

УДК 633.11:581.12.032

ДИНАМИКА ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ И РАЗНОСТИ БИОПОТЕНЦИАЛОВ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ НАРАСТАЮЩЕЙ КОРНЕВОЙ ГИПОКСИИ

Н.Н. ТРЕТЬЯКОВ, Т.В. КАРНАУХОВА, М.С. СИНЯВИН

(Кафедра физиологии растений)

В вегетационном опыте на 6 сортах яровой пшеницы установлено, что в течение 3-недельного затопления у растений снижается (по сравнению с контролем) уровень дыхания и изменяется его онтогенетический ход, причем эти изменения имеют генотипические особенности и могут характеризовать степень повреждения в условиях кислородной недостаточности и развивающейся инфекции. Впервые установлено, что корневая гипоксия влияет на РБП и эти изменения имеют сортовые различия.

В течение последних лет мы изучали действие на растения переувлажнения корнеобитаемой среды. Биологическое и сельскохозяйственное значение этой проблемы, а также имеющиеся в литературе сведения о функциональном состоянии растительного организма в этих условиях неоднократно рассматривались в наших предыдущих публикациях [4, 11]. Очевидно, ряд важных аспектов этой проблемы требует дальнейшей проработки, результатом которой может быть прежде всего уточнение принципов диагности-

ки устойчивости растений к кислородному стрессу.

Дыхание как универсальный энергетический процесс, непосредственно связанный с уровнем обеспечения растения кислородом, привлекало внимание многих ученых [1, 12]. Установлено, что под влиянием гипоксии эта функция меняется как качественно, так и количественно, хотя данные об изменении интенсивности дыхания неоднозначны. Их противоречивость можно объяснить тем, что уровень дыхания, как и других функций, под действием

стрессора изменяется волнообразно [5, 7].

Целью настоящей работы явилось изучение временного хода дыхания при нарастающем действии кислородной недостаточности у взрослых растений яровой пшеницы в условиях, приближенных к естественным. Наше внимание привлек еще один показатель функционального состояния растений. Известно, что биоэлектрические потенциалы и их градиенты, поддерживающиеся в растительном организме за счет его активной деятельности, обеспечивают такие важные жизненные свойства, как восприятие внешнего раздражения, транспорт веществ и сигналов, взаимодействие отдельных частей целого растения. О том, как изменяется разность биоэлектрических потенциалов (РБП) под влиянием недостатка кислорода, почти ничего неизвестно. Тем не менее представляется вполне естественным, что гипоксия, влияющая на энергетику растения, должна отражаться на электрических свойствах последнего. Кроме того, быстрота фиксирования РБП предполагает возможность использования данного теста в целях диагностики устойчивости к кислородной недостаточности. Поэтому мы впервые попытались проследить изменения РБП в условиях переувлажнения корнеобитаемой среды.

Методика

Опыт проводили летом 1993 г. в вегетационном домике. В качестве объектов использовали 6 сортов яровой пшеницы, выбор которых был обусловлен запросами ВИР им. Н.И. Вавилова и НПО «Элита Поволжья»

об их физиологических характеристиках.

1. Белорусская 80. Среднеспелый, устойчивый к полеганию, поражаемый бурой ржавчиной и пыльной головней сорт. Районирован в республике Беларусь и прилегающих к ней областях России.

2. Ленинградка. Среднеспелый, среднезасухоустойчивый сорт; поражаемость бурой ржавчиной, мучнистой росой и пыльной головней нижесредняя. Районирован в Ленинградской, Тверской, Вологодской, Брянской и других областях.

3. Московская 35. Среднеспелый, среднезасухоустойчивый сорт; слабо поражается мучнистой росой и бурой ржавчиной. Районирован в Московской, Тульской, Рязанской, Владимирской и других областях.

4. Саратовская 29. Среднеспелый, высокозасухоустойчивый сорт; сильно поражается бурой ржавчиной и твердой головней. Районирован в 27 областях.

5. Целинная 60. Сильная пшеница, среднеспелый сорт. Районирован в Алтайском крае.

6. Кутулукская. Сильная пшеница, среднеспелый сорт, устойчив к засухе и полеганию, а также к пыльной головне и бурой ржавчине. Районирован в Саратовской, Тамбовской, Ульяновской областях.

Растения выращивали в песчаной культуре в сосудах на 5 кг. В каждый сосуд высевали 15 растений. Полную питательную смесь Кнопа вносили в 2 приема — при посеве и спустя 20 дней. Освещение естественное. До возраста 3 нед растения выращивали при 70% НВ, после чего в опытном варианте сосуды были затоплены отстоянной водопроводной водой до уровня 2 см от повер-

хности субстрата на 3 нед. Затем воду сливали и часть растений оставляли на отращивание при оптимальной влажности песка, а остальные анализировали. В контроле в течение всего опыта поддерживали 70% НВ субстрата.

Интенсивность дыхания определяли на инфракрасном газоанализаторе ГИП-5А с двумя кюветами — контрольной и сравнительной. Сосуд с растениями помещали в светонепроницаемую герметичную камеру, где поддерживалась температура 20° С в автоматическом режиме. Через камеру пропускали воздух, часть которого попадала в сравнительную кювету газоанализатора. Через контрольную кювету пропускали атмосферный воздух. После того, как показания прибора стабилизировались (~10 мин), включали самописец, который фиксировал результаты измерений. Значение интенсивности дыхания делили на число растений в сосуде и выражали в мг СО₂ на 1 растение в час.

РБП определяли на высокоомном полевом милливольтметре ИРБПР с помощью хлорсеребряных электродов ЭВА-1М, заполненных 1 М раствором КСl. Потенциал снимали в двух точках каждого испытуемого растения: у основания стебля и у основания 3-го листа. Сосуды с анализируемыми растениями переносили в лабораторию и через 20—30 мин определяли РБП. Специфика измерения РБП на целых растениях заключается в том, что после подсоединения электродов необходимо немедленно фиксировать показания прибора, так как уже спустя 5—6 сек начинается дрейф потенциалов [6]. Повторность измерений — 25—30-кратная. При статис-

тической обработке этих данных вычисляли ошибку средней.

Результаты

По окончании опыта выявилось важное обстоятельство: растения всех сортов опытного варианта оказались пораженными корневыми гнилями, в то время как на корнях контрольных растений не обнаружилось никаких признаков заболевания. Сам факт развития болезней у растений в условиях переувлажнения почвы и воздуха хорошо известен. Однако степень развития инфекции в одних и тех же неблагоприятных условиях в нашем опыте зависела от сорта. Так, при оценке было установлено, что наименьшей она была у растений сортов Целинная 60 и Кутулукская (3 и 5 баллов соответственно). Сорт Саратовская 29 в наибольшей степени был подвержен заболеванию (10 баллов). У многих растений этого сорта наблюдалось загнивание не только корней 2-го и выше порядков, но и основных скелетных корней и даже узлов кущения. К концу опыта некоторые растения полностью погибли. У сортов Белорусская 80, Московская 35 и Ленинградка поражаемость была оценена соответственно 8, 8 и 7 баллами. Можно думать, что развитие болезни связано с различной способностью определенных сортов переносить переувлажнение: растениям, более чувствительным к гипоксии, не хватает энергии для борьбы с инфекцией.

Данные о динамике дыхания в условиях затопления как будто согласуются с этим предположением (рис. 1). Нетрудно заметить, что недостаток кислорода в корневой зоне отрицательно сказывается на дыхании

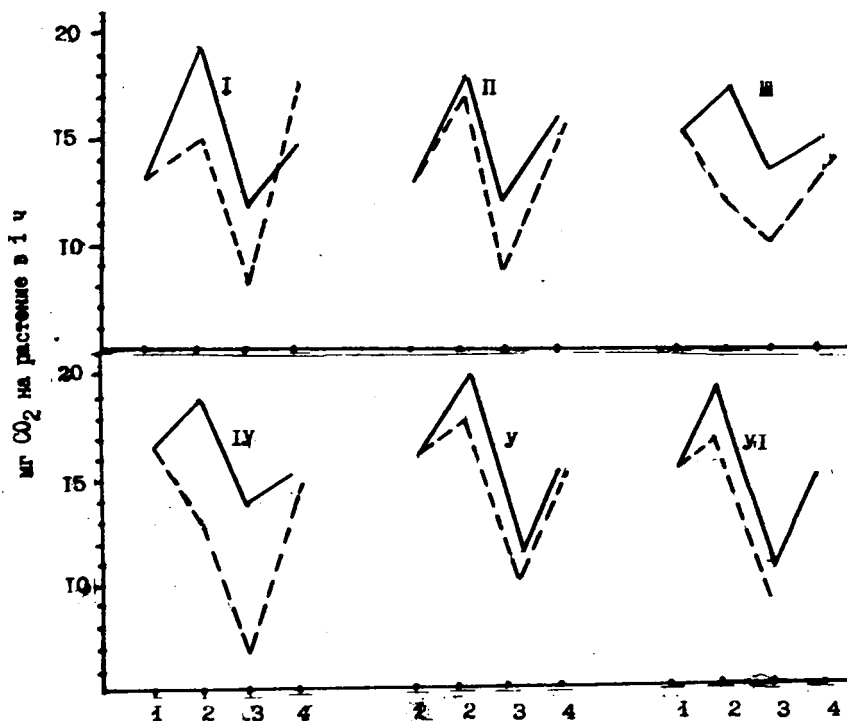


Рис. 1. Динамика интенсивности дыхания растений яровой пшеницы разных сортов.

I — Белорусская 80; II — Ленинградка; III — Московская 35; IV — Саратовская 29; V — Целинная 60; VI — Кутулукская; 1 — кущение; 2 — колошение; 3 — цветение; 4 — молочная спелость; сплошная линия — контроль; пунктир — корневое затопление.

растений всех сортов: интенсивность этого процесса в оба срока затопления у опытных растений ниже, чем у контрольных. Хорошо видно также, что разница между этими вариантами больше у тех сортов, которые сильнее другими были поражены корневыми гнилями (Саратовская 29 и Московская 35). У менее пораженных сортов — Целинная 60 и Кутулукская — дыхание затопленных растений было ближе к контролю. Это же можно сказать и о характере временного хода дыхания растений.

Интенсивность дыхания возрастала от фазы кущения до конца колошения, после чего (в фазу цветения) заметно снижалась, а к молочной спелости возрастала вновь. Такой ход дыхания, возможно, объясняется тем, что в период цветения необходимо сокращение дыхательных затрат для оптимального формирования и функционирования генеративных органов.

В динамике дыхания растений тех сортов, которые в условиях гипоксии были наиболее угнетены и поражены корневыми гнилями (Саратов-

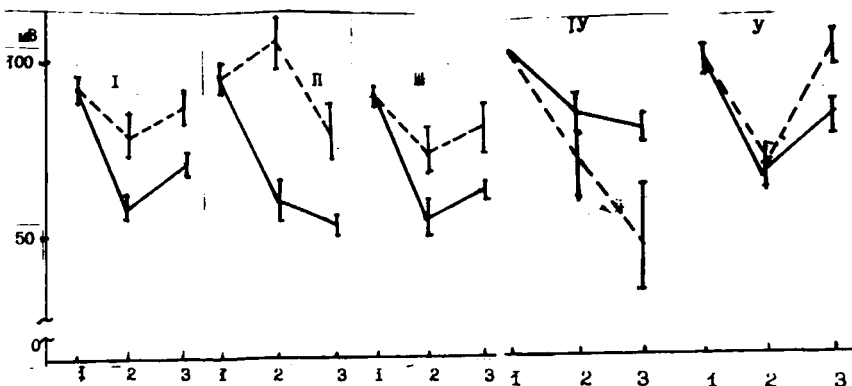


Рис. 2. Разность биопотенциалов между основанием стебля и основанием 3-го листа у растений яровой пшеницы.

1 — до затопления (кущение); 2 — 2 нед затопления (колошение); 3 — 3 нед затопления (цветение). Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ская 29, Московская 35), отмечены некоторые особенности. Дыхание у них начало снижаться сразу после затопления, и этот «провал» достиг в фазу цветения максимального значения. Таким образом, не только уровень дыхания, но и сам характер его динамики может указывать на состояние растений в условиях корневой гипоксии.

Спустя 2 нед после снятия затопления даже у наиболее пострадавших от совокупного действия инфекции и недостатка кислорода растений интенсивность дыхания практически сравнялась с контролем, что свидетельствует о репарации важнейшей энергетической функции.

Итак, анализ интенсивности дыхания до, в период и после затопления указывает на возможность использования временного хода этого процесса для оценки состояния растений в условиях кислородной недостаточности.

Разность биоэлектрических потенциалов (РБП) фиксировали в 3

срока: до затопления (фаза кущения), через 2 нед. (фаза колошения) и через 3 нед (начало цветения) после затопления.

Перед началом затопления значения РБП у всех сортов были весьма близкими — 83—93 мВ (рис. 2). У растений, не испытывавших кислородного стресса, РБП в фазу кущения была наивысшей; в дальнейшем она снижалась, иногда возрастая к началу цветения. Снижение РБП в онтогенезе пшеницы уже констатировалось [8]. Под действием корневой гипоксии биоэлектрические свойства изменялись у растений всех исследуемых сортов. Из литературных источников известно, что в условиях сильного стресса, в том числе и биотического [2, 9], мембранные потенциалы (МП) и РБП падают, что, несомненно, связано с глубоким энергетическим кризисом и дестабилизацией клеточных мембран. В нашем опыте именно таким образом изменялась РБП у растений сорта Саратовская 29, наиболее пос-

страдавших от совместного действия гипоксии и инфекции. Что касается растений других сортов, то у них затопление корнеобитаемой среды привело к увеличению РБП между основанием стебля и 3-м листом.

В литературе имеются указания и на то, что значения МП и РБП могут возрастать под действием абиотических и биотических стрессоров и поддерживаться на этом уровне определенное время в зависимости от силы действующего агента и особенностей объекта [11]. Уже давно и хорошо известно, что при нарастающем действии повреждающего фактора уровень самых разных свойств и функций растений изменяется волнообразно [5]. Первичная активация функционального состояния имеет приспособительный характер, так как способствует репарационным процессам и развитию закалки. Поэтому можно предположить, что повышение РБП у растений, попавших в условия переувлажнения, также имеет приспособительное значение, способствуя поддержанию необходимого физиологического статуса. Это согласуется с интересными данными, указывающими на возможность улучшения состояния растений в условиях водного и температурного дискомфорта с помощью повышения искусственным путем РБП до оптимального уровня [10].

Анализируя увеличение РБП у опытных растений, нельзя не обратить внимание еще на одно обстоятельство. Под влиянием корневой гипоксии транспорт воды по растению тормозится, и это приводит к существенному снижению влажности их надземной части. Так, содержание воды в растениях опытного

варианта составляло у Белорусской 80 67%, у Ленинградки — 69, у Московской 35 — 85, у Целинной 60 — 98% к контролю. Недостаточная оводненность создавала повышенную концентрацию ионов в листьях по сравнению с этим показателем в основании стебля, расположенного вблизи источника влаги. Это могло в какой-то степени увеличить РБП. В пользу такого предположения говорит тот факт, что наименьшее различие как по РБП, так и по содержанию воды в опыте и контроле были зафиксированы у одного и того же сорта — Целинной 60.

Итак, в нашей работе был установлен факт изменения РБП у растений пшеницы при недостатке кислорода в корневой зоне. Конечно, на основании первого опыта нельзя говорить о диагностическом значении этого теста. Однако различия в динамике РБП в условиях корневого затопления у растений разных сортов указывают на необходимость дальнейшего изучения биоэлектрических свойств при кислородном стрессе.

Выводы

1. Переувлажнение корнеобитаемой среды способствует развитию корневых гнилей, степень поражения которыми зависит от сорта яровой пшеницы.
2. Недостаток кислорода в прикорневой зоне снижает уровень дыхания и влияет на его онтогенетический ход. Эти изменения могут быть использованы для характеристики состояния растений в этих условиях.
3. После снятия затопления уровень дыхания опытных растений

приближается к контролю, что говорит о репарационных возможностях этого процесса.

4. Под влиянием кислородного дефицита РБП у растений изменяется и характер этих изменений зависит от сорта. Однако возможности использования данного теста в диагностических целях требуют тщательной проработки.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Гринева Г.М.* Регуляция метаболизма у растений при недостатке кислорода. М.: Наука, 1975. — 2. *Гусейнов Г.Г., Третьяков Н.Н., Кошкин Е.И., Андреев Т.И.* Ранняя диагностика *Septoria podarum* Berk. у яровой пшеницы. — Изв. ТСХА, 1991, вып. 4, с. 53—58. — 3. *Каменская К.И., Шогенов Ю.Х., Третьяков Н.Н.* Электростимуляция и развитие кукурузы в условиях недостаточного увлажнения. — Механизм и электрифик. сельск. хоз-ва, 1987, № 6, с. 54—56. — 4. *Карнаухова Т.В., Третьяков Н.Н., Фаттахова Н.Н., Синявин М.С.* Морфофизиологические реакции молодых растений пшеницы при затоплении корней. — Изв. ТСХА, 1994, вып. 1, с. 112—123. — 5. *Карнаухова Т.В.* Реакция клетки на повреждающее воздействие. М.: Изд-во МСХА, 1984. — 6.

Практикум по физиологии растений / ред. Н.Н. Третьяков. М.: Агропромиздат, 1990, с. 21—38. — 7. *Третьяков Н.Н., Карнаухова Т.В., Гаркавенкова А.Ф.* Интенсивность дыхания растений люцерны и кукурузы при нарастающей гипоксии. — 8. *Третьяков Н.Н., Каменская К.И., Вуйе М.С.* Биоэлектрическая активность стеблей растений яровой пшеницы в онтогенезе в зависимости от условий минерального питания и влажности почвы. — С.-х. биол., 1985, № 2, с. 30—33. — 9. *Третьяков Н.Н., Шогенов Ю.Х.* О роли биоэлектрической полярности в жизнедеятельности растений кукурузы в условиях гипогравитации. — Изв. ТСХА, 1986, вып. 6, с. 118—121. — 10. *Третьяков Н.Н., Каменская К.И.* Биоэлектрогенез у кукурузы при низкой положительной температуре и засухе. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 2, с. 185—188. — 11. *Третьяков Н.Н., Карнаухова Т.В., Гаркавенкова А.Ф.* Изменение физиологического состояния и продуктивности растений люцерны под действием затопления. — Изв. ТСХА, 1986, вып. 6, с. 95—101. — 12. *Чиркова Т.В.* Пути адаптации растений к гипоксии и аноксии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1988.

Статья поступила 23 июня 1995 г.

SUMMARY

The effect of root hypoxia on respiration intensity and difference of bioelectrical potentials (DBP) in spring wheat plants was studied in greenhouse. It has been found that during flooding for 3 weeks the level of respiration in experimental plants becomes lower than in control ones, and its ontogenetic course changes, these variations having genotypical specific features and being able to characterize the degree of damage under oxygen deficiency and developing infection. It has been found for the first time that root hypoxia affects DBP, and these changes are different in different varieties.