

УДК 631.81:577.3

БИОФИЗИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ РАСТЕНИЙ ПРИ НЕБЛАГОПРИЯТНЫХ ФАКТОРАХ

А. М. ГОРДЕЕВ

(Смоленский филиал ТСХА)

Высказывается предположение, что при достаточно длительном воздействии на растения неблагоприятных условий (дефицит влаги, гипогравитация и гипоксия) на плазмалемме эндодермальных клеток корня формируется протонный барьер, препятствующий нормальному трансмембранному энергомассопереносу. Он образуется за счет усиления вследствие неудовлетворительного ионного обмена АТФ-зависимого оттока Н-ионов из клетки на внешнюю сторону плазмалеммы.

При применении слабого электрического поля и улучшении агрофизических свойств корнеобитаемой зоны, вероятно, может разрушаться протонный барьер, что способствует повышению устойчивости растений к неблагоприятным факторам земледелия. Обсуждаются возможные пути использования полученных результатов в практике.

Влияние абиотических и биотических факторов на урожай многолетнее и сложное. Каждый из них в отдельности и в комплексе с другими стимулирует или ингибирует различные процессы жизнедеятельности растительного организма. Среди негативных факторов наряду с засухой и переувлажнением, недостатком тепла и пищи все большее значение приобретают эрозия, переуплотнение, декальцификация, обесструктурирование, потеря биогенности и другие последствия интенсификации земледелия. Изменившиеся условия окружающей среды могут вызвать биологический стресс [26]. Поэтому для повышения устойчивости растений к неблагоприятным факторам земледелия (НФЗ) необходимо изучать их ответы на негативное влияние окружающей среды.

К настоящему времени накоплено немало данных о том, что ключевая роль в физиолого-биохимических и биофизических процессах адаптации растительных организмов принадлежит системе биомембран [5, 19]. В данном сообщении излагается гипотеза о формировании на плазмалемме эндодермальных клеток корня в условиях НФЗ протонного барьера (ПБ), ухудшающего устойчивость растений к экстремальным условиям, а также результаты изучения некоторых физических и агротехнических способов разрушения этого барьера для повышения устойчивости растений путем улучшения их питания.

Методика

Вегетационные опыты проводили в климатической камере КШ-73 с растениями кукурузы и гороха сорта Куйбышевский. Экстремальным фактором был водный дефицит, который создавали путем поддержания влажности субстрата на уровне 30—35 % ПВ с помощью ежедневного дозированного полива. В качестве питательного субстрата использовали искусственную почву ИС-2 на ионитных смолах, изготовленную в Институте неорганической химии АН БССР.

Для электровоздействия на корнеобитаемую зону применяли гальванические элементы с регулированием напряжения потенциометром. Электродами служила угле-

родная ткань. Разность электрохимических потенциалов в ризосфере создавали предложенным нами специальным расположением анион- и катионнасыщенного субстрата [1]. В экспериментах осуществляли биометрический и физический контроль. В субстрате измеряли разность потенциалов; в растительных образцах содержание азота определяли по Кудяеву, фосфора — по Труогу, калия — по Петербургскому, рН — в КС1-вытяжке, количество микроэлементов — на атомно-абсорбционном спектрофотометре, интенсивность дыхания — по методике Бойсена-Иенсена, хемилюминесцентное свечение — на хемилюминиметре в Институте ботаники АН УССР.

Результаты

Нами высказано предположение, что при достаточно длительном воздействии НФЗ на плазмалемме эндодермальных клеток корня форми-

Статья публикуется в порядке дискуссии.

**Динамика роста кукурузы и гороха при различной влагообеспеченности и
воздействии на корнеобитаемую зону электрическим полем
(среднее из 16 определений)**

Вариант опыта	Влажность, %	Высота растений, см					
		Кукуруза			Горох		
		на 4-е сут	на 16-е сут	на 25-е сут	на 4-е сут	на 16-е сут	на 25-е сут
Контроль	70	1,8±0,1	19,3±0,6	51,7±1,7	6,4±0,2	37,1±1,3	75,9±2,1
	35	0	2,3±0,2	19,5±0,6	0	4,7±0,1	13,3±0,4
Постоянное элект- рическое поле	70	1,7±0,1	22,2±0,5	55,1±1,6	0	38,6±1,3	75,6±2,4
	35	1,0±0,1	14,9±0,3	37,0±1,2	0	8,7±0,4	41,4±1,5
Электрохимичес- кий потенциал	70	1,6±0,1	22,4±0,6	49,2±1,4	5,1±0,2	29,4±1,0	63,0±2,4
	35	1,7±0,1	19,0±0,5	54,0±1,7	2,3±0,1	24,6±1,0	60,2±2,0

руется ПБ, ухудшающий в конечном итоге устойчивость растений к экстремальным условиям, и что его можно разрушить применением слабого электрического поля в ризосфере и соответствующими агротехническими способами, в результате ограничивается отрицательное воздействие негативных факторов. Подтверждение правильности данного предположения важно было получить прежде всего в условиях водного дефицита.

Сравнительное изучение развития растений кукурузы и гороха, выращиваемых при влажности 35 и 70 % ПВ, выявило выраженный эффект воздействия на корнеобитаемую зону слабого постоянного электрического поля (400—500 мВ) и особенно поля, созданного за счет разности электрохимических потенциалов (без внешнего источника тока). В сосудах, где влажность поддерживалась на уровне 30—35 % ПВ без изменения электрических характеристик корнеобитаемой зоны, растения всходили позже и сильно отставали в росте. Когда же в ризосфере протекал направленный ток, ситуация резко изменялась. Если в контроле при засухе растения кукурузы к концу опыта росли в 2,7 раза медленнее нормально увлажняемых, то при подаче электрического тока от внешнего источника — соответственно в 1,5 и 1,8 раза, а при наличии электрохимического потенциала не уступали контрольным (таблица).

Аналогичные результаты получены и в других исследованиях [12, 31]. Таким образом, подтверждается высказывание К. А. Тимирязева, что «для целей питания растения не нуждаются в тех громадных количествах воды, которые они обыкновенно испаряют» [23].

Описанный эффект электровоздействия на корнеобитаемую зону мы рассматриваем как результат рассасывания протонов, откачанных из эндодермальных клеток при неблагоприятных условиях АТФ-зависимым H⁺-насосом и сконцентрированных на плазмалемме. Анализ концентрации ионов водорода в субстрате показал, что в прианодной зоне значение pH не изменяется, а в катодной (верхняя часть субстрата с основной массой корней) оно сильно реагирует на изменения влажности и разности потенциалов (рис. 1). Наиболее высокой концентрация H-ионов в субстрате оказалась при создании электрохимического потенциала в условиях дефицита влаги. В этом варианте отмечено и самое большое значе-

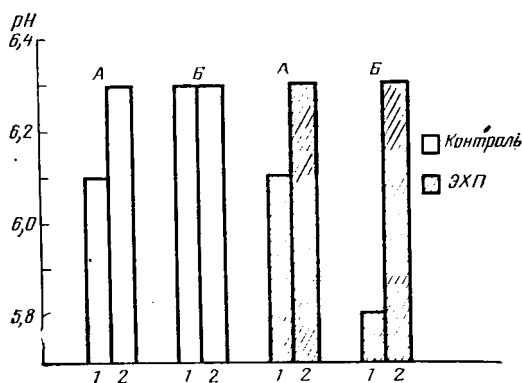


Рис. 1. Влияние электрохимического потенциала (ЭХП) на изменение pH в прианодной (1) и катодной (2) зонах в зависимости от влажности субстрата.

А — влажность 70 % ПВ, Б — влажность 35 % ПВ.

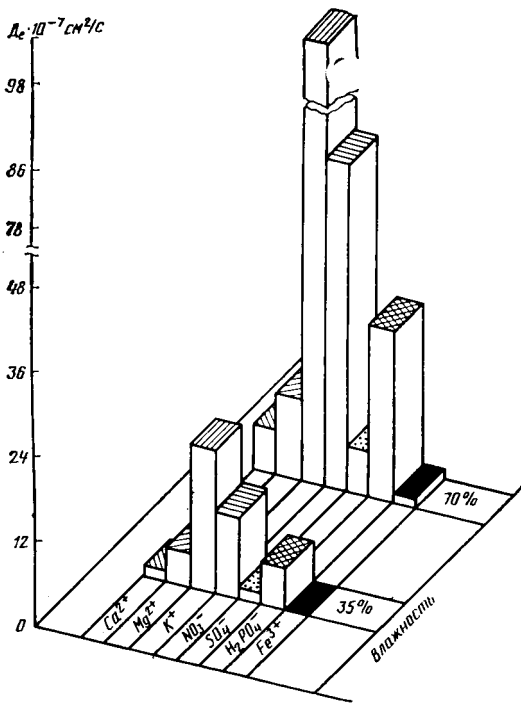


Рис. 2. Эффективный коэффициент диффузии элементов (D_e) питания при различной влажности субстрата.

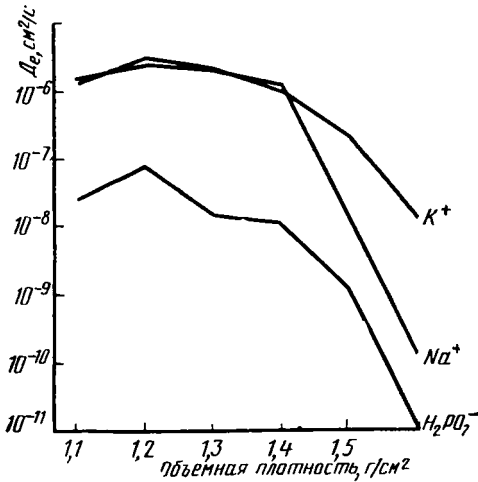


Рис. 3. Коэффициент диффузии (D_e) Na^+ , K^+ , $H_2PO_4^-$ в зависимости от плотности дерново-подзолистой почвы.

ние разности электрохимических потенциалов — 280 мВ. Следовательно, выделяемые корневыми тканями протоны удаляются электрическим полем с плазмалеммы и концентрируются в прикатодной зоне. Возможно также их участие в усилении разности электрохимических потенциалов искусственного субстрата.

Каков же механизм ответа растений на стрессовые условия?

Известно, что растения могут повышать или понижать значения рН питательного раствора в зависимости от относительной скорости поступления к корню анионов и катионов [2, 28, 29]. В наших опытах при снижении влажности в ризосфере вдвое в 4 раза уменьшалась диффузия элементов питания, в том числе K^+ , на который обмениваются выделяемые клеткой протоны (рис. 2); в 4—6 раз сокращалось поступление ионов и с массовым потоком. Аналогичное уменьшение диффузии проявляется при уплотнении почвы (рис. 3), что согласуется с литературными данными [27].

Таким образом, поступление в клетки элементов питания, особенно калия, который необходим как для внутриклеточного синтеза, так и для обеспечения нормального функционирования мембранного транспорта, затрудняется. В ответ на неблагоприятные для жизнедеятельности растения изменения окружающей среды активизируются метаболические процессы, связанные с выходом протонов, что в начальный период действия негативного фактора повышает

устойчивость клеток и растения в целом. Поэтому, в частности, усиливается дыхание [21], более интенсивной становится работа АТФ-зависимого мембранного H^+ -насоса, который служит универсальным энергетическим приводом к ионным потокам на плазмалемме растительных клеток [6, 20]. При стрессовых воздействиях в растениях синтезируются специфические белки, например белки теплового шока (БТШ) и белки водного стресса в ответ соответственно на экстремальные температурные условия и обезвоживание [5]. Эти высокомолекулярные соединения также могут являться донорами электронов. В результате в

клетке появляются органические анионы в количестве, эквивалентном выведенным катионам водорода [30].

При увеличении интенсивности воздействия отрицательного фактора резко уменьшается избирательная проницаемость плазмалеммы, наступает предел устойчивости клеток [7]. При этом на наружной поверхности мембраны накапливаются ионы водорода, а внутри клетки — анионы [11]. Следовательно, в ответ на неблагоприятные факторы не только усиливается откачка H^+ -ионов через плазмалемму эндодермальных клеток корня, но и возрастает внутриклеточный отрицательный заряд, что заставляет выделяемые в избытке протоны концентрироваться непосредственно у H^+ -каналов.

Протоны обладают очень сильным электрическим полем, значительно превышающим поля других катионов, поэтому они образуют на плазмалемме объемный макроскопический заряд, возможно, создающий электрическое поле напряженностью порядка единиц и сотен В/см [25]. В результате формируется двойной электрический слой. Через такой слой, называемый протонным барьером, крайне затруднена диффузия других ионов. Поскольку протяженность ПБ может быть значительной, он должен препятствовать всему процессу трансмембранного электро-массопереноса.

Ряд авторов [11, 13, 17, 18, 28] также констатируют наличие слоя, препятствующего поступлению ионов в клетку при их низкой концентрации. Однако они не связывают возникновение этого так называемого неперемешиваемого слоя с работой протонной помпы, а объясняют его образование наличием отрицательного поверхностного заряда, обусловленного расположенными на поверхности мембран полярными аминокруппами. Если на границе мембрана — раствор имеются фиксированные заряды, то внутри и снаружи мембраны должны существовать диффузные двойные слои [15]. Относительная роль таких неперемешиваемых слоев в мембранном транспорте зависит от концентрации веществ на их границах, концентрационного градиента и электрического поля, формируемого зарядом катионов [18].

Итак, барьер на поверхности плазменных мембран существует, и образуется он, вероятнее всего, в результате усиленной откачки протонов из клетки при различных неблагоприятных условиях. ПБ ухудшает питание растений, приводит к их угнетению и даже гибели. Поэтому необходимы уточнение механизма образования ПБ и поиск путей устранения его отрицательного влияния на устойчивость растений, одним из которых является воздействие электрического поля.

Особый интерес представляет проверка гипотезы о механизме образования ПБ в условиях орбитальных станций. Специфика основных факторов внешней среды при космических полетах дает возможность использовать уникальный подход к выяснению многих кардинальных вопросов биологической науки, в том числе и раскрытию механизмов реакции растений на экстремальные влияния и их адаптационные возможности. Как показали наши исследования [10], в реальной невесомости и в адекватных наземных условиях (на клиностахах) эффективность электростимуляции проявилась на всех этапах развития растительного организма в экстремальных условиях. При наличии слабого постоянного электрического поля в корнеобитаемой зоне нормализовалась ориентация корней, ускорились рост и развитие растений, значительно улучшалось поступление в них элементов питания. При этом наиболее эффективной оказалась прерывистая электростимуляция. Эффективность воздействия оценивали по интенсивности хемилюминесцентного свечения клеток корней гороха, выращиваемого на горизонтальном клиностахе: при действии постоянного поля она составила 70 квантов, при воздействии поля такой же величины в течение 3 с — 105, а 0,5 и 1 с — 70 квантов. В контрольных стационарных условиях интенсивность хемилюминесцентного свечения клеток оценивалась 80 квантами. Есть основания предполагать, что электровоздействие в течение 1 и даже 0,5 с могло повлиять только на H^+ -ионы. Следовательно, и при гипогравитации от-

ветная реакция на стрессовые условия, очевидно, связана с образованием ПБ.

На основании полученных результатов и литературных данных [5] можно предположить существование единого механизма реакции клеток на стрессовые условия, а именно образование ПБ.

Подтверждением предлагаемой гипотезы могут служить и наши многочисленные неудавшиеся попытки получить эффект от воздействия электрических полей в отсутствие лимитирующих факторов развития растений. В лабораторных условиях при оптимальных величинах освещенности, увлажнения, питания, температуры и аэрации достоверной прибавки урожая различных культур при электровоздействии не было. В этом случае осуществляется строгий метаболический контроль за работой H^+ -насосов и концентрацией протонов в примембранных областях. Таким образом, проявляется общебиологический принцип — любая стимуляция физиологических процессов эффективна, если она компенсирует недостаток или избыток какого-то фактора. Когда же все факторы имеют оптимальные значения, в стимулировании нет необходимости.

Предположение о формировании ПБ в ответ на НФЗ позволяет по-новому оценивать снижение урожаев в неблагоприятных условиях. Известно, например, что на плохо дренированных почвах недостаток кислорода является главной причиной недобора урожаев. В условиях гипоксии в корневых клетках ограничено аэробное дыхание и соответственно синтез АТФ. А так как поглощение минеральных веществ корневой системой связано с расходом АТФ, у растений, произрастающих на переувлажненных почвах, часто обнаруживаются симптомы недостаточности тех или иных минеральных элементов. Для улучшения снабжения катионами эндодермальные клетки экспортируют H^+ -ионы, а они, не находя протвиононов, образуют ПБ и подкисляют ризосферу [9].

Зная причину подкисления, можно рекомендовать способ снижения кислотности почвы — рыхление корнеобитаемого слоя, т. е. прием, улучшающий дыхание растений. Действительно, в нашем опыте с ячменем на дерново-подзолистой среднесуглинистой почве с повышенной плотностью (в подпахотном слое до $1,7 \text{ г/см}^3$) величина рН по обычной вспашке на фоне NPK+компост составила 5,8, а по вспашке с щелеванием — 6,4.

Таким образом, применение слабого электрического поля, улучшение агрофизических свойств корнеобитаемой зоны могут, вероятно, разрушать протонный барьер, образующийся на плазмалемме эндодермальных клеток корня в результате довольно длительного воздействия стрессовых условий и препятствующий трансмембранному энергомассопереносу, и тем самым способствовать повышению* устойчивости растений к неблагоприятным факторам земледелия.

ЛИТЕРАТУРА

1. Авторское свидетельство № 1081826, кл. $A_{01} 7/04$. — 2. Барбер С. А. Биологическая доступность питательных веществ в почве. — М.: Агропромиздат, 1988. — 3. Б а т ю к В. П. Применение полимеров и поверхностно-активных веществ в почвах. — М.: Наука, 1978. — 4. Боровский В. М. К повышению эффективности использования почвенных ресурсов. — Почвоведение, 1982, № 6, с. 5—10. — 5. Бурханова Э. А., Федина А. Б., Хохлова В. А. и др. Действие различных стрессов на синтез белков и ультраструктуру клеток корней проростков тыквы. — Физиология растений, 1988, т. 35, вып. 4, с. 762—772. — 6. Вахмистров Д. Б. Физиология растений: современное состояние и перспективы развития. — Изв. АН СССР, сер. биол. гич., № 6, 1978, № 6, с. 1561—1575. — 7. Воробьев Л. Н., Плеханов С. С. Влияние кобальта на биоэлектрические потенциалы и проницаемость клеток водоросли *Nitella Sincarpa*. — В кн.: Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. Вильнюс: Изд-во АН ЛитССР, 1973. — 8. Гак Е. З., Красногорская Н. В. О возможной природе электродинамических явлений в живых системах. — В кн.: Электромагнитные поля в биосфере. Т. 2. М.: Наука, 1984. — 9. Гордеев А. М., Машинский А. Л., Прутенская Н. И. и др. Накопление аминокислот в ионитной почве в экстремальных условиях. — В сб. научн. тр.: Роль токсинов растительного и микробного происхождения в аллелопатии. Киев: Наук, думка, 1983. — 10. Гордеев А. М., Машинский А. Л., Мельников Н. В. и др. Физиологическое состояние растений при электровоздействии в условиях гипогравитации. — Изв. ТСХА, 1988, вып. 3, с. 95—99. — 11. Гудвин Т.

- Мерсер Э. Введение в биохимию растений.—М.: Мир, 1986. — **12.** Каменская К. И., Шогенов Ю. Х., Третьяков Н. Н. Электростимуляция роста и развития кукурузы в условиях недостаточного увлажнения. — Механизация и электрификация сельск. хоз-ва, 1987, № 6, с. 54.— **13.** Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. — М.: Мир, 1978. — **14.** Колосов М. И. Погложительная деятельность корневых систем растений. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — **15.** Котык А., Яначек К. Мембранный транспорт. — М.: Мир, 1980. — **16.** Куликов Б. А., Савина В. М., Судаченко В. Н. Хазанова С. Г. Эффективность применения электрического тока при выращивании растений огурца в теплице. — Л.: Тр. АФИ, 1981, с. 82—86. — **17.** Люттеге У., Хигинботам Н. Передвижение веществ в растениях. — М.: Колос, 1984. — **18.** Маркин В. С., Чизмаджев Ю. А. Индуцированный ионный транспорт. — М.: Наука, 1974. — **19.** Петрушенко В. В. Адаптивные реакции растений. Физико-химический аспект. — Киев: Вища школа, 1981. — **20.** Полевой В. В., Штальберг Р. О связи ауксинзависимой электропозитивации тканей с протонной помпой. — Физиология растений, 1980, т. 27, вып. 3, с. 579—584. — **21.** Рубин Б. А. Проблемы физиологии в современном растениеводстве. — М.: Колос, 1978. — **22.** Стамболчян Е. Ю. Роль эндодермы в процессе транспорта ионов по корню. — Физиология растений, 1988, т. 34, вып. 6, с. 1187—1198. — **23.** Тимирязев К. А. Земледелие и физиология растений. Избр. соч., т. III, М.: ОГИЗ, Сельхозгиз, 1948.— **24.** Тихая Н. И., Тарабаева К. А., Вахмистров Д. Б. Прямое и опосредованное действие фитогормонов на активность мембранных АТФаз корней ячменя. — Физиология растений, 1988, т. 35, вып. 2, с. 275—284. — **25.** Фиалков Ю. Я. Необычные свойства обычных растворов. — М.: Педагогика, 1978. — **26.** Физиология и биохимия покоя и прорастания семян/Пер. с англ. под ред. М. Г. Николаевой и Н. В. Обручевой. — М.: Колос, 1982. — **27.** Филеп Д., Рэдди М., Варро Т. Перенос ионов в почвах с различной пористостью и влажностью. — Почвоведение, 1986, № 10, с. 55—62. — **28.** Ясуо Кагава. Биомембраны. — М.: Высшая школа, 1985. — **29.** V o t t g e r M., B i g d o p M., S o i l H. — P l a n t a, 1985, 163, N 3, p. 376—380. — **30.** M e n g e l K., S t e f f e n s D. — Z. P f l a n z e n e r n a h r u n d B o d e n k, 1982, 145, N 3, p. 229—236. — **31.** K l e s s e r J. O., B i e r M. Gravitational dynamics of biosystems: some speculations. Material Sciences in Space with application to space processing. 1977.

Статья поступила 15 апреля 1989 г.

SUMMARY

It is supposed that if plants are under unfavourable conditions long enough (moisture deficiency, hypogravitation and hypoxia), a proton barrier interfering with normal transmembrane energy-mass-transportation is formed on plasmalemma of endospermal root cells. This barrier is formed due to more intensive ATP-dependent movement of H⁺-ions from the cell onto the external side of plasmalemma as a result of unsatisfactory ion exchange.

When weak electric field is used, and agrophysical characteristics of the root zone get better, the proton barrier may be destroyed, which leads to higher plant resistance to unfavourable factors for farming. Possible ways of practical utilization of the results obtained are discussed.