  $\text{CO}_2$ -газообмена в опыте была следующей: вначале, в течение 15–20 мин после помещения растений в камеру и ее герметизации, при выключенном освещении записывали интенсивность  $\text{CO}_2$ -газообмена в условиях темноты (с корневой системой растений, находящейся в воде). Затем включали лампу и в течение 1,5–2 ч записывали кинетический процесс перехода  $\text{CO}_2$ -газообмена из темноты на свет. После того как уровень газообмена стабилизировался, из корневой системы через воронку сливали воду и подавали раствор осмотика. Сопутствующий этому стрессовому воздействию кинетический процесс  $\text{CO}_2$ -газообмена также непрерывно записывали в течение 1-1,5 ч до момента установления нового стабильного состояния газообмена. И в завершение выключали свет и в течение 20–30 мин записывали кинетический процесс перехода  $\text{CO}_2$ -газообмена из условий освещения в темноту.

## Результаты

Во всех испытанных вариантах осмотическое воздействие на корневую систему растений сопровождалось кинетическим процессом изменения  $\text{CO}_2$ -газообмена микроценозов, подобным тому, который представлен на рис. 2 в виде непрерывной развернутой во времени записи на ленте самописца.

С помощью описанной выше (см. рис. 1) лабораторной газометрической установки для каждого микроценоза в процессе измерений варьировали два фактора: освещение (включено или выключено) и корневая среда (вода или водный раствор плазмолитика). Выдерживали определенную последовательность в сочетании факторов, обозначенную на рис. 2 цифрами: 1 (темнота + вода), 2 (свет + вода), 3 (свет + раствор плазмолитика), 4

(темнота + раствор плазмолитика). Поскольку изменение каждого фактора (света и корневой среды) проводили ступенчато по типу «включено-выключено», то на кинетическом графике  $\text{CO}_2$ -газообмена в пределах каждого отмеченного цифрой временного интервала можно выделить два разных участка, каждый из которых характеризует функционирование фотосинтетической и дыхательной системы растений в одном из двух режимов: переходном (примерно, в течение 1,5 ч) и установившемся. В установившемся режиме, когда интенсивность  $\text{CO}_2$ -газообмена стабилизируется, проводят непрерывную в течение 0,5 ч запись.

В переходном режиме, сопровождающем включение света, во всех испытанных вариантах первоначально наблюдается некоторая активация  $\text{CO}_2$ -газообмена, затем газообмен плавно снижается и стабилизируется на определенном уровне. В то же время обратный переход из света в темноту происходит более однозначно, плавно достигая стабильного уровня, соответствующего интенсивности темнового дыхания.

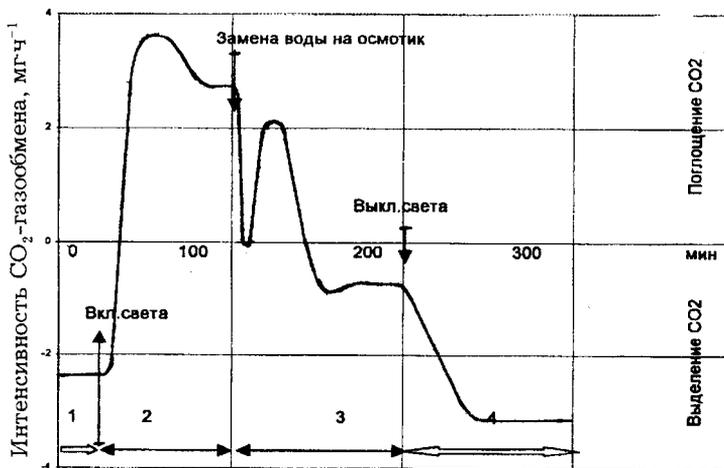
Переходный процесс, вызванный заменой воды на раствор плазмолитика, сопровождается быстрым (в течение

2~5 мин) снижением интенсивности  $\text{CO}_2$ -газообмена на свету. Такой эффект, по-видимому, связан с увеличением дыхательной активности растений за счет аэрации корней (слив воды).

Записанные графики кинетического процесса  $\text{CO}_2$ -газообмена в переходных режимах во всех испытанных вариантах однотипны и подобны изображенному на рис. 2. При этом в количественных оценках амплитудных и временных параметров переходного режима у двух испытанных сортов не выявлено существенных сортовых различий, связанных с действием осмотического фактора, равно как и светового.

В то же время сопоставление уровней установившегося  $\text{CO}_2$ -газообмена в условиях отсутствия стрессового воздействия и при его наличии позволяет выявить некоторые закономерности. В табл. 1 и 2 приведены установившиеся величины  $\text{CO}_2$ -газообмена, микроценозов растений в стабильных условиях в контрольном (на воде) и опытном (на растворе плазмолитика) вариантах.

Как видно, во всех вариантах ухудшение водоснабжения (действие осмотика) корней приводит к резкому снижению  $\text{CO}_2$ -газообмена на свету, в то время как в этих же обстоятельст-



**Рис. 2.** Кинетика фотосинтетического и дыхательного  $\text{CO}_2$ -газообмена микроценоза молодых растений (30 шт.) яровой пшеницы Приокская при быстром изменении светового и осмотического факторов (сахароза 1,5 МПа)

⇨ темнота

Т а б л и ц а 1  
**Влияние раствора ПЭГ-6000**  
**на CO<sub>2</sub>-газообмен микроценозов яровой**  
**пшеницы (средние данные по трем**  
**повторностям)**

Осмогическое давление, МПа ПЭГ-6000	Сорт	Интенсивность CO <sub>2</sub> -газообмена на свету, мг · ч <sup>-1</sup>	Интенсивность CO <sub>2</sub> -газообмена в темноте, мг · ч <sup>-1</sup>
0,5	Приокская	4,6/0,2	-2,0/-1,8
	Энита	3,4/0,3	-1,9/-1,6
1,0	Приокская	3,8/-0,1	-1,45/-1,68
	Энита	2,4/0,3	-1,5/-1,5
1,5	Приокская	2,37/0	-1,32/-1,26
	Энита	2,0/0	-0,65/-0,7

Пр и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 2 в числителе — вода, в знаменателе — ПЭГ-6000.

Т а б л и ц а 2  
**Влияние раствора сахарозы**  
**на CO<sub>2</sub>-газообмен микроценозов яровой**  
**пшеницы (средние данные по трем**  
**повторностям)**

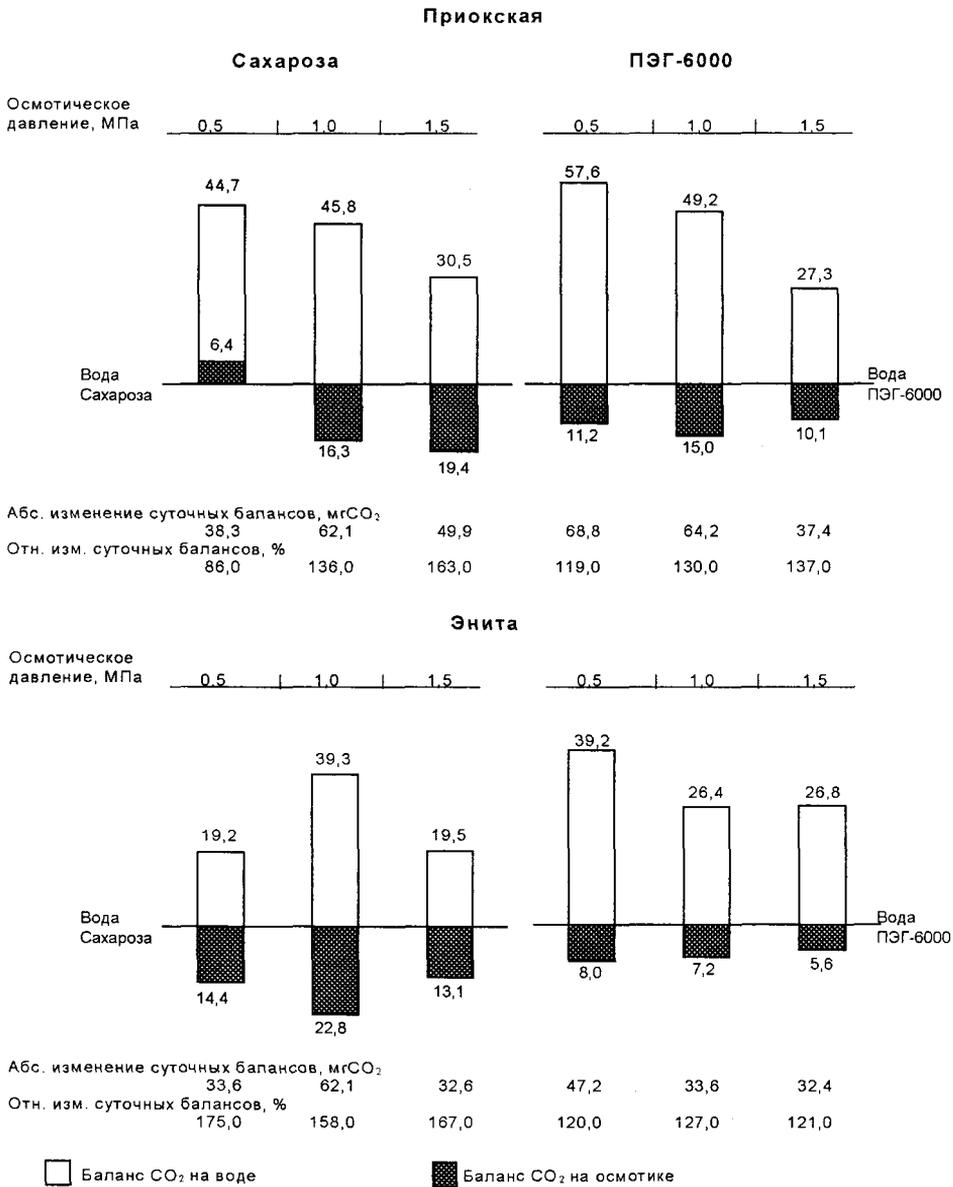
Осмогическое давление, МПа сахароза	Сорт	Интенсивность CO <sub>2</sub> -газообмена на свету, мг · ч <sup>-1</sup>	Интенсивность CO <sub>2</sub> -газообмена в темноте, мг · ч <sup>-1</sup>
0,5	Приокская	3,36/1,02	-1,14/-1,24
	Энита	1,80/0,12	-1,2/-2,04
1,0	Приокская	3,88/0,28	-2,04/-2,60
	Энита	3,64/0,04	-2,36/-2,92
1,5	Приокская	3,17/-0,51	-2,53/-3,45
	Энита	2,18/-0,27	-1,92/-2,18

вах дыхательная реакция является заметно более слабой: практически нейтральной на действие ПЭГ-6000 и с тенденцией к увеличению дыхания на 10—60% в вариантах с сахарозой. Относительно более активную роль сахарозы можно объяснить двумя причинами в темновом CO<sub>2</sub>-газообмене: проникновением в клеточные структу-

ры молекул сахарозы с последующим их быстрым включением в метаболизм и возможным усилением активности ризосферной микрофлоры, использующей сахарозу в качестве дополнительного питательного субстрата.

Из опытных данных следует, что в стрессовых условиях, вызванных корневой засухой, фотосинтетическая функция является более лабильной по сравнению с более консервативной дыхательной функцией. Такое изменение соотношения между интенсивностями двух основных процессов жизнедеятельности представляет собой вполне закономерную защитную реакцию, если учесть, что на фоне резкого ослабления синтетической функции растениям необходимо сохранить за счет дыхания энергетическую поддержку созданных за предшествующий период органических структур. В итоге под влиянием стресса происходит корректировка углеродного баланса, динамика которого в нормальных условиях у вегетирующих растений имеет положительную направленность.

Используя данные установившегося CIO<sub>2</sub>-газообмена (табл. 1, 2), можно рассчитать по вариантам величины суточных балансов CO<sub>2</sub>. Приходная (со знаком «+») статья каждого такого баланса получается как результат суммирования CO<sub>2</sub>-газообмена за световой период, а расходная статья (со знаком «-») — за темновой период. Результаты такого расчета для условий нашего эксперимента при фотопериоде 16 ч и продолжительности темновой фазы 8 ч представлены в виде диаграмм на рис. 3. Каждый столбец на диаграмме разделяется относительно нулевого уровня на две части: верхнюю — незаштрихованную, соответствующую контрольному (на воде) варианту, и нижнюю заштрихованную, соответствующую опытному варианту с определенным уров-



**Рис. 3.** Изменение суточного баланса  $\text{CO}_2$  у микроценозов молодых растений яровой пшеницы под влиянием осмотического фактора в корневой зоне

нем осмотического давления 0,5; 1,0; 1,5 МПа. Двумя цифрами у каждого столбца указана величина суточного углекислотного баланса микроценоза: одной — в контрольном варианте, когда корневая система находилась в

воде и другой — в опытном варианте после замены воды на соответствующий раствор осмотика.

Для того чтобы оценить степень изменчивости суточных балансов  $\text{CO}_2$  по вариантам на диаграммах, приве-

дены также абсолютные величины изменения балансов в мг  $\text{CO}_2$ . В вариантах, в которых баланс в результате действия осмотика изменяет знак с положительного на отрицательный, абсолютная величина такого изменения рассчитана как арифметическая сумма двух балансов: контрольного (на воде) и соответствующего опытного. Там же приведены относительные величины таких изменений в процентах от исходного контрольного баланса.

Как видно, во всех вариантах под влиянием осмотического фактора резко изменяется суточный баланс. В варианте с растениями сорта Приокская при осмотическом давлении сахарозы 0,5 МПа суточный баланс снижается с уровня 44,7 мг  $\text{CO}_2$  до 6,4 мг. Во всех остальных вариантах происходит даже изменение направленности: с положительной, когда в нормальных условиях за счет фотосинтеза приходная статья заметно преобладает над расходной дыхательной, на противоположную — с преобладанием дыхательных затрат.

### Выводы

1. Изучение  $\text{CO}_2$ -газообмена модельных ценозов двух сортов яровой пшеницы (Приокская и Энита) подтвердило правомерность использования в лабораторных условиях для

предварительной оценки адаптивных возможностей растений к действию стрессора (в частности, корневой засухи) предложенных методических подходов и газометрической установки.

2. Оценку адаптивных возможностей растений к действию стрессора можно проводить по анализу кинетических кривых газообмена с учетом суточного баланса  $\text{CO}_2$  (при действии стрессора) и при нормальных условиях.

3. Для оценки устойчивости растений яровой пшеницы к корневой засухе в качестве осмотика предпочтительно использовать ПЭГ-6000, т. к. сахароза быстро включается в углеродный метаболизм растений.

4. В условиях лабораторного опыта не выявлено существенных различий в реакции изучавшихся сортов на действие осмотика; несколько лучшими были показатели  $\text{CO}_2$ -газообмена у сорта Приокская.

### ЛИТЕРАТУРА

1. **Беликов П. С., Моторина М. В., Курнова Е. Б.** Кратковременная активация фотосинтеза как проявление раздражимости у растений. — Изв. ТСХА, вып. 1, 1962, с. 47-60. — 2. **Беликов П. С., Моторина М. В.** Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних условий. — Докл. ТСХА, 1968, вып. 139, с. 273—285.

*Статья поступила  
14 мая 2003 г.*

### SUMMARY

$\text{CO}_2$ -gas Exchange of Spring wheat at change of Osmotic Pressure in Root zone (Imitation of soil Drought) In laboratory experiment kinetic process of  $\text{CO}_2$ -gas exchange if model coenosises of plants under light and in darkness is response to worse water supply in root zone was studied by worked out gasometric arrangement. The aim of the experiment was to give preliminary estimation of adaptive possibilities in two varieties of spring wheat (Priokskaya and Enita) to the action of stressor (root drought).

Adaptive possibilities plants to the operation of stressor may be estimated by analysis of gas exchange curves taking into account daily balance of  $\text{CO}_2$  in the experiment (when stressor operates) and under control (normal conditions).

To estimate resistance to root drought it is better to use PSG-6000 as osmotic, because sucrose quickly takes part in carbon metabolism.