

УДК 632.92:631.53.027:633.11

ВЛИЯНИЕ ПЕРЕКИСИ КАЛЬЦИЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ К КОРНЕВОЙ ГИПОКСИИ

М.С. СИНЯВИН, Н.Н. ТРЕТЬЯКОВ

(Кафедра физиологии растений)

Статья содержит краткий обзор научных публикаций об особой роли кальция в адаптивных реакциях растений и экспериментальные данные о возможности повысить устойчивость растений яровой пшеницы к корневой гипоксии путем предпосевной обработки семян кальцийсодержащими веществами.

Среди катионов, играющих важную роль в поглотительной функции корней, особое место занимает кальций. По данным многих исследователей, кальций способен усиливать или ослаблять поглощение калия, натрия, лития и других ионов [5, 9].

По мнению Эпштейна [22], ион Ca^{2+} при сравнительно низких концентрациях необходим для функционирования механизмов избиратель-

ной проницаемости мембран. Более того, при отсутствии кальция в наружной среде корни подвергаются ослизнению, ослабевают защитные свойства растения в целом. Они становятся более чувствительными к воздействию повреждающих факторов, в том числе и к корневой гипоксии (недостатку кислорода в корнеобитаемой среде, вызванной, к примеру, затоплением или переуплотне-

нием субстрата), нарушается и поглотительная функция корневой системы [1, 4].

Многие исследователи [3, 26] наблюдали положительное влияние ионов кальция на состояние клеточных мембран. Присутствие кальция в среде уменьшает, а отсутствие — увеличивает проницаемость клеточных мембран, что приводит к вымыванию из клеток не только ионов, но и сахаров, аминокислот, органических кислот и прочих макромолекул [15].

Предполагается, что действие Ca^{2+} сосредоточено на уровне плазмалеммы, ибо в первую очередь здесь находятся рецепторы на большинство экзогенных факторов. Это подтверждают также данные Нарушевичуса и Квиклите [12], которые на основании микрофотометрических измерений оптической плотности срезов гигантских нервных клеток виноградной улитки, окрашенных эриохромом Т, установили, что кальций, уменьшая проницаемость клеточных мембран, концентрируется в пограничном слое клетки, т.е. в районе мембран. Убедительны результаты, полученные Брандом и Фриманом [21], в опытах которых обработка мембран амебы ионами кальция сопровождалась увеличением электрического со-

противления и уменьшением толщины мембран. При этом происходило как бы сжатие слоев мембраны, в то время как при добавлении в среду ионов натрия толщина мембраны несколько увеличивалась.

По некоторым представлениям [16], мембрана клетки состоит из липидов, структурных и ферментных белков, содержит специфические углеводы, РНК, воду и бивалентные катионы, стабилизирующие эту систему.

Анализ значительного числа работ биохимического направления позволяет считать, что ион кальция оказывает непосредственное влияние на структурную организацию мембран и что механизм этого влияния изучен еще недостаточно глубоко. В мембране имеют место водородные, адсорбционные, гидрофобные взаимодействия и ковалентные связи [2]. В липид-липидных взаимодействиях большую роль играют ван-дер-ваальсовы силы, возникающие между гидрофобными группами углеводородных цепей. В мембране могут возникнуть гидрофобные связи также за счет такой последовательности аминокислот в структурных белках, при которой в определенных участках структуры преобладают неполярные группы [11].

В работах [4–6] показано, что в механизмах удержания мембраной поглощенных ионов и продуктов метаболизма гораздо большую роль, чем принято считать, играют водородные связи и что ионы кальция, уменьшая проницаемость тканей, вероятно, принимают участие в стабилизации всех химических взаимодействий в наружных мембранах, однако преобладающий вклад они вносят в стабилизацию водородных и ионных связей.

Если принять во внимание представления о лабильности структуры мембран, т.е. возможности ее существования в нескольких термодинамически устойчивых состояниях: глобулярном, ламеллярном, мицеллярном и гексагональном, то можно предположить, что ион кальция может в некоторых случаях способствовать переходам из одной формы в другую. Этому существуют и литературные подтверждения [20].

Ион кальция участвует в генерации биоэлектрических реакций у высших растений. Показано участие специфических кальциевых каналов в формировании биоэлектрической реакции (БЭР) на корнях огурца [27]. Доказанным можно считать функционирование в мембранах возбуждаемых селективных кальцие-

вых каналов. Переносимый через них кальциевый поток, вероятно, вместе с потоком еще какого-либо иона формирует первую составляющую двухкомпонентной БЭР. Специфическим блокатором кальциевых каналов является ион магния [18].

Растения, в отличие от животных, не имеют физиологически и анатомически детерминированной нервной системы, способной адекватно реагировать на внешние раздражители, поэтому биоэлектрические явления играют у растений информационно-регуляторную роль и являются их жизненно важной функцией [13,14].

Все сказанное выше указывает на особую роль кальция в жизни растений. Однако в условиях переувлажнения корнеобитаемой среды и возникающей вследствие этого гипоксии наблюдается уменьшение количества доступного для растений кальция. Это происходит из-за падения окислительно-восстановительного потенциала почвы, ухудшения ее ионообменных свойств, накопления восстановленных продуктов [28]. При переувлажнении почвы в результате денитрификации исчезают нитраты, образуется меньше подвижных форм фосфатов, накапливаются в токсических коли-

чествах двухвалентные ионы железа, марганца, серы, ионы аммония. Эти ионы замещают в почвенном растворе ионы натрия, калия, кальция, магния [7]. Очевидно, что растения в этих условиях не могут удовлетворить свою потребность в ионах кальция.

При переувлажнении и переуплотнении почвы есть и другая проблема — собственно гипоксия (низкая концентрация кислорода). На протяжении ряда лет мы изучали эту проблему касательно пшеницы в лабораторных, вегетационных и полевых опытах [10,17]. В полевых условиях гипоксия может возникать практически в любое время года, но преимущественно весной и осенью. Зимой она возможна при сравнительно высокой температуре воздуха и высоком снежном покрове.

В случае недостаточной аэрации в растениях происходят биохимические процессы, направленные на адаптацию к гипоксии [8]. Наиболее опасна нехватка кислорода на этапе прорастания семян [24]. Будучи затопленными, семена и проростки не имеют возможности контактировать с атмосферой, при этом количество кислорода, растворенного в воде, очень мало (при 20°C в 1 л чистой воды раст-

воряется 6,32 мг кислорода). Ситуация меняется в лучшую сторону, когда проростки оказываются над поверхностью воды. Считается доказанным, что растения способны к транспорту кислорода из атмосферы в корни [19], но эта способность у разных растений выражена в разной степени. Разработан пикнометрический метод определения пористости корней [26], этим методом определен объем воздушных полостей у некоторых культур: у риса он составил 35% к объему корней, кукурузы — 10%, ячменя — примерно, 1%; в соответствии с этим данные культуры и размещаются по шкале устойчивости к гипоксии.

Производственная практика показывает, что растения на ранних фазах развития гибнут при затоплении гораздо быстрее, чем взрослые растения, в это время гипоксия наносит наиболее ощутимый вред.

Мы предприняли попытку оптимизировать содержание кислорода и кальция в околокорневом пространстве, тем самым улучшить состояние проростков. Решение этой проблемы, бесспорно, имеет большое практическое значение для современного растениеводства.

Методика

Для решения поставленной задачи в 1997 г. на полевом участке кафедры физиологии растений ТСХА был поставлен опыт по изучению действия перекиси и сульфата кальция на устойчивость пшеницы к гипоксии в фазе набухания-прорастания семян. Логика работы заключалась в том, что перекись, разлагаясь, должна снабжать кислородом проростки некоторое время, одновременно ионы кальция будут способствовать большей устойчивости мембран клеток молодых растений к гипоксии. В литературе есть данные о положительных результатах подобных обработок [23]. Сульфат кальция был избран для изучения влияния ионов кальция на устойчивость проростков к гипоксии вне зависимости от содержания кислорода.

Объектом исследования был сорт яровой пшеницы Энита. Семена обрабатывали смесью крахмального клейстера, клея ПВА (в соотношении 1:1) и изучаемых кальцийсодержащих веществ. Добавляя в смесь для обработки семян сульфат или перекись кальция, мы стремились и в том и другом случае сохранить одну и ту же концентрацию кальция. Таким

образом, одна смесь содержала 5,7% сульфата кальция, а другая — 3% перекиси кальция.

В опыте было 5 вариантов: 1 — посев семян, обработанных перекисью кальция, и немедленное затопление; 2 — посев семян, обработанных сульфатом кальция, и немедленное затопление; 3 — посев семян, обработанных крахмально-клеевой смесью без добавок, немедленное затопление; 4 — посев семян, обработанных крахмально-клеевой смесью без добавок, без затопления (контроль с пленкой); 5 — посев семян, обработанных крахмально-клеевой смесью без добавок, без затопления и без пленки.

В вариантах 1–3 верхний слой почвы (20 см) был изолирован от нижележащих горизонтов полиэтиленовой пленкой (150 мкм) с целью создания условий гипоксии путем затопления водой. Вариант 1 поставлен для изучения действия кислорода, выделяемого перекисью кальция; вариант 2 — для вычленения действия ионов кальция; вариант 3 служил «затопленным» контролем; вариант 4 был заложен для изучения влияния на растения полиэтиленовой пленки, используемой при создании затопления, для этого в ней были сделаны многочисленные отверстия,

позволяющие влаге беспрепятственно мигрировать. Вариант 5 был абсолютным контролем (без использования пленки и без затопления). Все варианты закладывались по одинаковой схеме: почву вынимали на глубину 20 см, причем слои 0–10 см и 10–20 см вынимали отдельно. Затем во всех вариантах, исключая 5-й, на дно полученного «котлована» укладывали пленку и после этого слои почвы, сохраняя очередность, возвращали на место. Подготовка 5-го варианта, таким образом, отличалась только отсутствием этапа укладки пленки.

Затопление длилось 14 суток, по истечении этого срока пленку во всех вариантах перфорировали и тем самым влажность была выведена на оптимальный уровень (70–80% ППВ).

Результаты

Данные, полученные в опыте, неоднозначны. Как видно из таблицы, при затоплении без обработок снижалась выживаемость растений. Их выпадение под действием затопления отмечалось в основном в фазах набухания и прорастания семян. Обработка семян перекисью кальция положительно повлияла на устойчивость растений к затоплению, благодаря чему выжило в 3 раза больше рас-

тений и получено почти в 4 раза больше зерна в пересчете на единицу площади в сравнении с «затопленным» контролем.

В варианте с обработкой семян сульфатом кальция урожайность с растения была не ниже, чем в варианте с перекисью (а даже немного выше). Это может говорить о положительном влиянии ионов кальция самих по себе. Впрочем, варианты могли различаться по урожайности и из-за неодинакового в них количества растений, что обуславливало различную площадь питания последних. Это отчетливо видно в варианте 3, где при минимальной урожайности с 1 м² продуктивность с одного растения была на уровне других «затопленных» вариантов.

Анализируя структуру урожая в вариантах с кальцийсодержащими веществами, нетрудно увидеть, что вклад главного и боковых колосьев у них неодинаков: в варианте с перекисью есть тенденция к увеличению продуктивности боковых побегов за счет незначительного роста количества зерен и достоверного увеличения их массы и выполненности. Очевидной разницы между этими двумя вариантами по урожайности главного колоса практически нет.

Влияние обработок CaSO_4 и CaO_2 на морфологические и продуктивные параметры растений пшеницы

Вариант опыта	Высота надземной части, см	Продуктивная кустистость, стеблей на 1 растение	Число зерен, шт.		Масса зерен, г	Число зерен, шт.	Масса зерен, г	Количество растений на 1 м ²	Продуктивность	
			с главного колоса	с боковых колосьев одного растения					г/м ²	г/100 растений
1 — затопление+ CaO_2	66,4±0,9	1,1±0,0	28,9±0,9	31,0±1,2	1,00±0,05	0,85±0,04	307±11	407	132,6	
2 — затопление+ CaSO_4	66,8±1,0	1,2±0,0	29,7±0,9	29,1±1,5	1,01±0,04	0,70±0,04	273±9	374	137,0	
3 — затопление без обработки	60,7±2,4	1,3±0,1	32,1±2,3	32,1±3,1	1,02±0,09	0,63±0,10	101±5	132	130,7	
4 — контроль с пленкой	79,6±1,0	1,2±0,0	26,4±0,9	27,5±0,8	1,28±0,04	0,84±0,03	295±8	352	119,3	
5 — абсолютный контроль	93,3±1,1	1,7±0,0	40,4±0,9	38,2±1,3	1,45±0,05	1,14±0,05	303±10	450	148,5	

* В пересчете на один колос.

В контрольном варианте (затопление без обработок) при большем количестве зерен на главном колосе они имеют меньшую выполненность, чем в опытных вариантах. По массе и выполненности зерна с боковых колосьев наблюдаются еще большие различия, причем в сравнении с 1-м вариантом (затопление+CaO₂) эти различия достоверны. Таким образом, в случаях с обработкой зерна и сульфатом кальция и перекисью кальция растения переносят затопление корней лучше, чем при посеве необработанными семенами.

В 4-м варианте (контроль с пленкой) растения не испытывали действия корневого затопления (об этом говорит и отсутствие характерного для гипоксии утолщения основания стебля с образованием на нем значительного количества воздушных корней с внутренней аэренхимой), однако налицо значительное снижение урожайности в сравнении с 5-м вариантом (абсолютный контроль). Очевидно, перфорированная пленка оказалась недостаточно проницаемой для корней, что вызвало некоторый недостаток в элементах питания.

В условиях полевого эксперимента растения зачастую испытывают на себе действие

не только изучаемых факторов, но и ряда других, к сожалению, не поддающихся управлению. Однако в этом заключается положительный момент максимального приближения условий выращивания к естественным. В реальных полевых условиях нередко после периода затопления наступает засушливый период, при этом поверхностная корневая система, сформировавшаяся под действием гипоксии, страдает от нехватки влаги в большей степени, чем корневая система растений, развивающихся при нормальном увлажнении. При проведении опыта во второй половине вегетации мы столкнулись именно с этой проблемой. Собственно следует говорить о комплексном воздействии на опытные растения: в первой половине вегетации — корневой гипоксии, вызванной затоплением, и во второй половине (с фазы цветения) — почвенной засухи. Именно этот комплекс факторов и вызвал наблюдаемые нами патологические процессы и снижение урожайности растений пшеницы.

Выводы

1. Гипоксия, вызванная затоплением корнеобитаемой среды, отрицательно влияет на рост и развитие растений пшеницы, особенно в ранние

фазы развития. Засуха сильнее угнетает растения, подвергшиеся до этого действию затопления корней.

2. Нанесение перед посевом на семена пшеницы кальцийсодержащих веществ способствует увеличению устойчивости растений к гипоксии; очевидно, известкование почвы также может повышать устойчивость растений пшеницы к затоплению корневой системы.

3. Вещества, подобные перекиси кальция, будучи нанесенные на семена перед посевом, создавая запас кальция, способны увеличивать устойчивость проростков к почвенной гипоксии за счет медленного разложения с выделением кислорода.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андриенко С.С. Физиология сельскохозяйственных растений. 2. М.: Изд-во, МГУ, 1967. — 2. Бреслер С.Е. Введение в молекулярную биологию. Л.: Изд-во АН СССР, 1963. — 3. Бушуева Т.М. Бот. журн., 1964, вып. 49, с. 3. — 4. Власюк П.А. Фізіологічні основи живлення рослин. Держсільгоспвидав УРСР, 1962. — 5. Власюк П.А. Биологические элементы в жизнедеятельности растений. К.: Наукова думка, 1969. — 6. Власюк П.А., Хоменко А.Д.,

Приходько Н.В. О механизме влияния кальция на проницаемость корневых тканей. — Тр. симпозиума «Механизмы поглощения веществ растительной клеткой». Иркутск, 1971. — 7. Гарюгин Г.А. Об оптимальной влажности почвы. — Вестн. с.-х. науки, 1979, вып. 7, с. 94—97. — 8. Гринева Г.М. Физиологические и структурные изменения при адаптации растений к условиям кислородной недостаточности. — Автореф. докт. дис. М., 1980. — 9. Демолон А. Рост и развитие культурных растений. М.: Сельхозгиз, 1961. — 10. Карнаухова Т.В., Третьяков Н.Н., Фаттахова Н.Н. и др. Морфологические реакции молодых растений пшеницы на затопление корней. — Изв. ТСХА, 1994, вып. 1. — 11. Ленинджер. Митохондрия. М.: Мир, 1966. — 12. Нарушевичус, Квиклите. Тез. докл. III биохим. конф. БССР, Латв. ССР, Литовск. ССР и ЭССР. Минск, 1968. — 13. Опритов В.А. Электричество в жизни животных и растений. — Соросовский образов. журн., 1996, № 9. — 14. Опритов В.А. Электрические сигналы у высших растений. — Соросовский образов. журн., 1996, № 10. — 15. Приходько Н.В., Нишко В.П. Мат. IV Респ. конф. молодых исслед. К.: Наукова думка,

1969. — **16.** *Саляев Р.К.* Поглощение веществ растительной клеткой. М.: Наука, 1969. — **17.** *Третьяков Н.Н., Карнаухова Т.В., Сиявин М.С.* Динамика интенсивности дыхания и разности биопотенциалов растений пшеницы при нарастающей корневой гипоксии. — Изв. ТСХА, 1996, вып. 2, с. 145–151. — **18.** *Черницкий М.Ю., Паничкин Л.А., Купленский О.Ю.* Роль кальция в формировании биоэлектрической реакции листьев огурца. — Физиол. растений, 1993, т. 40, № 2, с. 246. — **19.** *Чиркова Т.В.* О роли листьев в обеспечении кислородом корней растений различных условий местообитания. — Автореф. канд. дис., 1964. — **20.** *Benedetti E., Emmelot C.* Internat. Congr. Elektron mikrosk., Kyoto, 2, 399, 1966. — **21.** *Brand Ph., Freeman A.* Science, 1967. — **22.** *Epstein E.* Agrochimica, 1962, vol. 6, p. 293. — **23.** *Da Silva M.B., Costa J.A.* Lavoura arrozeira, 1993, vol. 46, № 408, p. 3–5. — **24.** *Huang B., Jonson J.W., Nesmith D.S., Bridges D.C.* Crop Sc., 1994, vol. 34, № 6, p. 1538–1544. — **25.** *Jensen C.R., Stolzy L. H., Letey J.* Soil Sci., 1969, vol. 103, № 1, p. 23–29. — **26.** *Laties Annual Rev. Plant Physiol*, 1955, 6. — **27.** *Minorsky P.V., Spanswick R.M.* Plant, Cell and Environ, 1989, vol. 12, № 2, p.137. — **28.** *Ponnamperuma F.N.* Effects of flooding on soils. — Flooding and plant Growth/ T.T.Kozlowski ed. Florida:Acad.Press, 1984.

*Статья поступила
27 апреля 2001 г.*