

УДК 633.11'171'174:581.133.9:631.416.4'5:632.122

ОТВЕТНАЯ РЕАКЦИЯ И АДАПТАЦИЯ ПШЕНИЦЫ, ПРОСА И СОРГО К ХЛОРИДНОМУ ЗАСОЛЕНИЮ

М.Н. КОНДРАТЬЕВ, Т.А. РЫБКИНА

(Кафедра физиологии растений)

В вегетационных опытах на растениях пшеницы, проса и сорго, выращиваемых в водной культуре, исследовались этапы ответной реакции растений на степень и длительность натрий-хлоридного засоления.

Отрицательное действие засоления на растения проявляется через изменение метаболизма на уровне клетки [11, 12], нарушение различных физиологических функций на органном и организменном уровнях [8, 16]. В результате происходят изменения процессов роста и развития растений [12, 18]. Такое негативное влияние засоления обусловлено прежде всего избыточным накоплением в растениях ионов солей [11, 14, 15]. В связи с этим солеустойчивость растений определяется, по-видимому, эффективностью поддержания в клетках

ионного гомеостаза [3, 5, 17, 21]. Но растения гликофиты генетически не приспособлены к высокому содержанию солей в среде и не обладают механизмами регуляции ионно-транспортных процессов на уровне клетки или ткани [7]. Для культурных растений, вероятно, решающее значение имеет их способность к регуляции распределения засоряющих ионов между органами, позволяющая не допускать высокой концентрации ионов в молодых растущих листьях и особенно в репродуктивных органах [19, 28].

Направление данной научной работы и схемы экспериментов определены бывшим профессором кафедры физиологии растений А.Е. Петровым-Спирidonовым.

Установлено, что важную распределительную функцию выполняют корни растений, аккумулируя избыточно поглощаемые ионы и осуществляя тем самым выведение ионов из дальнейшего транспорта в надземные органы [4, 10]. Однако в настоящее время остаются малоизученными механизмы адаптации к засолению на организменном уровне близкородственных, но различающихся по устойчивости к засолению растений.

Реализация такого признака, как солеустойчивость, определяемого генотипом, зависит в первую очередь от концентрации соли в среде, характера засоления (резкое или постепенное), а также от продолжительности воздействия стрессового фактора. Отмечается, что постепенное засоление может явиться толчком к адаптивным перестройкам организма, благодаря чему повышается его солеустойчивость [12]. В связи с этим целью наших исследований являлось изучение особенностей накопления ионов в органах растений, различающихся по солеустойчивости, в зависимости от концентрации хлорида натрия в среде, продолжительности и характера действия засоления (резкое или постепенное). Изучение действия на растения постепенного, прогрессирующего засоления среды имеет значение еще и потому, что уровень засоления почв не остается постоянным во времени, а, как правило, постепенно увеличивается с весны до конца лета.

Методика

Экспериментальная работа проводилась в фитотроне Инсти-

тута физиологии растений и на кафедре физиологии растений Тимирязевской академии. Объектами исследования служили растения пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 35, проса (*Panicum miliaceum* L.) сорта Мироновское 94 и сорго (*Sorghum Moench.*) сорта Геническое 11. Сорты представителей C_4 растений были выбраны нами по данным предшествующих опытов [9].

Во всех экспериментах растения выращивали в вегетационном домике в водной культуре на питательной смеси Хогланда [20]. Уровень pH питательного раствора — 5,3—5,6 — обеспечивали добавлением к раствору необходимых количеств H_2SO_4 (или NaOH). Смену питательного раствора осуществляли каждые 7 дней.

При изучении действия на растения постоянного хлоридного засоления после предварительного выращивания в течение 21 дня на растворе Хогланда опытные растения переносили на растворы, содержащие наряду с элементами минерального питания хлорид натрия в концентрациях 25, 50, 100 и 150 ммоль/л, которые поддерживали в течение всего опыта.

В другом эксперименте после предварительного выращивания в течение 29 дней растения переносили на раствор, содержащий наряду с элементами минерального питания хлорид натрия в концентрации 25 ммоль/л. Через 14 дней после засоления концентрацию соли увеличивали до 50, а еще через 14 дней — до 75 ммоль/л. Таким образом создавались условия прогрессирующего засоления.

Время экспозиции при постоянном засолении зависело от реакции на него растений и составило: для сорго при концентрации хлорида натрия 150 ммоль/л — 4 дня, при 100 ммоль/л — 28 дней; для проса при концентрациях соли 100 и 150 ммоль/л — 30 дней; для пшеницы при концентрациях соли 50, 100 и 150 ммоль/л — 35 дней. Оставшиеся растения были убраны через 53 дня после засоления. Кроме того, пробы растений отбирали через 7, 21 и 41 день от начала эксперимента.

В условиях прогрессирующего засоления растения выращивали до получения хозяйственного урожая. Пшеницу убирали на 64-й день после начала засоления, просо — на 76-й, сорго — на 77-й день. Из-за неблагоприятных погодных условий (недостаточной освещенности, низкой температуры воздуха) растения сорго не сформировали зерна и были убраны в фазу выметывания. Растительные пробы отбирали перед сменой концентрации раствора: при 75 ммоль/л — через 14 дней после засоления и в конце эксперимента.

В процессе выращивания растений проводили фенологические наблюдения: отмечали появление очередных листьев, фазы развития, проявление внешних признаков повреждения корней и надземных органов. Определяли сырую и сухую массу корней и надземной части растений. Рассчитывали относительную скорость роста [27], степень солеустойчивости — отношение сухой массы органов при засолении к сухой массе аналогичных органов в контроле [12].

Концентрацию ионов K^+ и Na^+ в органах растений определяли на пламенном фотометре. Рассчитывали отношение $K^+ : Na^+$ по концентрации этих ионов в надземной части растений. Коэффициент распределения ионов (K_d) рассчитывали как отношение содержания ионов в надземных органах к их содержанию в корнях [4], индекс ионной регуляции — как соотношение концентраций ионов в надземной части при засолении и в контроле [26]. Определяли также скорость потоков ионов K^+ и Na^+ к корням и к надземной части растений [25] и ряд других показателей.

При статистической обработке результатов исследований и использовали дисперсионный и корреляционный методы анализа.

Результаты

В условиях действия постоянного натрий-хлоридного засоления на относительно взрослые растения степень торможения ростовых процессов в первую очередь была обусловлена биологическими особенностями растений и зависела от концентрации соли в среде (рис. 1).

Так, сухая масса пшеницы на 7-й день после засоления при концентрации соли 25 ммоль/л практически не отличалась от контроля. При концентрациях 50, 100 и 150 ммоль/л степень солеустойчивости составила соответственно 90, 70 и 65% (табл. 1). Снижение массы надземной части выходило за пределы ошибки опыта при концентрации соли 100 и 150 ммоль/л. На 21-й день различия в степени снижения биомас-

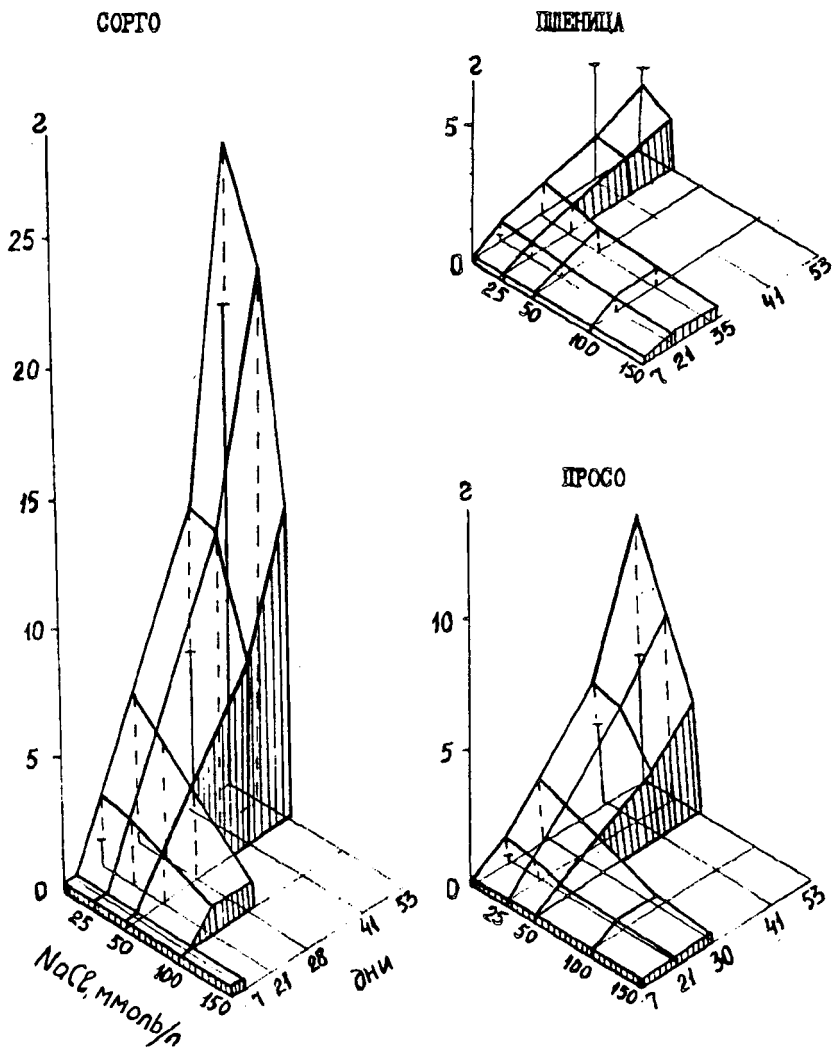


Рис. 1. Сухая масса надземной части растений (г на 1 растение) при постоянном хлоридном засолении в вариантах с концентрацией хлорида натрия 25, 50, 100 и 150 ммоль/л.

7, 21, 30, 41 и 53 — продолжительность засоления, дни.

сы проявились у растений уже во всех вариантах засоления, что говорит о постепенном усилении его отрицательного эффекта. На 35-й день проявились видимые признаки солевого отравления и снижения жизнеспособности пше-

ницы при концентрациях соли в среде 50, 100 и 150 ммоль/л, в связи с чем растения были убраны. Следовательно, пшеница выдерживает засоление хлоридом натрия только в концентрации 25 ммоль/л.

Т а б л и ц а 1

**Степень солеустойчивости растений (% к контролю)
при постоянном хлоридном засолении**

NaCl, ммоль/л	Продолжительность засоления, дни							
	4	7	21	28	30	35	41	53
<i>Пшеница</i>								
25	—	$\frac{100}{50}$	$\frac{74}{77}$	—	—	—	$\frac{98}{91}$	$\frac{72}{78}$
50	—	$\frac{90}{100}$	$\frac{55}{69}$	—	—	$\frac{73}{75}$	—	—
100	—	$\frac{70}{125}$	$\frac{45}{31}$	—	—	$\frac{49}{67}$	—	—
150	—	$\frac{65}{100}$	$\frac{45}{54}$	—	—	$\frac{36}{67}$	—	—
<i>Просо</i>								
25	—	$\frac{86}{50}$	$\frac{85}{69}$	—	—	—	$\frac{95}{42}$	$\frac{70}{54}$
50	—	$\frac{86}{50}$	$\frac{47}{46}$	—	—	—	$\frac{49}{32}$	$\frac{44}{61}$
100	—	$\frac{64}{100}$	$\frac{43}{15}$	—	$\frac{15}{21}$	—	—	—
150	—	$\frac{64}{50}$	$\frac{35}{46}$	—	$\frac{15}{25}$	—	—	—
<i>Сорго</i>								
25	—	$\frac{96}{117}$	$\frac{91}{81}$	—	—	—	$\frac{96}{85}$	$\frac{82}{68}$
50	—	$\frac{93}{133}$	$\frac{68}{62}$	—	—	—	$\frac{56}{42}$	$\frac{47}{38}$
100	—	$\frac{86}{100}$	$\frac{45}{46}$	$\frac{23}{20}$	—	—	—	—
150	$\frac{58}{50}$	—	—	—	—	—	—	—

П р и м е ч а н и е. В числителе — надземная часть, в знаменателе — корни.

У проса степень солеустойчивости при концентрации соли 25 ммоль/л практически не отличалась от контроля в течение всего эксперимента. При 50 ммоль/л влияние засоления проявилось на 21-й день, но в дальнейшем растения догоняли контрольные по накоплению биомассы, при 100 и 150 ммоль/л степень солеустойчивости существенно снизилась на 21-й день, на 30-й день растения погибли.

Сорго при засолении хлоридом натрия в концентрации 150 ммоль/л погибло на 4-й день после засоления. Действие постоянного засоления при концентрации 100 ммоль/л проявилось на 21-й день и через 7 дней растения этих вариантов погибли, тогда как при 25 и 50 ммоль/л влияние засоления на накопление растительной массы было несущественным.

В зависимости от концентрации соли в среде изменялась и относительная скорость роста растений (ОСР). Так, если у пшеницы в первые 7 дней при концентрации 25 ммоль/л ОСР не изменялась относительно контроля, то при 50, 100 и 150 ммоль/л она снизилась соответственно на 8, 38 и на 46%.

Степень снижения солеустойчивости растений находилась в обратной коррелятивной зависимости от концентрации хлорида натрия в среде (коэффициент корреляции — 87—99%). Но, как было показано выше, адаптация растений к засолению является функцией времени. При критической для данного вида (сорта) концентрации соли в среде отрица-

тельное действие засоления усиливается с увеличением продолжительности засоления и приводит к гибели растений, тогда как при невысоких концентрациях соли растения адаптируются и к концу эксперимента существенно не отличаются от контрольных. Замедление темпов роста растений при невысоких концентрациях NaCl свидетельствует об адаптационных перестройках растительного организма в условиях засоления.

Таким образом, изменение ростовых процессов растений в условиях засоления зависит от концентрации соли в среде и продолжительности засоления. Практически не снижая продуктивности, пшеница выдерживает концентрацию 25 ммоль/л, а просо и сорго — 50 ммоль/л, т.е. для представителей C_4 растений критическая концентрация хлорида натрия в среде выше, чем для пшеницы.

Очевидно, солеустойчивость растений связана с накоплением в них засоляющих ионов. Так, с увеличением концентрации соли в среде увеличивалось и содержание Na^+ в органах растений (рис. 2). На 7-й день при концентрации хлорида натрия 25 ммоль/л оно увеличилось в надземной части пшеницы почти в 3 раза, при 50 ммоль/л — в 5 раз, при 100 и 150 ммоль/л — в 15 раз по сравнению с контролем. Коэффициент распределения Na^+ был невысоким (табл. 2). Однако при гибели пшеницы на 35-й день от начала эксперимента в вариантах с концентрациями соли 50, 100 и 150 ммоль/л $K_p Na^+$ увеличился до 1,8—2,9 (табл. 2), т.е. наблюда-

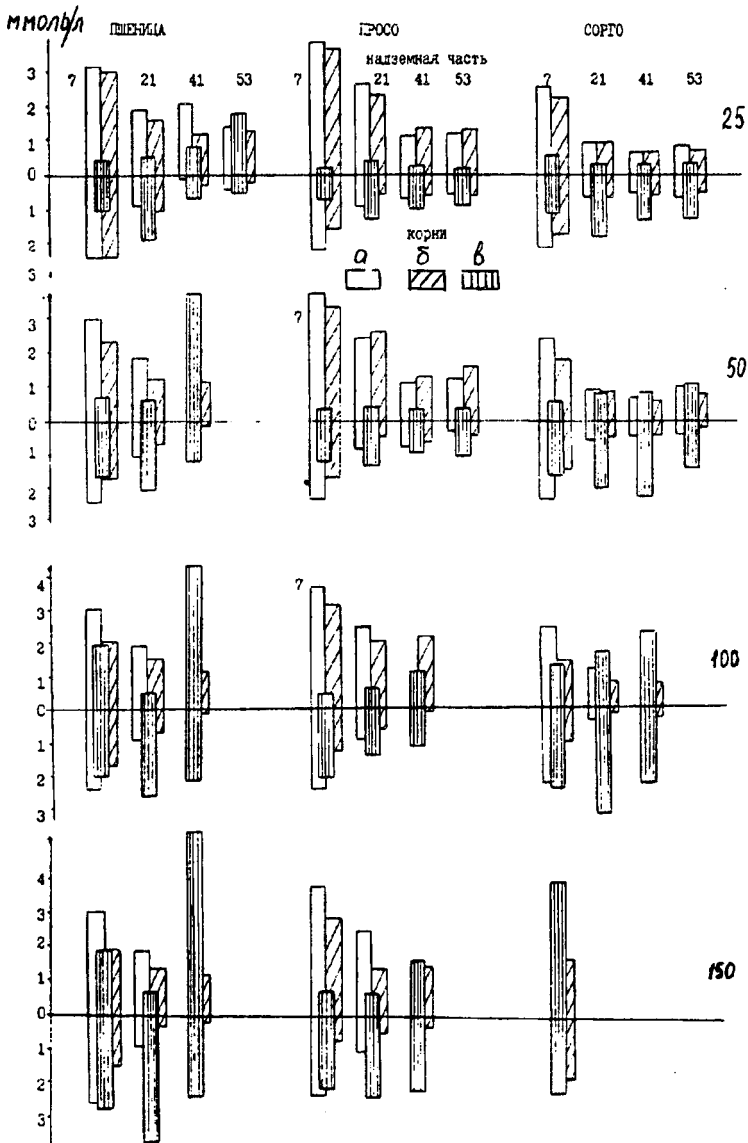


Рис. 2. Содержание K^+ и Na^+ в органах растений (ммоль на 1 г сухой массы) при постоянном хлоридном засолении.

a — контроль; *б* и *в* — соответственно K^+ и Na^+ в опытных вариантах. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

лось интенсивное накопление ионов Na^+ в надземных органах

растений, что, очевидно, и явилось причиной их гибели.

Таблица 2

Коэффициенты распределения Na^+ при постоянном хлоридном засолении

NaCl, ммоль/л	Продолжительность засоления, дни							
	4	7	21	28	30	35	41	53
<i>Пшеница</i>								
25	—	0,31	0,22	—	—	—	0,98	2,39
50	—	0,38	0,27	—	—	2,93	—	—
100	—	0,87	0,20	—	—	1,80	—	—
150	—	0,68	0,15	—	—	2,18	—	—
<i>Просо</i>								
25	—	0,24	0,27	—	—	—	0,27	0,28
50	—	0,24	0,26	—	—	—	0,37	0,29
100	—	0,21	0,38	—	0,67	—	—	—
150	—	0,36	0,33	—	0,80	—	—	—
<i>Сорго</i>								
25	—	0,53	0,22	—	—	—	0,31	0,26
50	—	0,48	0,42	—	—	—	0,39	0,58
100	—	0,59	0,48	0,97	—	—	—	—
150	1,79	—	—	—	—	—	—	—

При уборке проса на 30-й день после засоления в вариантах 100 и 150 ммоль/л $\text{K}_p \text{Na}^+$ был почти в 2 раза выше, чем на 21-й день (табл. 2). Содержание Na^+ в надземной части проса на 7-й день после засоления существенно увеличилось по сравнению с контролем только в вариантах 100 и 150 ммоль/л, а на 21-й день — уже на всех вариантах. Однако при 25 и 50 ммоль/л подопытные растения к концу эксперимента существенно не отличались от контрольных по содержанию Na^+ , с чем, вероятно, и связана устойчивость проса к этим концентрациям хлорида натрия в среде.

При гибели сорго в варианте 150 ммоль/л на 4-й день от начала эксперимента $\text{K}_p \text{Na}^+$ был равен 1,79, что свидетельствует о потере контроля над поступлением этого иона и его накоплением в надземной части. При уборке сорго на 28-й день при концентрации 100 ммоль/л $\text{K}_p \text{Na}^+$ составил 0,97, т.е. происходило выравнивание содержания Na^+ в надземной части растений и корнях. На 41-й и 53-й дни от начала эксперимента $\text{K}_p \text{Na}^+$ был невысоким.

Изменение содержания K^+ в органах растений под влиянием засоления является важным показателем ионного обмена при адаптации растений к такого рода воз-

действию. Концентрация K^+ является основным фактором, который изменяется в присутствии солей и, по-видимому, во многом определяет способность клеток к росту. С увеличением концентрации хлорида натрия в среде увеличивается и степень снижения содержания K^+ в растительных тканях (рис. 2), что играет отрицательную роль в формировании солеустойчивости растений. Однако у пшеницы не наблюдалось снижения содержания K^+ при засолении в концентрации соли

25 ммоль/л, а у проса - в вариантах 25 и 50 ммоль/л. Содержание K^+ в органах сорго снизилось при 25 и 50 ммоль/л на 7-й день после засоления, но в последующие сроки уборки растения этих вариантов практически не отличались от контрольных по накоплению ионов K^+ .

У всех культур наблюдалась обратная корреляция между концентрацией хлорида натрия в среде и отношением $K^+ : Na^+$ в органах растений (табл. 3); коэффициент корреляции — 74—99%.

Т а б л и ц а 3

Отношение $K^+ : Na^+$ в надземной части при постоянном хлоридном засолении по концентрации ионов (ммоль на 1 г сухой массы)

NaCl, ммоль/л	До засоле- ния	Продолжительность засоления, дни							
		4	7	21	28	30	35	41	53
<i>Пшеница</i>									
0	27,50	—	24,15	9,55	—	—	—	14,27	17,25
25	—	—	8,11	3,67	—	—	—	1,43	0,78
50	—	—	3,44	2,10	—	—	0,31	—	—
100	—	—	1,07	2,72	—	—	0,27	—	—
150	—	—	1,02	2,15	—	—	0,21	—	—
<i>Просо</i>									
0	44,88	—	27,21	29,11	—	—	—	7,67	13,44
25	—	—	19,37	6,26	—	—	—	5,11	5,24
50	—	—	10,69	7,08	—	—	—	3,24	4,24
100	—	—	6,96	3,31	—	2,22	—	—	—
150	—	—	3,53	1,82	—	0,93	—	—	—
<i>Сорго</i>									
0	41,17	—	16,44	9,33	—	—	—	6,75	10,88
25	—	—	3,63	2,65	—	—	—	1,91	2,19
50	—	—	2,40	1,18	—	—	—	0,72	0,66
100	—	—	0,97	0,42	0,35	—	—	—	—
150	—	0,46	—	—	—	—	—	—	—

Таким образом, солеустойчивость растений в значительной степени обусловлена особенностями

ми распределения ионов Na^+ между надземной частью и корневой системой растений. При гибели

всех изученных видов растений отмечается значительное увеличение коэффициента распределения Na^+ , что связана с неконтролируемым накоплением Na^+ в надземных органах. Однако «барьерная» функция корневой системы растений определяется не только генотипическими особенностями, она зависит от уровня и продолжительности засоления: корневая система сорго в варианте 150 ммоль/л практически неспособна выполнять «буферную» функцию, а в варианте 50 ммоль/л избыточного накопления Na^+ в надземной части не допускалось. У пшеницы при концентрациях соли 50, 100 и 150 ммоль/л довольно длительное время ионы Na^+ аккумуляровались преимущественно в корнях, но затем этот «барьер», создаваемый корневой системой, по-видимому, нарушался и выравнивание содержания Na^+ между надземной частью и корнями приводило к гибели растений.

Резкое постоянное засоление среды, действие которого рассмотрено выше, вызывает более сильный солевой стресс, чем постепенное, и поэтому является условием, при котором более отчетливо проявляются индивидуальные свойства растений. Постепенное засоление оказывает менее сильное воздействие, так как растения успевают адаптироваться к неблагоприятным условиям.

Условия прогрессирующего засоления создавались увеличением концентрации хлорида натрия от 25 до 75 ммоль/л с интервалом в 14 дней. Исследования показали, что при концентрации соли в сре-

де 25 ммоль/л растения пшеницы на 14-й день после засоления не отличались от контрольных по накоплению биомассы (табл. 4). При концентрации соли 50 ммоль/л на 28-й день после начала засоления степень солеустойчивости надземной части составила 89%, корней — 82%, что в целом укладывалось в ошибку опыта (табл. 5). При засолении 75 ммоль/л на 42-й день выявлено существенное снижение массы подопытных растений по сравнению с контрольными — степень солеустойчивости надземной части составила 62%, корней — 71%. К концу эксперимента (64-й день) степень солеустойчивости надземной части растений пшеницы снизилась до 61%, корней — до 86%.

Таким образом, действие засоления на пшеницу проявилось преимущественно при концентрации соли в среде 75 ммоль/л, тогда как при резком воздействии засоления уже при 50 ммоль/л отмечалась гибель растений. По-видимому, более слабое воздействие засоления при постепенном увеличении концентрации соли обусловлено не только адаптационными процессами в растениях, но и менее длительной экспозицией повышенных концентраций хлорида натрия, а также тем, что их действие приходилось на более поздние фазы онтогенеза.

Эффект засоления на просе достоверно проявился только на 42-й день при концентрации соли 75 ммоль/л (табл. 4): масса надземной части и корней была соответственно на 30 и 31% ниже, чем у контрольных растений. Сила влияния засоряющего фак-

Таблица 4

**Сухая масса (г/растение) надземной части растений (числитель)
и корней (знаменатель) при прогрессирующем засолении**

Вид растений	До засоления	NaCl, ммоль/л							
		кон-троль	25	кон-троль	50	кон-троль	75	кон-троль	75*
Пшеница	<u>0,16</u>	<u>0,60</u>	<u>0,60</u>	<u>1,14</u>	<u>1,02</u>	<u>2,43</u>	<u>1,51</u>	<u>4,15</u>	<u>2,52</u>
	0,02	0,08	0,08	0,11	0,09	0,24	0,17	0,22	0,19
НСР ₀₅	—	—	<u>0,34</u>	—	<u>0,33</u>	—	<u>0,52</u>	—	<u>1,42</u>
			0,04		0,04		0,06		0,08
Просо	<u>0,19</u>	<u>1,39</u>	<u>1,24</u>	<u>5,62</u>	<u>4,21</u>	<u>20,36</u>	<u>14,22</u>	<u>40,73</u>	<u>26,19</u>
	0,03	0,18	0,13	0,80	0,72	2,95	2,95	3,27	2,36
НСР ₀₅	—	—	<u>0,25</u>	—	<u>2,43</u>	—	<u>2,66</u>	—	<u>11,05</u>
			0,15		0,46		0,45		0,96
Сорго	<u>0,20</u>	<u>3,86</u>	<u>3,06</u>	<u>7,09</u>	<u>5,49</u>	<u>15,48</u>	<u>11,60</u>	<u>40,92</u>	<u>22,18</u>
	0,09	1,28	1,02	1,72	1,28	3,82	3,25	6,60	4,10
НСР ₀₅	—	—	<u>1,01</u>	—	<u>1,99</u>	—	<u>3,67</u>	—	<u>6,48</u>
			0,36		0,43		0,87		1,19

Таблица 5

Степень солеустойчивости растений (%) при прогрессирующем засолении

Вид растений	NaCl, ммоль/л			
	25	50	75	75*
Пшеница	<u>100</u>	<u>89</u>	<u>62</u>	<u>61</u>
	100	82	71	86
Просо	<u>89</u>	<u>75</u>	<u>70</u>	<u>64</u>
	72	90	69	72
Сорго	<u>79</u>	<u>77</u>	<u>75</u>	<u>54</u>
	80	74	85	62

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 4.

тора на накопление сухой массы составила соответственно 78 и 72%. К концу эксперимента (76-й день после начала засоления) степень солеустойчивости надземной части снизилась до 64%, корней — до 72%. Снижение массы выходило за пределы доверитель-

ных границ только для надземной части. По сравнению с резким засолением при возрастающем засолении среды степень солеустойчивости растений проса в целом была выше, что обусловлено и эффектом постепенного увеличения концентрации соли в среде, и

возрастанием солеустойчивости растений в онтогенезе.

Степень солеустойчивости сорго при прогрессирующем засолении так же, как и пшеницы, и проса, в целом выше, чем при постоянном резком засолении. Но в отличие от этих культур масса растений сорго в опытных вариантах значительно снижалась к концу эксперимента, что, по-видимому, связано с задержкой их развития (фаза выметывания). Снижение сухой массы подопытных растений при концентрации соли 25 ммоль/л укладывалось в ошибку опыта, при концентрации 50 ммоль/л — выходило за пределы доверительных границ только для корней. Достоверное снижение массы надземной части растений проявилось только при 75 ммоль/л на 42-й день. К концу эксперимента влияние засоления усилилось и составило для надземной части 85%, для корней — 74% суммарного действия всех факторов. При этом масса растений снизилась соответственно на 46 и 38%.

Более подробную характеристику хода адаптации растений к прогрессирующему засолению может дать расчет относительной скорости роста (ОСР). Обнаруживается тенденция к ее снижению в зависимости от концентрации соли в среде в первые 14 дней у всех изученных культур. Однако пшеница и просо, по-видимому, адаптировались к условиям постепенного засоления по истечении 14 дней, тогда как у сорго ОСР была ниже, чем в контроле, на 33%.

В условиях засоления, как правило, снижается продуктивность

растений [2, 23]. Урожай злаковых растений с единицы площади определяется целым рядом составных элементов: продуктивностью кустистостью, количеством колосков и зерен в колосе (метелке), массой 1000 зерен и т.д. У пшеницы [6] и риса [24] установлено уменьшение озерненности колоса (метелки) при незначительном изменении массы 1000 зерен. Считается также [13], что число колосков в колосе пшеницы, а также число зерен снижаются при засолении в большей мере у устойчивых сортов, тогда как масса 1000 зерен — у неустойчивых. Таким образом, устойчивые сорта дают более крупное, полноценное зерно [1].

В наших исследованиях у пшеницы снижение продуктивной кустистости по сравнению с контролем (на 23%), числа колосков в колосе (на 8%), массы зерна с одного растения (на 34%), числа зерен с растения (на 24%), массы 1000 зерен (на 15%) не выходило за пределы ошибки опыта (табл. 6). Однако масса зерна и число зерен с главного побега в опытных вариантах по сравнению с контролем снижались достоверно (на 32%). Таким образом, постепенное засоление влияло отрицательно на некоторые элементы структуры урожая пшеницы лишь главного побега. Отсутствие достоверных различий по структурным элементам урожая для целостного растения за счет адаптации к постепенному засолению боковых побегов можно рассматривать как проявление эффекта саморегуляции на организменном уровне.

Продуктивность растений пшеницы и проса в опытных вариантах (числитель) и в контроле (знаменатель) при постепенном засолении среды

Вид растений	Боковые побеги, шт.	Число колосков в колосе, шт.	Число зерен с 1 растения, шт.	Масса зерна, г		Масса 1000 зерен, г
				с 1 растения	в т.ч. с главного побега	
Пшеница	<u>2,17</u>	<u>0,77</u>	<u>38,50</u>	<u>1,22</u>	<u>0,71</u>	<u>31,66</u>
	2,83	10,56	50,83	1,86	1,05	37,44
НСР ₀₅ η	1,34	1,60	25,12	0,69	0,15	8,43
	19	34	14	36	76	24
Просо	<u>1,4</u>	—	<u>1611</u>	<u>10,13</u>	<u>7,01</u>	<u>6,27</u>
	1,8	—	2072	15,32	10,05	7,37
НСР ₀₅ η	1,03	—	383,68	3,30	1,66	0,71
	9	—	49	62	75	62

Примечание. η — сила влияния фактора засоления, % к суммарному действию всех факторов.

У проса снижение продуктивной кустистости в опытном варианте (на 22%) по сравнению с контролем не выходило за пределы ошибки опыта. Уменьшение общей массы зерна с одного растения (на 34%) под влиянием постепенного засоления происходило за счет снижения числа зерен с растения (на 22%) и массы 1000 зерен (на 15%). Причем в наибольшей степени подавлялось образование элементов структуры урожая главного побега — масса зерна и число зерен снизились соответственно на 33 и 26%. Следовательно, засоление отрицательно повлияло практически на все элементы продуктивности растений проса. При этом масса 1000 зерен снизилась в наименьшей степени.

Сравнение поведения растений пшеницы и проса в условиях постепенного засоления показывает, что первые адаптируются к этому фактору за счет развития бо-

ковых побегов, тогда как у последних этот путь адаптации выражен слабее.

Снижение солеустойчивости культур в условиях засоления обусловлено прежде всего особенностями накопления и распределения засоряющих ионов. Так, у пшеницы концентрация Na^+ в надземной части увеличилась по сравнению с контролем почти в 6 раз, у проса — в 19 раз, у сорго — в 10 раз, в корнях — соответственно почти в 8, 9 и 5 раз. При этом коэффициент распределения Na^+ был невысоким (табл. 7).

При концентрации соли 50 ммоль/л содержание Na^+ в органах растений увеличивалось в большей степени, чем при 25 ммоль/л: в надземной части пшеницы — в 20 раз, проса — в 24, сорго — в 21 раз, в корнях — соответственно почти в 12, 12 и 11 раз. Коэффициент распределения Na^+ у пшеницы и проса оста-

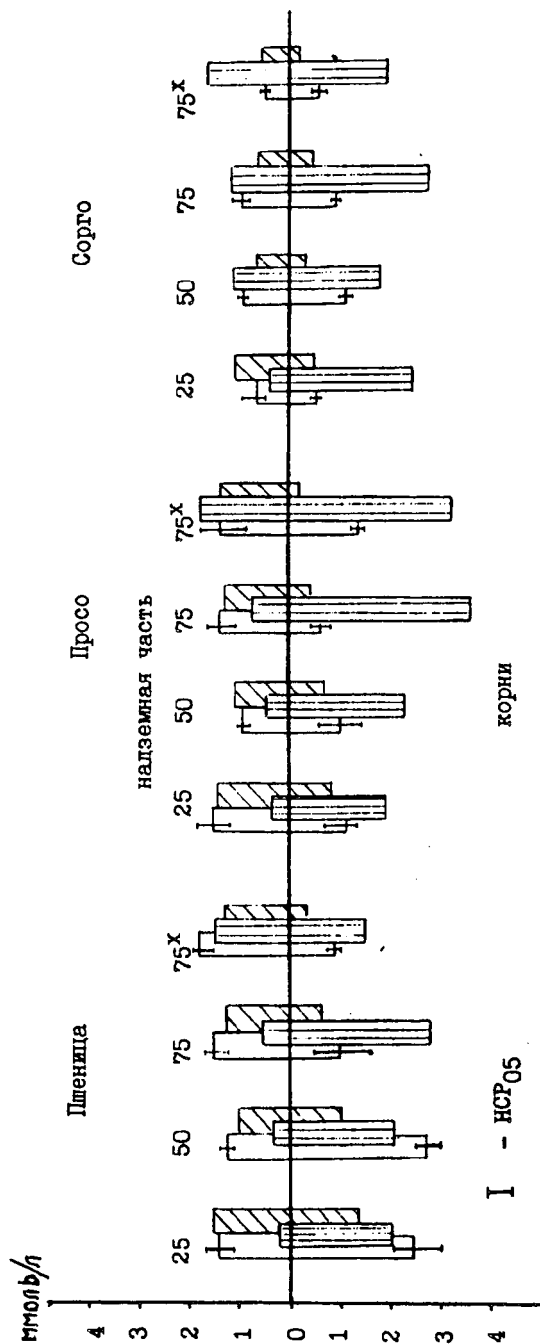


Рис. 3. Содержание K^+ и Na^+ в органах растений (ммоль на 1 г сухой массы) при прогрессирующем засолении хлоридным натрием.

75% — окончательная уборка растений. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

Коэффициент распределения Na^+ при прогрессирующем засолении

Вид растений	NaCl, ммоль/л			
	25	50	75	75*
Пшеница	0,11	0,19	0,21	1,12
Просо	0,20	0,21	0,20	0,56
Сорго	0,16	0,55	0,40	0,73

вался невысоким, а у сорго увеличивался до 0,55.

При засолении 75 ммоль/л через 42 дня от начала внесения соли в среду содержание Na^+ в надземной части растений в наибольшей степени возросло у сорго — в 58 раз, тогда как у пшеницы — только в 5, у проса — в 12,5 раз. Коэффициент распределения Na^+ также наибольшим был у сорго.

К концу эксперимента $K_p \text{Na}^+$ увеличился у всех культур — у пшеницы — до 1,12, у проса — до 0,56, у сорго — до 0,73. Но по сравнению с резким засолением степень солеустойчивости подопытных растений при постепенном увеличении концентрации соли была выше, что, по-видимому, обусловлено регуляцией на-

копления и распределения ионов Na^+ (табл. 2 и 7).

С увеличением содержания Na^+ в органах растений в условиях постепенного засоления среды происходило снижение содержания K^+ (рис. 3, табл. 8). У пшеницы при концентрациях соли 25 и 50 ммоль/л содержание K^+ снизилось достоверно только в корнях, а при 75 ммоль/л — и в надземной части, и в корнях. У проса достоверное снижение содержания K^+ отмечено при окончательной уборке в корнях у сорго — при засолении 50 и 75 ммоль/л, а к концу эксперимента — только в корнях.

Таким образом, при засолении наблюдается снижение содержания K^+ в органах растений, но в

Таблица 8

Отношение $\text{K}^+ : \text{Na}^+$ в надземной части растений при прогрессирующем засолении

Вид растений	До засоления	NaCl, ммоль/л							
		кон-троль	25	кон-троль	50	кон-троль	75	кон-троль	75*
Пшеница	56,00	33,75	6,70	66,00	2,38	12,62	2,10	18,8	0,88
Просо	73,67	81,00	4,05	48,00	2,38	22,67	1,75	17,0	0,74
Сорго	42,0	18,50	2,70	17,20	0,57	47,50	0,49	42,0	0,30

наибольшей степени — в корнях. В этой связи важное значение имеет изменение отношения $\text{K}^+ : \text{Na}^+$ в условиях засоления (табл. 8). У пшеницы этот показатель по

сравнению с контролем снижался при концентрациях соли 25, 50 и 75 ммоль/л соответственно в 5, 28 и 6 раз, а к концу эксперимента — в 21 раз.

У проса отношение $K^+ : Na^+$ при концентрациях 25 и 50 ммоль/л снижалось в 20 раз по сравнению с контролем, при 75 ммоль/л — почти в 13 раз, при окончательной уборке — в 23 раза, а у сорго при концентрациях 25, 50, 75 ммоль/л и окончательной уборке — соответственно в 7, 30, 97 и в 140 раз.

Таким образом, в условиях прогрессирующего засоления среды наблюдается уменьшение отношения $K^+ : Na^+$, увеличивается содержание ионов Na^+ в органах растений, что отрицательно сказывается на накоплении биомассы и продуктивности растений. Вместе с тем при постепенном засолении растения способны лучше регулировать содержание ионов в своих органах, что, по-видимому, связано как с процессами адаптации, так и с тем, что высокие концентрации соли воздействовали на растения в более поздние фазы их развития.

Как показали исследования, степень снижения биомассы растений зависит прежде всего от уровня и продолжительности засоления. При критической для данного вида (сорта) концентрации соли в среде отрицательное действие засоления усиливается с увеличением его продолжительности и приводит к гибели растений, тогда как при невысоких концентрациях хлорида натрия происходит их постепенная адаптация. Причем для представителей C_4 растений критическая концентрация соли в среде выше (50 ммоль/л), чем для пшеницы (25 ммоль/л). Но при концентрации соли 150 ммоль/л сорго проявляет наименьшую устойчивость. При этом в надземной части погибших растений отмеча-

лось значительное увеличение содержания Na^+ . В эксперименте с постепенным увеличением концентрации соли изученные виды несущественно различались по солеустойчивости.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеева Л.И. Влияние засоления на варьирование элементов структуры урожая яровой мягкой пшеницы — Бюл. ВИР. Л., 1981, вып. 114, с. 21—23. — 2. Алейшин Е.П., Воробьев Н.В., Журба Т.П. О физиологических причинах, определяющих разную солеустойчивость сортов риса. — Докл. ВАСХНИЛ, 1984, № 8, с. 3—5. — 3. Балнокин Ю.В., Строгонов Б.П. Солевой обмен и проблема солеустойчивости растений. — В кн.: Новые направления в физиологии растений. М.: Наука, 1985, с. 199—213. — 4. Вахмистров Д.Б. Распределительная функция корневой системы растений. — Агрехимия, 1966, № 2, с. 49—55. — 5. Вахмистров Д.Б. Ионный режим растений: эволюция, проблемы. — В кн.: Новые направления в физиологии растений. М., 1985, с. 214—230. — 6. Давыдова Г.В., Удовенко Г.В. Изменение нуклеинового обмена и продуктивности растений пшеницы в условиях засоления. — В кн.: Повышение продуктивности и устойчивости зерновых культур. Алма-Ата, 1983, с. 145—147. — 7. Захарин А.А. О некоторых особенностях солевого обмена гликофитов при засолении среды. — Агрехимия, 1980, № 8, с. 139—152. — 8. Касумов Н.А. Физиолого-биохимические аспекты механизма действия солей на растительный организм. Баку:Элм, 1983. — 9. Петров-Стиридонов А.Е., Рыбкина Т.А. Реакция растений пшеницы, проса и

сорго на внезапное хлоридное засоление. — Изв. ТСХА, 1990, вып. 6, с. 78—84. — 10. Соловьев В.А. О путях регулирования в тканях растений содержания избыточно поглощаемых ионов (на примере ионов натрия). — Физиол. раст., 1967, т. 14, вып. 6, с. 1093—1103. — 11. Строгонов Б.П. Метаболизм растений в условиях засоления. М.: Наука, 1973. — 12. Удовенко Г.В. Солеустойчивость культурных растений. Л.: Колос, 1977. — 13. Удовенко Г.В. Изменение элементов структуры урожая у разных по солеустойчивости сортов яровой пшеницы при засолении почвы. — С.-х. биол., 1981, т. 16, № 6, с. 865—869. — 14. Удовенко Г.В., Иванов Ю.М. Накопление ионов различными по солеустойчивости растениями. — Физиол. и биохим. культурных растений, 1972, т. 4, вып. 5, с. 514—516. — 15. Bernstein L. — Ann/ Rev. Phytopathol., 1975, vol. 13, p. 295—312. — 16. Bernstein L. — Basic Life Sci. — N.Y., L., 1977, vol. 8, p. 283—290. — 17. Devitt D., Stolzy L.H., Yarell W.M. — Agron.J., 1984, N 4, p. 681—688. — 18. Flowers T.J., Troke P.F., Yeo A.R. —

Ann. Rev. Plant Physiol., 1977, vol. 28, p. 89—121. — 19. Greenway H., Munns R. — Ann. Rev. of Plant Physiol., 1980, vol. 31, p. 149—190. — 20. Hoagland D.R., Arnon D.E. — Calif. Agric. Expt. Stn. Cir., 1950, p. 347. — 21. Jeschke W.D. — Salinity tolerance in plants / Eds. R.C. Staples, G.H. Toenniesen. J.Wiley. N.Y., 1982, p. 37—66. — 22. Lauchli A., Epstein E. — Calif. Agr., 1984, vol. 38, N 10, p. 18—20. — 23. Mashhady A.S., Heikal M.S. — Plant a/soil., 1983, vol. 74, N 3, p. 407—416. — 24. Narale R.P., Subramanyam T.K., Mukherjee P.K. — Agron.J., 1969, vol. 61, N 3, p. 341—344. — 25. Pitman M.G. Whole plants. — In: Ion transport in plant cells and tissues / Eds. D.A. Baker, J.L. Hall. Naeth-Holland, Amsterdam, Oxford, 1975, p. 267—308. — 26. Sacher R.F., Staples R.C., Robinson R.W. — Am. Soc. Hortic Sci., 1983, vol. 108, N 4, p. 566—569. — 27. Salim M., Pitman M.G. — Austral. J. Plant Physiol., 1983, vol. 10, N 4/5, p. 395—407. — 28. Wallace A., Hemaidan N., Sufi S.M. — Soil Sci., 1965, vol. 100, p. 331—334.

Статья поступила 25 марта
1998 г.

SUMMARY

In greenhouse experiments with plants of wheat, millet and sorghum grown in water culture stages of response of plants to intensity and duration of sodium chloride salinization were investigated.

It has been found that when concentration of NaCl affecting the plants increases, the content of K^+ in plant organs decreases considerably (especially in roots), and at the same time concentration of Na^+ becomes higher. The rate of biomass accumulation got appreciably lower, and there was also some change in stages of ontogenesis as compared to control plants. The effect increased with longer affect of salinization of root medium. There are some specific differences in response to salinization and in ways of detoxication of high sodium concentrations in plant organs.