

РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ, ПРОСА И СОРГО НА ВНЕЗАПНОЕ ХЛОРИДНОЕ ЗАСОЛЕНИЕ

А. Е. ПЕТРОВ-СПИРИДОНОВ, Т. А. РЫБКИНА

(Кафедра физиологии растений)

Установлено, что наиболее чувствительным показателем солеустойчивости растений пшеницы, проса и сорго является отношение потока Na^+ в надземную часть к потоку Na^+ в корни. Большая солеустойчивость растений проса и пшеницы по сравнению с сорго обусловлена наличием у них механизма, контролирующего транспорт Na^+ из среды в надземные органы растений. Показано, что виды и сорта растений с большей относительной скоростью роста менее устойчивы к засолению, т. е. подтверждается общепризнанная биологическая закономерность обратной зависимости между скоростью роста организма и его устойчивостью к стрессовому фактору. Изучаемые виды растений по реакции на внезапное хлоридное засоление располагаются в следующий ряд: просо > пшеница > сорго.

При засолении основным фактором повреждения культурных растений является избыточное накопление ими ионов солей [12], в результате которого нарушается обмен веществ [10]. Поэтому решающее значение в условиях засоления для сохранения нормального функционирования растений приобретает регуляция транспорта ионов. Таким образом, солеустойчивость растений в значительной степени обусловлена их способностью поддерживать ионный гомеостаз [1, 7]. Существует несколько способов поддержания гомеостаза: 1 — полное исключение поглощения Na^+ ; 2 — частичное ограничение его поглощения; 3 — депонирование Na^+ в вакуолях; 4 — активное перемещение Na^+ из корней в побег и далее эвакуирование его из листьев с помощью железистых клеток, что характерно для соляноквых [13].

На организменном уровне солеустойчивость может формироваться за счет концентрирования солей в

тканях и частях клетки, не несущих большой метаболической нагрузки [3, 18]. Например, у наиболее устойчивых к избытку солей гликофитов засоряющие ионы локализируются преимущественно в корнях, представляющих для них своеобразный барьер, а у неустойчивых — в надземных органах [20]. Кроме того, солеустойчивые виды способны накапливать в вакуолях Na^+ из ксилемы и затем транспортировать его в среду [17, 24]. Предполагается, что они обладают высокоэффективным механизмом для откачивания ионов Na^+ [15].

Однако до сих пор не установлена прямая или обратная корреляция между солеустойчивостью и накоплением избыточных ионов [3]. Так, согласно [8, 16], более солеустойчивые виды растений накапливают в своих органах больше солей. По мнению других исследователей [12, 14], они, напротив, аккумулируют меньше ионов, т. е. являются солепроницаемыми, что характерно для типичных галофитов.

Способность ограничивать транспорт засоляющих ионов к растущим листьям путем их аккумуляции в базальной части побега характерна для зерновых культур [4, 19], однако при этом солеустойчивость к хлоридному засолению у них различна. Так, у кукурузы она ниже, чем у пшеницы [6, 9]. Более высокая устойчивость к засолению обусловлена наличием у пшеницы барьерного механизма, препятствующего потоку засоляющих ионов из корней в надземные органы. В связи с этим возникает вопрос, является ли способ адаптации к засолению, обнаруженный у пшеницы, характерным только (или в основном) для C_3 -фотосинтезирующих растений?

В настоящей работе приведены результаты исследования влияния внезапного хлоридного засоления на пшеницу как представителя C_3 -фотосинтезирующих растений, на просо и сорго, представляющих C_4 -фотосинтезирующие растения. В этой связи следует отметить, что существуют большие различия эффектов при так называемом внезапном и постепенном засолении [11]. Внезапное засоление, вызывая более сильный солевой стресс, способствует выраженному проявлению индивидуальных свойств растений [10]. Вот почему опыт проводили в условиях внезапного и сильного засоления. Одновременно изучалась сортовая солеустойчивость у проса и сорго.

Методика

Опыт проводили в мае—июле 1989 г. в фитотроне Института физиологии растений АН СССР. Объектами исследований служили пшеница (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 35, просо (*Panicum miliaceum*) и сорго

(*Sorghum Moench.*) Каждый из видов C_4 -растений представлен четырьмя сортами: просо — Саратовское 6 (а), Мироновское 94 (в), Орловский карлик (с), Мироновское 6 (а), Мироновское 94 (б), Орловский карлик (с), Мироновское 51 (д); сорго — Степное 5 (а), Волжское 4 (б), Надежда Ставропольская (с), Геническое 11 (д).

Растения после предварительного выращивания на 0,25 н. питательном растворе Хогланда в течение 33 дней переносили на растворы, содержащие наряду с элементами минерального питания NaCl (150 ммоль/л). Смену питательного раствора осуществляли каждые 7 дней. Температуру воздуха поддерживали на уровне 20 ± 2 °C; освещение — естественное; влажность — 60 %. Минимальная повторность — 5-кратная.

Время экспозиции при засолении зависело от реакции растений и составило для пшеницы 10 дней, для всех сортов проса — 13, для сорго — 4 (сорта а и б) и 7 (сорта с и д) дней.

После уборки растений, которая у пшеницы совпала с межфазным периодом выход в трубку — колошение, а у проса и сорго — с фазой выметывания, определяли сырую и сухую массу корней и надземной части, концентрации ионов Na^+ и K^+ (на пламенном фотометре). Рассчитывали относительную скорость роста [23], селективную проницаемость (K^+/Na^+), коэффициент распределения Na^+ , коэффициент галофитизма (Na^+/K^+), потоки ионов K^+ и Na^+ в корни и надземную часть [21]. При статистической обработке результатов исследования использовали дисперсионный и корреляционный методы анализа.

Результаты

Важным интегральным показателем солеустойчивости растений яв-

Таблица 1

Изменение сухой массы растений ($\text{г} \cdot \text{растение}^{-1}$) в результате засоления

Вид, сорт	До засоления		После засоления			
	Надз. часть	Корни	Контроль		Опыт	
			Надз. часть	Корни	Надз. часть	Корни
Пшеница	$0,47 \pm 0,00$	$0,05 \pm 0,00$	$0,93 \pm 0,04$	$0,04 \pm 0,00$	$0,82 \pm 0,00$	$0,03 \pm 0,00$
Просо:						
<i>a</i>	$0,42 \pm 0,00$	$0,04 \pm 0,00$	$2,39 \pm 0,06$	$0,36 \pm 0,00$	$1,33 \pm 0,02$	$0,15 \pm 0,00$
<i>b</i>	$0,23 \pm 0,00$	$0,04 \pm 0,00$	$1,39 \pm 0,05$	$0,29 \pm 0,00$	$0,76 \pm 0,02$	$0,14 \pm 0,00$
<i>c</i>	$0,61 \pm 0,00$	$0,05 \pm 0,00$	$1,23 \pm 0,08$	$0,22 \pm 0,00$	$0,95 \pm 0,02$	$0,13 \pm 0,00$
<i>d</i>	$0,51 \pm 0,01$	$0,04 \pm 0,02$	$1,91 \pm 0,28$	$0,24 \pm 0,00$	$1,08 \pm 0,01$	$0,16 \pm 0,07$
	$\text{НСР}_{05}=0,15$	$\eta^2=0,67$	$\text{НСР}_{05}=0,76$	$\eta^2=0,45$	$\text{НСР}_{05}=0,29$	$\eta^2=0,51$
Сорго						
<i>a</i>	$0,38 \pm 0,08$	$0,10 \pm 0,00$	$1,53 \pm 0,12$	$0,34 \pm 0,00$	$1,39 \pm 0,03$	$0,35 \pm 0,00$
<i>b</i>	$0,52 \pm 0,01$	$0,13 \pm 0,04$	$2,64 \pm 0,39$	$0,77 \pm 0,02$	$1,27 \pm 0,05$	$0,37 \pm 0,00$
<i>c</i>	$0,75 \pm 0,00$	$0,18 \pm 0,00$	$2,43 \pm 0,04$	$0,68 \pm 0,01$	$1,30 \pm 0,08$	$0,38 \pm 0,01$
<i>d</i>	$0,61 \pm 0,02$	$0,14 \pm 0,00$	$2,00 \pm 0,26$	$0,32 \pm 0,00$	$1,36 \pm 0,09$	$0,30 \pm 0,00$
	$\text{НСР}_{05}=0,24$	$\eta^2=0,39$	$\text{НСР}_{05}=0,99$	$\eta^2=0,29$	$\text{НСР}_{05}=0,67$	$\eta^2=0,19$

ляется их масса (табл. 1). Под влиянием засоления произошло ее снижение у опытных растений всех изучаемых видов по сравнению с контролем. Однако уменьшение сухой массы надземной части было неодинаковым у разных растений. Так, у пшеницы оно составило примерно 12 %, у проса — 23—45, а у сорго — 9—52 %. При этом надо учитывать, что растения были убраны в разные сроки (табл. 2). Сорта сорго *a* и *b* были убраны намного раньше других сортов в связи с их быстрой гибелью.

Среди сортов проса самым солеустойчивым оказался сорт Орловский карлик, хотя и другие сорта проса следует признать достаточно солеустойчивыми. Относительная устойчивость сортов сорго варьировала сильнее и в целом была существенно ниже, чем у проса.

Более чувствительным показателем солеустойчивости растений является относительная скорость роста. Из данных табл. 2 следует, что виды и сорта растений, характеризующиеся большей относительной скоростью роста, менее устойчивы. Так, самой высокой относительной скоростью роста среди изучаемых

Таблица 2

Относительная скорость роста надземной части растений ($\text{г} \cdot \text{г}^{-1}$ сухой массы за день)

Вид, сорт	Экспозиция, дни	Контроль	Опыт	Контроль/Опыт
Пшеница	10	0,068	0,056	1,21
Просо:				
<i>a</i>	13	0,134	0,089	1,51
<i>b</i>	13	0,138	0,092	1,50
<i>c</i>	13	0,054	0,034	1,59
<i>d</i>	13	0,102	0,058	1,76
Сорго:				
<i>a</i>	4	0,348	0,324	1,07
<i>b</i>	4	0,406	0,223	1,82
<i>c</i>	7	0,168	0,080	2,10
<i>d</i>	7	0,170	0,114	1,49

культур отличалось сорго, и именно эта культура оказалась наименее устойчивой к засолению.

Дополнительную информацию об относительной солеустойчивости видов и сортов растений к засолению дает анализ содержания ионов Na^+ и K^+ в надземной части и корнях растений.

Накопление Na^+ в надземных органах происходит у всех изучаемых видов растений (табл. 3). Так, у пшеницы оно увеличивается в 12 раз по сравнению с контролем, у

Т а б л и ц а 3

Содержание ионов Na^+ и K^+ (мэкв · г⁻¹ сухой массы) в надземной части (числитель) и корнях (знаменатель)

Вид, сорт	До засоления		После засоления			
	Na^+	K^+	Контроль		Опыт	
			Na^+	K^+	Na^+	K^+
Пшеница	0,13±0,00	1,78±0,01	0,07±0,00	1,26±0,00	0,78±0,02	1,11±0,04
	0,33±0,00	1,12±0,05	0,42±0,00	1,19±0,02	3,15±0,12	0,44±0,00
Просо:						
a	0,08±0,00	2,53±0,03	0,11±0,00	0,75±0,03	1,45±0,07	0,96±0,00
	0,40±0,01	1,52±0,03	0,93±0,01	0,40±0,01	4,12±0,37	0,55±0,05
b	0,09±0,00	2,23±0,06	0,09±0,00	0,96±0,04	0,60±0,01	1,36±0,00
	0,28±0,00	1,26±0,06	0,83±0,02	0,41±0,00	2,48±0,08	0,46±0,01
c	0,09±0,00	2,16±0,04	0,09±0,00	1,60±0,01	0,84±0,06	1,70±0,03
	0,37±0,01	1,28±0,01	0,94±0,07	0,66±0,10	3,33±0,32	0,34±0,00
d	0,09±0,00	2,20±0,03	0,10±0,00	1,01±0,16	1,24±0,04	1,40±0,01
	0,32±0,00	1,21±0,05	0,71±0,03	0,32±0,01	2,89±0,20	0,29±0,00
Сорго:						
a	0,08±0,00	1,82±0,02	0,10±0,00	1,62±0,01	2,88±0,10	1,47±0,03
	0,48±0,00	1,50±0,08	0,39±0,00	1,21±0,06	2,08±0,11	1,00±0,03
b	0,08±0,00	1,64±0,01	0,08±0,00	1,05±0,00	3,37±0,49	1,30±0,00
	0,58±0,02	1,30±0,09	1,22±0,09	0,60±0,00	2,78±0,02	0,79±0,00
c	0,07±0,00	1,34±0,00	0,16±0,00	0,83±0,01	3,53±0,09	1,23±0,03
	0,53±0,01	1,21±0,04	0,57±0,00	0,57±0,01	3,10±0,03	0,75±0,01
d	0,07±0,00	1,45±0,02	0,18±0,00	1,43±0,01	3,23±0,16	1,42±0,02
	0,72±0,13	1,33±0,05	0,49±0,01	1,08±0,00	2,58±0,08	0,96±0,02

проса — в 7—13, у сорго — в 18—42 раза. Минимальное содержание Na^+ было отмечено у проса сорта *b* и у сорго сорта *d*. Сравнительно низкая концентрация Na^+ в надземных органах пшеницы и проса указывает на существование у этих растений механизма, контролирующего поступление Na^+ в надземную часть. По-видимому, у сорго такой механизм отсутствует или не работает при высоком уровне засоления. В связи с высоким содержанием Na^+ в органах растений сорго значение коэффициента распределения Na^+ (K_p — отношение содержания Na^+ в надземной части к его содержанию в корнях) оказалось на порядок вы-

ше, чем у пшеницы и проса (табл. 4).

Для характеристики солеустойчивости растений большое значение имеет показатель селективной проницаемости (K^+/Na^+). Дело в том, что повреждающий эффект Na^+ проявляется в большей степени, если одновременно с концентрированием Na^+ в тканях органов наблюдается резкое относительное и тем более абсолютное снижение концентрации K^+ [5, 22]. Увеличение содержания Na^+ при одновременном снижении K^+ указывает на конкурентные отношения между ними, возникающие в условиях засоления [3]. Отношение K^+/Na^+ было наименьшим у сорго. Это ука-

Показатель солеустойчивости растений

Вид, сорт	Показатель селективной проницаемости [K]/[Na]	Коэффициент распределения Na^+	Коэффициент галофитизма [Na]/[K]
Пшеница:			
Московская 35	1,42	0,25	0,70
Мироновская 808*	1,4 (200 ммоль)		0,68 (200 ммоль)
Просо:			
<i>a</i>	0,66	0,35	1,51
<i>b</i>	2,27	0,24	0,44
<i>c</i>	2,02	0,25	0,49
<i>d</i>	1,13	0,43	0,88
Сорго:			
<i>a</i>	0,51	1,38	1,96
<i>b</i>	0,38	1,21	2,59
<i>c</i>	0,35	1,14	2,87
<i>d</i>	0,44	1,25	2,27
Кукуруза KWS*	0,3 (100 ммоль)		2,86 (100 ммоль)
	0,1 (200 ммоль)		7,22 (200 ммоль)

* Данные Ж. Йоновой [5]. В скобках приводится концентрация засоряющего фона (NaCl).

зывает на то, что корневая система у сорго менее избирательна по отношению к Na^+ , чем у пшеницы и проса. Вероятно, сорго является соленакапливающей культурой и, по-видимому, при более низких концентрациях солей может использоваться как фитомелиоратор [2]. Среди отдельных сортов наиболее

устойчивыми к засолению по этому показателю являются просо сортов *b* и *c*, сорго сортов *a* и *d*.

Результаты настоящей работы согласуются с данными, полученными Йоновой [5]. Так, показатели селективной проницаемости и коэффициент галофитизма у озимой пшеницы Мироновская 808 и яровой

Таблица 5

Потоки K^+ и Na^+ (мкмоль \cdot г⁻¹ сырой массы \cdot день) в корни и надземную часть пшеницы, проса и сорго

Вид, сорт	Контроль		Опыт				$\int Na^+$ надз. часть
	K^+ в корни	K^+ в надз. часть	K^+ ($\int K^+$)		Na^+ ($\int Na^+$)		
			в корни	в надз. часть	в корни	в надз. часть	$\int Na^+$ корни
Пшеница	0,6	11,1	-22,7	3,1	58,0	24,9	0,43
Просо:							
<i>a</i>	9,0	9,0	6,2	3,8	203,0	33,5	0,16
<i>b</i>	6,6	14,8	3,3	14,3	98,0	12,1	0,12
<i>c</i>	10,2	9,0	-5,0	5,3	98,7	13,2	0,13
	3,5	9,6	-0,4	5,8	103,2	20,0	0,19
Сорго:							
<i>a</i>	54,1	71,0	51,6	63,7	170,0	198,0	1,16
<i>b</i>	24,6	53,4	17,6	33,0	136,0	170,0	1,25
<i>c</i>	7,1	14,5	4,2	12,1	68,0	91,0	1,34
	13,3	31,1	9,6	20,0	64,0	87,0	1,36

пшеницы Московская 35 имеют близкие значения, а кукуруза по способности накапливать Na^+ в надземной части приближается к сорго. Вероятно, как у сорго, так и у кукурузы корни не контролируют транспорт Na^+ при сильном засолении, а у пшеницы и проса корневая система ограничивает передвижение этого иона в надземную часть.

Анализ потоков ионов Na^+ и K^+ в корни и надземную часть растений дает еще более полную характеристику ответной реакции изучаемых растений на засоление. Из данных табл. 5 видно, что поток Na^+ в надземные органы у растений проса сортов *b*, *c* меньше, чем у пшеницы, а у сорго сортов *a*, *b* — на порядок выше, чем у проса и пшеницы.

Отношение потока Na^+ в надземную часть к потоку Na^+ в корни является показателем более чувствительным, чем представленные выше, и может быть с большой эффективностью использован для оценки солеустойчивости растений.

Выводы

1. Виды и сорта растений, характеризующиеся большей относительной скоростью роста, менее устойчивы к засолению. Подтверждается общебиологическая закономерность об обратной зависимости между скоростью роста организма и его устойчивостью к действующему стрессу.

2. Большая солеустойчивость растений проса и пшеницы по сравнению с сорго обусловлена наличием у них механизма, контролирующего транспорт Na^+ из среды в надземные органы.

3. Изучаемые виды растений по реакции на внезапное хлоридное засоление располагаются в сле-

дующий ряд: просо \gg пшеница \gg сорго.

4. По относительной устойчивости к засолению сорта сорго различаются в большей степени, чем сорта проса. Наиболее устойчивыми сортами проса являются Мироновское 94 и Орловский карлик, сорго — Надежда Ставрополя и Геническое 11.

5. Отношение потока Na^+ в надземную часть к потоку Na^+ в корни может быть использовано как одна из существенных характеристик реакции растений на засоление.

ЛИТЕРАТУРА

1. Балнокин Ю. В., Строгонов Б. П. Значение солевого обмена в солеустойчивости растений. — Физиол. и биохим. основы солеустойчивости растений: Тез. докл. Всесоюз. симпоз. Ташкент, 17—19 сент. 1986. — 2. Гаджиев О. М. Солеустойчивость и фитомелиоративные свойства сорго. — Земледелие, 1978, № 5, с. 38—39. — 3. Захарин А. А. О некоторых особенностях солевого обмена гликофитов при засолении среды. — Агрохимия, 1980, № 8, с. 139—152. — 4. Иванова О. В. Накопление натрия и хлора разными по солеустойчивости сортами пшеницы. — Бюл. ВИР, 1976, вып. 66, с. 40—45. — 5. Йонева Ж. З. Накопление ионов растениями в зависимости от устойчивости к хлоридному засолению и ионного состава среды. Автореф. канд. дис. М., 1987. — 6. Йонева Ж., Петров-Спиридонов А. Е. Распределение элементов минерального питания при хлоридном засолении. — Морфофизиол. основы устойчивости растений. М., 1985, с. 24—33. — 7. Калашникова Т. С. Барьерные свойства плазмалеммы при адаптации водорослей к засолению. — Автореф. канд. дис. М., 1987. — 8. Косарева И. А. Влияние засоления на баланс одновалентных катионов в листьях томатов. — Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениевод., 1985, № 155, с. 51—52. — 9. Петров-Спиридонов А. Е., Йонева Ж. З. Ионный обмен у расте-

ний в условиях хлоридного засоления.— Изв. ТСХА, 1987, вып. 2, с. 86—95.— 10. Строгонов Б. П. Физиологические основы солеустойчивости растений.— М.: Изд-во АН СССР, 1962.— 11. Удовенко Г. В. Метаболизм растений при адаптации к засолению.— Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л., 1976, т. 57, вып. 2, с. 3—16.— 12. Удовенко Г. В., Иванов Ю. М. Накопление ионов различными по солеустойчивости растениями.— Физиология и биохимия культ. раст., 1972, т. 4, вып. 5, с. 514—516.— 13. Devitt D., Stolzy L. H., Jarrell W. M.— Agron. J., 1984, vol. 76, N 4, p. 681—688.— 14. Greenway H.— Austral. J. Biol. Sci., 1962, vol. 15, N 1, p. 16—38.— 15. Harvey D. M. R.— Scann. Electron. microscopy, Chicago, 1981, vol. 4, pt. 4, p. 229—234.— 16. Hialong I., Epstein T.— J. Plant Nutr., 1987, vol. 10, N 9—16, p. 1671.— 17. Jeschke W. D.,

Eggers H.— Sci. Assemb. Dep. Nat. a. Math. Sci. Serb. Acad. Sci. a. Arts, 1982, vol. 13, N 3, p. 177—182.— 18. Jashi I. C., Qadar A., Bal A. R., Dwivedi R. S.— Indian J. Plant Physiol. 1985, vol. 28, N 1, p. 81—84.— 19. Lüttge U. Progr. Bot., 1983, vol. 45, p. 76—88.— 20. Parker M. B., Gaines T. P., Hook J. E. a. o.— J. Plant Nutr., 1987, vol. 10, N 5, p. 517—538.— 21. Pitman M. G.— Ion transport in plant cells and tissues. Eds. D. A. Baker and J. L. Hall. North—Holland, Amsterdam, Oxford, 1975, p. 267—308.— 22. Pitman M. G.— N.— Y., 1984, p. 93—123.— 23. Salim M., Pitman M. G.— Austr. J. Plant Physiol., 1983, vol. 10, p. 395—407.— 24. Yeo A. R., Kramer D., Läckhli A., Gullasch J.— J. of Exp. Botany, 1977, vol. 28, N 102, p. 17—29.

*Статья поступила
19 апреля 1990 г.*

SUMMARY

It has been found that relation of Na^+ flow into aboveground portion and Na^+ flow into roots is the most sensitive indicator of salt resistance of wheat, millet and sorghum plants. Higher salt resistance of millet and wheat plants than in sorghum is caused by the fact that millet and wheat possess a mechanism checking the transport of Na^+ from the environment into aboveground plant organs. It has been shown that species and varieties of plants with higher relative growth rate are less resistant to salinization. Plant species that have been studied are arranged in the following order as to their reaction to sudden chloride salinization: millet \gg wheat \gg sorghum.