

УДК 633.15:581.132:581.12

## РОСТ И ГАЗООБМЕН КУКУРУЗЫ В УСЛОВИЯХ ХЛОРИДНОГО ЗАСОЛЕНИЯ

Е. И. КОШКИН, Т. Ю. ФЕДЯЕВА, М. В. МОТОРИНА,  
А. Е. ПЕТРОВ-СПИРИДОНОВ

(Кафедра физиологии растений)

**При максимальном засолении питательной смеси (110 мМ NaCl) биомасса растения кукурузы *Zea mays* L. уменьшилась в течение 30 дн. по сравнению с контролем в 3,8 раза. Примерно так же уменьшились масса листьев и фотосинтез в расчете на целое растение; дыхание снизилось в 2,2 раза, а отношение дыхания к фотосинтезу целого растения увеличилось в 1,5 раза. Предполагается, что основными факторами, лимитирующими продуктивность кукурузы при засолении, являются скорость формирования ассимиляционного аппарата и удельные дыхательные затраты растения.**

Засоление оказывает ингибирующее влияние на рост гликофитов [2—4]. Это обусловлено, в частности, снижением интенсивности фотосинтеза [1, 13], которое, в свою очередь, связано с уменьшением открытости устьиц даже в условиях нормального тургорного давления и функционирования основных фотосинтетических механизмов [1]. Однако наряду с этим существуют данные как о кратковременном, так и о длительном стимулирующем воздействии засоления на фотосинтез [2, 16]. Противоречивая информация по рассматриваемому вопросу может быть, на наш взгляд, обусловлена видовыми и возрастными особенностями растений, а также продолжительностью действия стрессового фактора.

Засоление отрицательно влияет и на дыхание гликофитов. Подобная реакция связана с адаптацией растений к снижению количества доступного субстрата дыхания [3, 11], вызванного уменьшением интенсивности фотосинтеза. Однако у растений некоторых видов при засолении интенсивность дыхания повышается [20], что можно объяснить либо торможением дыхания роста и вследствие этого активизацией альтернативного пути, либо повышением затрат на дыхание поддержания.

Данные о возрастании затрат на дыхание поддержания в условиях стресса [5] позволили наметить количественный подход к оценке устойчивости растений. По мнению авторов, увеличение дыхания поддержания у ряда солеустойчивых видов связано с адаптацией к засолению и может характеризовать степень солеустойчивости растений.

Известно, что дыхание поддерживает коррелирует с белковым обменом [5], поэтому изучение характера связи этих показателей в условиях засоления представляет несомненный интерес. Однако информация такого рода в литературе отсутствует. Что касается изменений азотного метаболизма растений при засолении, то имеются данные об увеличении содержания белка в растениях [6, 12]. Противоположная тенденция наблюдалась в [7]. Подобная противоречивость данных может быть отражением вторичной природы влияния засоления на биохимические процессы.

Перечисленные изменения метаболических процессов (фотосинтеза, дыхания, белкового обмена и роста) в условиях солевого стресса, несомненно, отражаются на регуляции продукционного процесса растений. Данные о продукционном процессе кукурузы как вида, слабоустойчивого к засолению, в литературе встречаются крайне редко. В связи с этим целью нашей работы было установить характер связи параметров газообмена в онтогенезе листа кукурузы со скоростью роста, содержанием белкового азота и количественно оценить роль фотосинтеза и дыхания в снижении накопления биомассы растения при засолении.

#### Методика

Объектом исследований служил высокопродуктивный раннеспелый гибрид кукурузы *Zea mays* L. КВС-701. Растения выращивали в водной культуре в 3-литровых сосудах в вегетационном домике кафедры физиологии растений Тимирязевской академии летом 1986 г. В качестве питательного раствора использовали модифицированную смесь Хогланда, концентрация которой до фазы образования 10 листьев составляла 0,5 н. до фазы 13 листьев — 0,75 н. и до полного выметывания — 1 н.; рН питательного раствора поддерживали на уровне 5,6. Условия засоления создавали с фазы 7 листьев (возраст растений — 18 дн.) путем добавления раствора NaCl к питательной смеси Хогланда. Опыт включал следующие варианты: 1 — выращивание растений на среде без добавления NaCl (контроль), 2 и 3 — выращивание на среде, содержащей соответственно 60 и 110 мМ NaCl. Смену пи-

тательного раствора в контрольном и опытных вариантах, как и отбор образцов, проводили через 7 дн. Интенсивность дыхания отделенных органов устанавливали с помощью инфракрасного газоанализатора ГИП10-МБ2 при температуре 20 °С, дыхание поддержания — темновым методом. Интенсивность фотосинтеза определяли на интактном 6-м листе в термостатируемой камере-прищепке под лампой ДРИ-2000-6 при облученности 80 Вт/м<sup>2</sup> ФАР. Скорость растяжения 6-го листа регистрировали ауксанографом непрерывно в течение 7 сут после перестановки растений на режим засоления. Содержание белкового азота определяли по Кьельдалю, хлорофилла — в спиртовой, вытяжке на спектрофотометре СФ-26. Повторность всех определений — 4-кратная. Среднеквадратичная ошибка измерений не выходит за пределы 5 % доверительного интервала.

#### Результаты

Наиболее чувствительным к засолению процессом является рост, что хорошо согласуется с литературными данными [18]. При переводе на режим засоления у растений наблюдается ти-

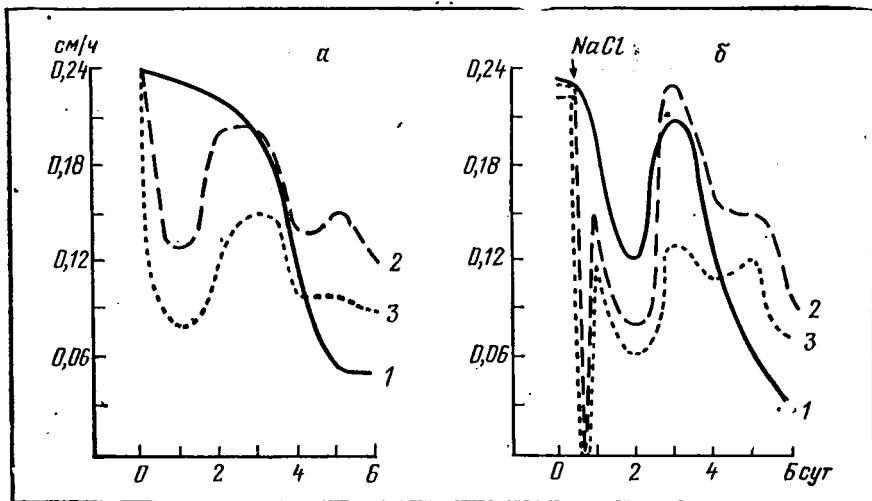


Рис. 1. Скорость роста 6-го листа кукурузы при постоянном засолении в среднем за световой (а) и темновой (б) периоды суток.  
1 — контроль; 2 — 60 мМ; 3 — 110 мМ.

пичный двухфазный ответ, начинающийся с резкого торможения скорости растяжения листовая пластинка 6-го молодого листа (рис. 1). Наиболее сильно это проявилось в 3-м варианте: скорость линейного роста упала в течение суток с 0,24 см/ч в среднем за световой период до 0,08 см/ч, т. е. в 3 раза. При умеренном засолении (2-й вариант) падение скорости роста было меньше — примерно в 2 раза. На адаптацию к опытным режимам растениям потребовалось около 6 сут, после чего скорость роста установилась на относительно стационарном уровне, оказавшемся значительно выше, чем в контроле. Подобное явление обусловлено главным образом снижением в этот период температуры до 10 °С. По-видимому, растения опытных вариантов восприняли похолодание в реализованном состоянии адаптации, в результате чего скорость растяжения листа сохранилась у них на достаточно высоком уровне. Это подтверждается данными по скорости роста листа в среднем за ночной период (рис. 1, б). У контрольных растений значительные колебания этого параметра в темновой период суток отчетливо коррелируют с ночными температурами, тогда как днем такая зависимость отсутствует.

В опытных вариантах скорость роста листа ночью была такой же, как и днем, что свидетельствует о влиянии засоления на скорость использования ассимилятов независимо от времени их образования [18]. Вероятно, это обусловлено увеличением содержания крахмала, но не сахарозы [11] в листьях солечувствительных видов на фоне заторможенного роста при засолении

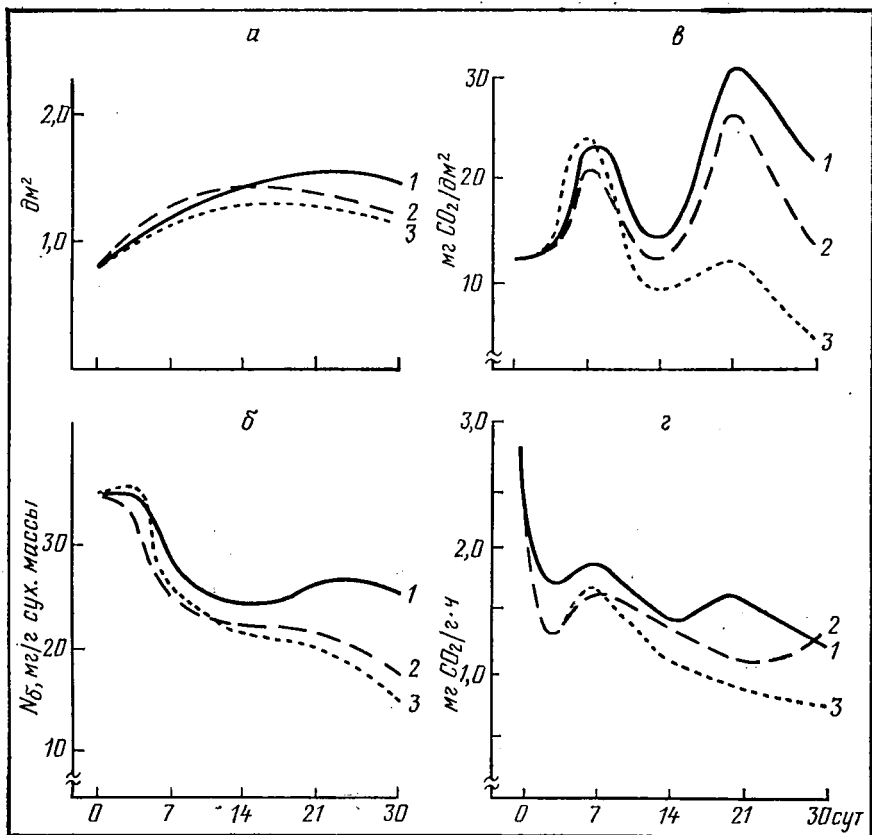


Рис. 2. Изменение площади 6-го листа (а), содержания белкового азота (б), интенсивности фотосинтеза (в) и дыхания (г) в течение 30 дн в условиях постоянного засоления. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

[17]. Вместе с тем у контрольных растений незначительные резервы ассимилятов оказываются недостаточными для поддержания высокой скорости роста в течение ночного периода вследствие их интенсивного использования днем, поэтому скорость растяжения листовой пластинки в 1-м варианте ночью ниже, чем днем. Приведенные данные дают основание предполагать, что интенсивность фотосинтеза при засолении не является фактором, непосредственно обуславливающим торможение роста листа. По мнению некоторых исследователей, последнее может быть объяснено возникающим в зоне роста листа водным дефицитом [14].

Как показало наше исследование, после завершения переходного периода у кукурузы постоянное засоление оказывает влия-

ние на фотосинтез, дыхание растений, а также на темпы роста, конечную площадь 6-го листа и содержание в нем белкового азота (рис. 2). При этом более низкие величины площади листьев объясняются, главным образом, уменьшением периода активного роста из-за ускоренного старения тканей. Последнее подтверждается также снижением содержания белкового азота в листьях, особенно заметным при сравнении с контролем в последние две недели экспериментального воздействия (рис. 2, б). Причинами такого снижения может быть как торможение синтеза белка [8], так и ускорение распада последнего [3].

У адаптированных к стационарным уровням засоления растений кукурузы уменьшается интенсивность фотосинтеза ( $P$ ) и дыхания  $R_0$  листа (рис. 2, в, г). Скорость газообмена в ходе эксперимента, как и диапазон ее колебаний, определяемых температурным и радиационным режимами при выращивании, были больше в контроле, чем в опытных вариантах, однако эти различия достоверны лишь для второй половины экспериментального периода, что может быть связано с разной скоростью старения растений. Значительные отклонения фотосинтеза  $P$  при стационарном облучении от известной «онтогенетической» кривой свидетельствуют о важности предшествующих условий произрастания для регуляции процесса фотоассимиляции. По-видимому, это справедливо и для регуляции дыхания, однако диапазон колебаний  $R_0$  несколько меньше. Наблюдается тесная связь между  $P$  и  $R_0$ , в результате чего величина  $R_0/P$  6-го листа изменяется в довольно узком диапазоне, оставаясь выше в опытных вариантах. Наиболее тесная корреляция между  $R_0$  и  $P$  в онтогенезе листа отмечена у контрольных растений ( $r=0,98$  во 2-м и 3-м вариантах она менее выражена ( $r=0,81 \div 0,83$ ). Подобный характер связи, видимо, опосредован пулом растворимых ассимилятов. Интенсивность дыхания листьев опытных вариантов достоверно ниже, чем у контрольных, лишь во вторую половину экспериментального периода, о чем говорилось выше.

Необходимо отметить, что при стационарном засолении дыхания поддержания ( $R_m$ ) у листьев контрольных и опытных растений практически не различается, хотя и составляет разную долю от  $R_0$  (табл. 1). Увеличение  $R_m$ , отмеченное в [21], объясняется, по-видимому, тем, что определение параметра проводилось в переходный период, т. е. до наступления стационарного адаптированного состояния растений. В нашем эксперименте значения функциональных показателей регистрировали только через 6 дн. пребывания растений в условиях засоления, т. е. после полной адаптации кукурузы. Такой подход мы считаем более корректным, поскольку стационарное состояние системы является обязательным условием определения дыхания поддержания.

Отношение  $R_m/R_0$  значительно варьировало в зависимости от условий выращивания и фаз онтогенеза (см. табл. 1). В 3-м варианте оно достигало максимальных значений (100 %) раньше,

Таблица 1

Соотношение дыхания ( $R_0$ ), дыхания поддержания ( $R_m$ ) и фотосинтеза (P) у 6-го листа кукурузы при постоянном засолении (%)

Вариант	Показатель	День от начала засоления				
		0	7	14	21	30
1	$R_0/P$	—	—	2,3	1,4	1,3
	$R_m/P$	—	—	0,9	0,5	0,8
	$R_m/R_0$	25,0	52,0	40,0	44,0	57,0
2	$R_0/P$	—	—	2,8	0,9	1,9
	$R_m/P$	—	—	1,2	0,6	0,8
	$R_m/R_0$	25,0	60,0	42,0	67,0	42,0
3	$R_0/P$	—	—	3,3	1,7	3,8
	$R_m/P$	—	—	1,8	1,7	3,8
	$R_m/R_0$	25,0	52,0	54,0	100,0	100,0

чем в 1-м и 2-м вариантах. Вероятно, в последних дыхание листьев наряду с энергетическим обеспечением процессов поддержания более длительный период было связано с процессами роста и экспорта ассимилятов из донорного листа (см. рис. 1, а). Отмеченный факт подтверждается сохранением высокой фотосинтетической активности листа в этих условиях. Так, на 30-й день засоления ассимиляционное число фотосинтеза составляло 3,5 мг  $CO_2$ /мг хлорофилла · ч в контроле, 3,3— во 2-м и лишь 1,6— в 3-м варианте.

Анализ табл. 2 показывает, что  $R_m$  (мг  $CO_2$ /мг  $N_6$  · ч) листа

Таблица 2

Дыхательная способность органов кукурузы при постоянном засолении (мг  $CO_2$ /мг  $N_6$  · ч при  $t$  20 °C)

Вариант	День от начала засоления				
	0	7	14	21	30
$R_0$					
1	0,076	0,065	0,055	0,058	0,042
	0,117	0,127	0,127	0,154	0,117
2	0,076	0,062	0,059	0,045	0,066
	0,117	0,235	0,165	0,172	0,187
3	0,076	0,059	0,048	0,029	0,032
	0,117	0,155	0,171	0,127	0,129
$R_m$					
1	0,017	0,034	0,022	0,025	0,024
	0,069	0,051	0,113	0,100	0,118
2	0,017	0,037	0,024	0,023	0,027
	0,069	0,140	0,117	0,146	0,125
3	0,017	0,032	0,026	0,030	0,032
	0,069	0,144	0,131	0,121	0,129

Примечание. В числителе—листья, в знаменателе—корни.

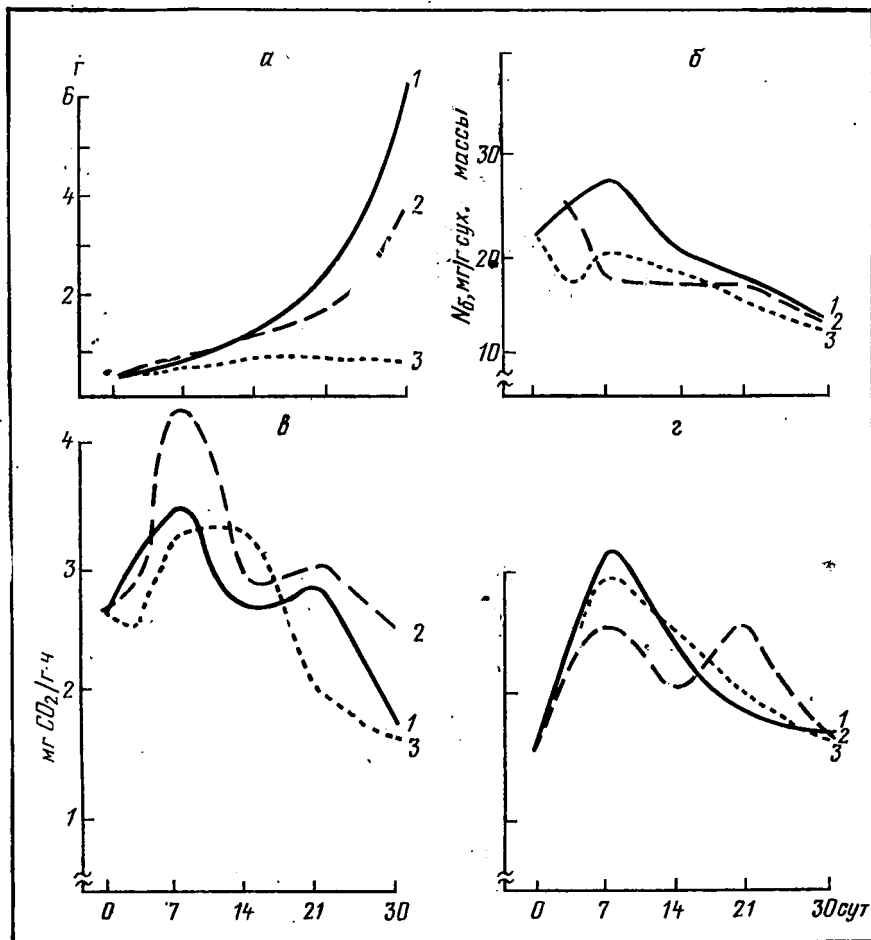


Рис. 3. Биомасса (а), содержание белкового азота (б), дыхание общее (в) и дыхание поддержания (г) корней при постоянном засолении. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

имеет более высокие значения в опытных вариантах. Таким образом, энергоёмкость процессов поддержания единицы массы белка (структурного и функционального) в листовой ткани несколько выше при засолении. Отмеченный факт косвенно свидетельствует о том, что скорость оборота белка в этих условиях возрастает. Это, видимо, связано с затратами энергии на процессы адаптации, направленные на сохранение гомеостаза при значительном градиенте осмотического потенциала питательного раствора.

Корневая система находится в зоне непосредственного дейст-

Концентрация  $K^+$  и  $Na^+$  в органах кукурузы при постоянном засолении (мМ/г сухой массы)

Вариант	День от начала засоления				
	0	7	14	21	29
<i>Листья</i>					
1	$2,22 \pm 0,09$	$1,69 \pm 0,10$	$1,91 \pm 0,08$	$1,99 \pm 0,09$	$1,69 \pm 0,07$
	$0,07 \pm 0,01$	$0,07 \pm 0,01$	$0,07 \pm 0,01$	$0,07 \pm 0,01$	$0,07 \pm 0,02$
2	—	$1,77 \pm 0,07$	$1,70 \pm 0,09$	$1,54 \pm 0,11$	$1,59 \pm 0,08$
		$0,50 \pm 0,01$	$0,63 \pm 0,03$	$0,52 \pm 0,02$	$0,62 \pm 0,01$
3	—	$1,88 \pm 0,08$	$1,66 \pm 0,05$	$1,30 \pm 0,04$	$1,30 \pm 0,06$
		$0,85 \pm 0,04$	$1,20 \pm 0,05$	$1,11 \pm 0,03$	$0,86 \pm 0,06$
<i>Корни</i>					
1	$1,26 \pm 0,11$	$0,77 \pm 0,06$	$0,97 \pm 0,07$	$1,36 \pm 0,04$	$1,00 \pm 0,02$
	$0,11 \pm 0,01$	$0,11 \pm 0,01$	$0,11 \pm 0,01$	$0,11 \pm 0,01$	$0,11 \pm 0,01$
2	—	$0,54 \pm 0,03$	$0,66 \pm 0,01$	$0,89 \pm 0,03$	$0,60 \pm 0,01$
		$0,78 \pm 0,06$	$0,72 \pm 0,04$	$0,96 \pm 0,02$	$1,02 \pm 0,07$
3	—	$0,51 \pm 0,06$	$0,42 \pm 0,04$	$0,44 \pm 0,01$	$0,27 \pm 0,02$
		$1,16 \pm 0,02$	$1,22 \pm 0,05$	$1,18 \pm 0,04$	$1,43 \pm 0,03$

Примечание. В числителе — содержание  $K^+$ , в знаменателе —  $Na^+$ .

вия засоления, и ее реакция на данный фактор может оказаться решающей в метаболической перестройке всего растения в этих условиях (рис. 3, а, г). Засоление отрицательно сказалось прежде всего на росте корней, особенно в 3-м варианте. В результате через месяц после начала засоления сухая масса корней в 3-м варианте оказалась меньше, чем в 1-м и 2-м соответственно почти в 8 и 2 раза. Это согласуется с полученными ранее данными [4]. Кроме того, в корнях содержание  $N_6$  было меньше, чем в листьях, и в отличие от последних изменялось в большей степени в первую половину периода засоления и достоверно не отличалось по вариантам в последующем (рис. 3, б).

Характер изменений интенсивности дыхания корней определялся онтогенетическими особенностями и предшествующими температурными условиями произрастания (рис. 3, в, г). В меньшей степени эта зависимость проявлялась в 3-м варианте в связи с развитием у кукурузы некротических явлений во второй половине экспериментального периода.

Что касается соотношения  $R_m/R_0$  корней, то оно, как и у листьев, варьировало в зависимости от фаз онтогенеза и условий выращивания. Максимальное его значение отмечено также в 3-м варианте в более ранние сроки определения, что свидетельствует о больших затратах энергии на поддержание единицы биомассы корней и о более быстром старении тканей в условиях сильного засоления. Для 2-го и 1-го вариантов часть дыхательных затрат корней связана с их ростом, что подтверждается увеличением биомассы корней (рис. 3, а).



Углеродный баланс целого растения кукурузы при постоянном засолении

Концентрация NaCl, мм	Прирост массы, г		R, г сухой массы на 1 растение	P <sub>g</sub> *, г сухой массы на 1 растение	R/P <sub>g</sub>	R/W
	Целое растение	Листья				
0	35,38	11,30	8,98	44,36	0,21	0,25
60	21,02	8,30	7,75	28,77	0,27	0,37
110	9,13	3,00	4,12	13,25	0,31	0,45

\* P<sub>g</sub> (гросс-фотосинтез) целого растения представляет собой сумму R (дыхательные затраты) и W (прирост биомассы).

Следует отметить более высокую (в 2—4 раза) дыхательную способность корней по сравнению с листьями в расчете на единицу белкового азота. Это, видимо, связано с энергетическими затратами на осморегуляцию, компартиментацию ионов K<sup>+</sup> и Na<sup>+</sup>, перенос их через тонопласт в вакуоль с помощью K<sup>+</sup>-Na<sup>+</sup>-АТФ-азы [9], на выделение Na<sup>+</sup> в среду с целью поддержания гомеостаза корней [10], а также на репарацию поврежденных при засолении клеточных мембран. Последнее отражается в более высоких величинах R<sub>m</sub> (мг CO<sub>2</sub>/мг N<sub>6</sub>·ч) при засолении. В результате подобной реакции дыхания поддержания корней солевой стресс в течение всего опыта находится под контролем растения. На это указывает почти стабильное содержание калия в листьях, которое со временем уменьшалось незначительно (табл. 3). Относительно сильное падение отношения K<sup>+</sup> и Na<sup>+</sup> в опытных вариантах по сравнению с контрольным является для корневой системы необходимым условием регуляции ионного статуса растений при засолении. Если уровень засоления не превосходит критической величины, корни являются барьером для достигающих ионов, хотя концентрация последних в них может достигать значительных величин. Все это позволяет рассматривать происходящие в условиях нашего опыта процессы как адаптивные.

Дыхание поддержания стеблей не зависело от режима засоления, а их общее дыхание существенно подавлялось во вторую половину периода засоления лишь в 3-м варианте.

Нами был рассчитан углеродный баланс растения кукурузы при разных уровнях засоления в течение 30 дней (табл. 4).

Прирост биомассы кукурузы при сильном засолении в 3,8 раза меньше, чем в контроле. В то же время норма реакции суммарного фотосинтеза и массы листьев на засоление в этих условиях оказалась примерно одинаковой. По существу, это означает, что интенсивность фотосинтеза единицы массы листа мало зависит от засоления. Суммарное дыхание растений при 110 мм было ниже, а величина R/P<sub>g</sub> выше, чем в контроле. Видимо, фотосинтез не является основным звеном лимитирования продуктивности кукурузы в этих условиях. Ими могут быть, по нашему

мнению, скорость формирования ассимиляционного аппарата и дыхательные затраты. Анализ величин удельных затрат на формирование единицы биомассы кукурузы в вегетативную фазу свидетельствует о том, что этот показатель у экспериментальных растений существенно возрастает (табл. 3), особенно в 3-м варианте. Это обусловлено большим вкладом дыхания поддержания в суммарное дыхание растения при засолении.

Таким образом, изучение роста и газообмена растений кукурузы при постоянном хлоридном засолении показало, что основным фактором снижения продуктивности растений является, по-видимому, низкая скорость формирования ассимиляционного аппарата, а также возрастание удельных дыхательных затрат на образование биомассы, но не интенсивность фотосинтеза.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Даунтон Дж., Берри Дж. Зависимость фотосинтеза от факторов внешней среды. — В кн.: Фотосинтез. М.: Мир, 1987, ч. 2, с. 276—356. — 2. Покровская Е. И. Солевыносливость и некоторые стороны обмена веществ гликофитов. — Физиол. раст., 1958, т. 5, вып. 3, с. 264—271. — 3. Удовенко Г. В., Хазова Г. В. Характер метаболической адаптации растений к засолению почвы. — Агрехимия, 1976, № 4, с. 104—115. — 4. Федяева Т. Ю., Петров-Спиридонов А. Е. Биометрические показатели у кукурузы при постоянном и прогрессирующем засолении. — Изв. ТСХА, 1988, вып. 3, с. 99—105. — 5. Amthor Jeffrey S. — Plant. Cell and Environ., 1984, vol. 7, p. 561—569. — 6. Helal M. K., Koch K., Mengel K. — Physiol. plantar., 1976, vol. 35, p. 310—313. — 7. Helal M., Mengel K. — Plant and soil., 1975, vol. 51, p. 457—462. — 8. Helal M., Mengel K. — Pl. Physiol., 1981, vol. 67, p. 992—1002. — 9. Jescke W. D. — In: Saline tolerance in plants. N.-Y.: Acad. Press, 1984, p. 37—67. — 10. Kramer D. — In: Saline tolerance in plants., N.-Y.: Acad. Press, 1984, p. 3—17. — 11. Lambers H. — In: Higher plant cell respiration, 1986, vol. II, p. 418—473. — 12. Langdale G. W., Thomas J. R. — Agron. J., 1973, vol. 65, p. 468—470. — 13. Longstreth D. J., Nobel P. S. — Plant Physiol., 1979, vol. 39, N 159, p. 77—92. — 14. Munns R., Greenway H., Delane R. — J. of Exp. Bot., 1982, vol. 33, N 135, p. 574—583. — 15. Penning de Vries T. W. T. — Ann. Bot., 1975, vol. 39, N 159, p. 77—92. — 16. Puscas M., Baia U., Stoian T., Otarasanu A., Puscasu A. — Lucrari științifice, ser. agronom., 1967, vol. 10, p. 191—201. — 17. Rathert G., Döring H. W. — J. of Plant Nutrition, 1981, vol. 4, p. 131—141. — 18. Rawson H. M., Munns R. — Plant, cell and environ., 1984, vol. 7, p. 207—213. — 19. Rawson H. M. — Austral. J. Plant Physiol., 1986, vol. 13, N 4, p. 475—489. — 20. Seemann J. R., Critchley C. — Planta, 1985, vol. 164, N 2, p. 151—162. — 21. Schwarz M., Gale J. — J. Exp. Bot., 1981, vol. 32, N 130, p. 933—941.

Статья поступила 28 апреля 1989 г.