

## БИОМЕТРИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ И ОСМОТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ХЛОРИДНОГО ЗАСОЛЕНИЯ

Ж. ЙОНЕВА, А. Е. ПЕТРОВ-СПИРИДОНОВ

(Кафедра физиологии растений)

Приспособление растений к условиям засоления осуществляется многими путями. Наиболее важные среди них — осморегуляция и специализация, или модификация транспортных процессов. Поэтому для получения солеустойчивых форм растений необходимо тщательно изучить транспорт ионов в зависимости от ионного состава среды и генотипа растений [10]. Солеустойчивые виды обладают способностью накапливать  $\text{Na}^+$  в вакуолях, абсорбировать его из ксилемы и транспортировать в среду [17]. Особенности  $\text{K}-\text{Na}$  обмена на плазмалемме и накопление  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$  в вакуолях клеток и в клеточных стенках отмечены в работах [2, 13]. В данных работах высказано предположение о существовании высокоэффективного механизма для откачивания ионов  $\text{Na}$  у солеустойчивых растений. В исследованиях [22] детально изучен баланс ионов и связь его с солеустойчивостью растений. Показано, что повышенная солеустойчивость растений обусловлена, во-первых, выведением  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$  из молодых листьев, во-вторых, преимущественно базипетальным передвижением  $\text{Na}^+$  из листьев и выведением его в субстрат и, в-третьих, ограничением передвижения  $\text{Cl}^-$  из корня в стебель.

Снижение продуктивности растений в условиях хлоридного засоления определяется угнетением их роста, который является интегральной характеристикой реакции растений на изменение окружающей среды [8, 11]. Однако прямая зависимость между накоплением ионов в растениях и уровнем их солеустойчивости до сих пор не выявлена. Неясен вопрос о косвенном влиянии солей на рост растений. Некоторые авторы [6, 8] утверждают, что главной причиной замедления роста растений в условиях засоления следует считать не прямое влияние избытка солей в их тканях, а ослабление способности корней поставлять в побеги необходимые для их роста продукты метаболизма, т. е. замедление поступления питательных элементов из субстрата, угнетение их метаболизации в корнях и транспорта в побеги. В частности, в работе [3] подчеркивается, что угнетение роста растений в начале онтогенеза является следствием торможения поступления и превращения отдельных элементов минерального питания.

Определенный интерес представляет вопрос о различиях в уровне солеустойчивости разных органов растений. Исследования [1, 7] показали, что корни более чувствительны к засолению, чем надземные органы. Однако известны и факты положительного влияния засоления субстрата на накопление массы корней при замедленном росте побегов [3, 8]. По данным [7], одной из причин снижения урожая пшеницы в условиях засоления является резкое уменьшение количества боковых корней, их длины и количества корневых волосков. Сильное солеугнетение корней обнаружено в опытах с ячменем и томатом [1].

Важное значение для жизнедеятельности растений в условиях засоления имеет изменение водно-осмотического режима, особенно степень осморегуляции растений [9, 12, 14—16, 20, 22].

У растений, выращиваемых на засоленном субстрате, во всех органах увеличивается осмотический потенциал клеточного сока [6, 18, 19, 21, 24], а осмотический градиент между листьями и корнями по мере увеличения засоления возрастает. В основном это обусловлено накоплением в клетках повышенных количеств осмотически активных гидрофильных ионов солей. Как считают исследователи [2, 18, 24], причиной

увеличения осмотического потенциала клеточного сока является также повышение концентрации в клетке низкомолекулярных органических соединений, обусловленное изменениями реакций метаболизма. Многие авторы придерживаются мнения, что повышение осмотического потенциала клеточного сока растений является защитно-приспособительной реакцией в условиях засоления.

В результате обобщения данных о влиянии засоления среды [4] выделены следующие факторы угнетения растений при засолении: 1 — затруднение водоснабжения целого растения и, следовательно, отрицательные изменения в работе механизмов осморегуляции; 2 — дисбаланс минерального состава среды, в результате которого происходят нарушения минерального питания растений; 3 — стресс на сильное засоление; 4 — токсикация.

В настоящей работе приведены результаты изучения биометрических показателей, характеризующих рост растений в условиях хлоридного засоления, а также особенности их осморегуляции.

### Материал и методы

Объектами исследований были проростки пшеницы Безостой 1, кукурузы гибридной КВС 701, томата Премьер. Все растения характеризуются ограниченной выносливостью к засолению. По степени солеустойчивости исследуемые растения располагаются в ряд: пшеница > томат > кукуруза (по [9]).

Растения прорастивали в водной культуре на 0,25 н. растворе Хогланда в течение 12 дней (до фазы развертывания 3—4-го листа), после чего помещали на опытные растворы. Температура воздуха поддерживалась  $20 \pm 2^\circ$ ; световой период составлял 16 ч,

освещенность — 10 000 лк. Концентрация NaCl в опытных вариантах равнялась 25, 50, 100 и 200 ммоль NaCl. После выдерживания растений в течение 2 нед в условиях засоления определяли изменение роста органов растений и осмотического потенциала клеточного сока корней и листьев рефрактометрическим методом. Проведено 2 серии опытов в 5-кратной повторности. При статистической обработке результатов исследований использовали дисперсионный и корреляционный анализы.

### Результаты и обсуждение

Чувствительность культурных растений к засолению в различные периоды вегетации неодинаковая. Наиболее сильно она проявляется в молодом возрасте.

Опытные растения по-разному переносили переход на засоленный субстрат. У проростков пшеницы ни в одном из опытных вариантов не проявились внешние признаки повреждения. Напротив, проростки кукурузы в вариантах 100 и 200 ммоль NaCl сильно повреждались, а часть из них гибла. Погибла и часть проростков томата при 100 и 200 ммоль NaCl, однако в целом солеустойчивость томата оказалась выше, чем кукурузы.

После 2 нед выдерживания в условиях хлоридного засоления длина главного корня у томатов и кукурузы при небольшой концентрации NaCl (25—50 ммоль) не отличалась или слабо отличалась от контроля (табл. 1). У пшеницы отмечалось снижение роста главного корня по мере увеличения засоления и при сильном засолении длина его составляла 48 %. У томата и кукурузы при сильном засолении длина главного корня составляла соответственно 68 и 35 % от контроля.

Кукуруза в отличие от пшеницы лучше сохраняла способность образовывать придаточные корни даже при концентрации NaCl 200 ммоль. Особенно хорошо это видно по изменению суммарной длины придаточных корней. При 25 и 50 ммоль NaCl установлено достоверное увеличение роста придаточных корней у кукурузы по отношению к контролю. Необходимо подчеркнуть, что пшеница и кукуруза существенно различаются по длине придаточных корней (соответственно 156 и 64 см).

Среди других органов листья оказались наиболее чувствительными к засолению. Общей реакцией для всех культур было отмирание нижних листьев (особенно у кукурузы), подсыхание кончиков листьев. Для томата характерно изменение окраски листьев от темно-зеленой к светло-зеленой с желтым оттенком — явный признак солевого повреждения.

## Биометрические показатели проростков пшеницы, кукурузы и томата

Вариант, ммоль NaCl	Длина ГК, см	ПК, шт/растение	Σ длины ПК, см	ΣS <sub>л</sub> см <sup>2</sup>
Пшеница				
0	43,88±2,19	11,88±0,99	155,64±13,55	48,63±3,33
25	31,18±1,84	8,88±1,09	129,75±14,14	42,52±5,44
50	27,43±1,10	9,56±0,41	92,43±9,75	36,43±1,88
100	22,30±1,23	6,00±0,98	65,66±10,48	21,93±1,57
200	21,11±1,57	3,62±1,89	76,43±12,08	17,21±2,67
Кукуруза				
0	37,16±2,38	4,40±0,31	64,64±5,99	126,65±10,92
25	37,25±1,57	4,90±0,49	96,54±14,03	132,36±9,79
50	26,46±1,78	4,90±0,18	87,73±4,44	108,49±10,27
100	24,46±1,64	3,82±0,70	65,67±10,36	80,93±7,51
200	13,20±0,66	—	—	—
Томат				
0	29,83±2,06	—	—	—
25	26,88±2,03	—	—	—
50	26,04±1,45	—	—	—
100	24,63±0,91	—	—	—
200	20,55±0,75	—	—	—

Примечание. ГК — главный корень, ПК — придаточные корни, S<sub>л</sub> — площадь листовой поверхности.

У пшеницы отмечена довольно быстрая адаптация, хотя, как следует из табл. 1, суммарная листовая поверхность при 100 ммоль NaCl составляет 45 % от контроля (у кукурузы — 18 %), а при 200 ммоль NaCl — 35 % (растения кукурузы погибли).

Накопление биомассы органами растений зависело от степени хлоридного засоления (табл. 2). Особенно хорошо видна эта зависимость у

Т а б л и ц а 2

## Накопление сырой и воздушно-сухой массы корнями и листьями

Вариант, ммоль NaCl	Сырая масса				Воздушно-сухая масса			
	корни		листья		корни		листья	
	г	%	г	%	г	%	г	%
Пшеница								
0	1,22±0,06	100	2,57±0,13	100	0,07±0,01	100	0,26±0,02	100
25	0,86±0,05	70	2,05±0,18	80	0,07±0,01	100	0,19±0,02	73
50	0,84±0,04	68	1,84±0,10	72	0,04±0,009	57	0,21±0,02	81
100	0,68±0,04	56	1,19±0,04	46	0,05±0,007	71	0,13±0,04	50
200	0,57±0,03	47	0,90±0,03	35	0,05±0,009	71	0,10±0,01	38
Кукуруза								
0	1,58±0,11	100	7,74±1,01	100	0,18±0,04	100	0,52±0,04	100
25	1,89±0,18	120	7,63±0,52	98	0,08±0,01	44	0,60±0,07	100
50	1,35±0,11	85	6,40±0,66	83	0,07±0,01	39	0,51±0,06	100
100	1,04±0,12	66	4,90±0,42	63	0,06±0,07	33	0,42±0,04	80
200	0,28±0,05	18	0,45±0,07	6	0,02±0,006	11	0,09±0,03	18
Томат								
0	1,28±0,09	100	4,94±0,28	100	0,08±0,02	100	0,36±0,04	100
25	0,99±0,09	77	4,55±0,28	92	0,06±0,03	75	0,31±0,04	86
50	0,74±0,13	58	3,51±0,21	71	0,04±0,01	50	0,28±0,02	78
100	0,51±0,02	40	2,26±0,09	46	0,03±0,009	38	0,17±0,03	47
200	0,18±0,08	14	0,95±0,11	19	0,01±0,009	12	0,06±0,02	16

Изменение показателей суккулентности, степени солеустойчивости и коэффициента относительного угнетения роста растений в зависимости от степени засоления

Вариант, ммоль NaCl	Суккулентность		Степень солеустойчивости		Угнетение роста растений	
	корни	листья	корни	листья	корни	листья
Пшеница						
0	17,42	9,8	—	—	—	—
25	12,2	10,8	1,0	0,73	0,30	0,20
50	21,0	8,8	0,57	0,80	0,31	0,28
100	13,6	9,2	0,71	0,50	0,44	0,54
200	11,4	9,0	0,71	0,38	0,53	0,64
Кукуруза						
0	8,8	14,8	—	—	—	—
25	23,6	12,7	0,44	1,20	0,20	0,02
50	19,2	12,5	0,38	0,98	0,14	0,17
100	17,3	11,6	0,33	0,80	0,34	0,35
200	14,0	5,0	0,11	0,17	0,82	0,94
Томат						
0	16,0	13,7	—	—	—	—
25	16,5	14,6	0,75	0,86	0,22	0,08
50	18,5	12,5	0,50	0,78	0,42	0,28
100	17,0	13,2	0,38	0,47	0,60	0,54
200	18,0	15,8	0,12	0,16	0,86	0,80

П р и м е ч а н и е. Суккулентность — отношение сырой массы органа к сухой массе; степень солеустойчивости — отношение сухой массы органа при засолении к сухой массе органа контрольного растения; угнетение роста — отношение разности между сырой массой органа контрольного и опытного растения к сырой массе органа контрольного растения.

томата и кукурузы, у которых при 200 ммоль NaCl сырая масса корней составляла всего соответственно 14 и 18 % от контроля. При 25 и 50 ммоль NaCl сырая масса корней кукурузы и томата была близка к контролю, но последующее увеличение степени засоления привело к резкому снижению сырой массы корней. У пшеницы по вариантам засоления уменьшение сырой массы корней происходило более постепенно.

Сырая масса листьев под влиянием засоления уменьшалась в большей степени, чем корни. При 200 ммоль NaCl сырая масса листьев у кукурузы составляет 6 % от контроля, у томата — 19 и пшеницы — 35 %. В этом варианте воздушно-сухая масса корней пшеницы составляла 71 % от контроля, а листьев — 38 %; у томата и кукурузы она уменьшалась сильнее, чем у пшеницы и составляла соответственно 12 и 11 % от контроля, что свидетельствует о сильной степени повреждения корневых систем.

Дополнительными характеристиками солеустойчивости растений являются суккулентность, относительное угнетение роста растений и степень солеустойчивости. Данные табл. 3 показывают, что при хлоридном засолении суккулентность сильно возросла у кукурузы (корни) и томата, а у пшеницы — более солеустойчивого вида — она оставалась на уровне контроля или даже уменьшалась. Коэффициент относительного угнетения роста растений, по мнению [5], находится в линейной зависимости от степени ингибирования их роста. Высокие значения этого коэффициента наблюдались у кукурузы и несколько меньшие — у томата. Коэффициент угнетения у кукурузы при 200 ммоль NaCl оказался почти таким же, как у томата (соответственно 0,82 и 0,86), но при 100 ммоль NaCl он был в 2 раза ниже. У корней пшеницы данный коэффициент равнялся 0,53, а у листьев — 0,64.

Осмотический потенциал корней и листьев пшеницы, кукурузы и томата в условиях хлоридного засоления

Вариант, ммольей NaCl	Пшеница		Кукуруза		Томат	
	корни	листья	корни	листья	корни	листья
	кПа					
0	218	492	164	270	148	462
	% к контролю					
25	142	114	132	122	142	105
50	152	128	145	137	157	111
100	153	162	163	166	235	154
200	202	188	127	306	240	117

Степень солеустойчивости хорошо согласуется с угнетением роста у всех растений. И по этому показателю пшеница превосходила кукурузу и томат.

Наблюдаемые различия в биометрических показателях роста опытных растений в условиях засоления обусловлены, как отмечалось выше, главным образом неодинаковой устойчивостью осморегуляции растений и работой ионных насосов.

Анализ осмотического потенциала (ОП) клеточного сока органов опытных растений (табл. 4) свидетельствует, что у корней контрольных растений он существенно меньше, чем у листьев. По мере повышения засоления субстрата ОП клеточного сока увеличивался как в корнях, так и в листьях. При этом ОП клеточного сока корней пшеницы возрастал более равномерно и при сильном засолении (200 ммольей NaCl) удваивался. ОП клеточного сока листьев пшеницы при 200 ммольях NaCl также достигал высокого уровня (188 % от контроля). При 100 ммольях NaCl ОП клеточного сока корней кукурузы увеличивался до 163 % от контроля, но при 200 ммольях он составлял всего 127 %. Однако ОП клеточного сока листьев кукурузы очень сильно повышался по мере увеличения засоления и при 200 ммольях NaCl достигал 300 % от контроля. ОП клеточного сока корней у томата изменился примерно так же, как у пшеницы. Вместе с тем ОП клеточного сока листьев томата при концентрации 25 и 50 ммольей NaCl оставался практически на уровне контроля и только при 200 ммольях NaCl резко падал.

Результаты корреляционного анализа показали, что изменение ОП сильно зависит от степени засоления. Коэффициент корреляции (r) для корней пшеницы составляет 0,94, для листьев пшеницы 0,99. У кукурузы r для корней и листьев соответственно равнялся 0,63 и 0,94. У томата он был существенным только для корней и равен 0,91.

Согласно данным об ОП клеточного сока органов опытных растений, последние располагаются по степени устойчивости осморегуляции в следующий ряд: пшеница > томат  $\geq$  кукуруза. Таким образом, изменения как биометрических показателей, так и ОП, характеризующего устойчивость осморегуляции, однозначно позволяют определить солеустойчивость опытных растений и ее природу.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бойко Лар. А. Физиология корневой системы растений в условиях засоления. Л.: Наука, 1969.—2. Вахмистров Д. Б. Потребление проростками ячменя элементов питания из эндодерма и наружной среды. — Физиол. раст., 1980, т. 27, вып. 3, с. 551—559.—3. Генкель П. А., Соловьев В. А. Накопление и распределение в растениях тыквы натрия и калия при засолении субстрата хлоридным и сернокис-

лым натрием. — Физиол. раст., 1968, т. 15, вып. 3, с. 521—529.—4. Захарин А. А., Петрова Р. К., Строгонов Б. П. Солеустойчивость растений (бобовых) и ее связь с режимом перехода от пресной среды к засоленной. — Физиол. раст., 1982, т. 29, вып. 3, с. 428—437.—5. Кабанов В. В., Отегенов Ж. Влияние хлоридов и сульфатов натрия на состав растений. — Физиол. раст., 1973, т. 20, вып. 4,

- с. 806—814. — 6. Лапина Л. П. Осмотическое и токсическое действие солей на растения. — Автореф. канд. дис. М., 1967. — 7. Семушина Л. А. Коррелятивная зависимость урожая от формирования и развития некоторых морфофизиологических признаков у ячменя в условиях пресного и засоленного фона. — Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1979, т. 64, вып. 3, с. 101—109. — 8. Строгонов Б. П. Метаболизм растений в условиях засоления. М.: Наука, 1973. — 9. Удовенко Г. В. Солеустойчивость культурных растений. Л.: Колос, 1977. — 10. Epstein F. Mineral nutrition of plants—principles and perspectives. New York Wiley, 1973. — 11. Bernstein L. — Amer. J. Bot., 1961, vol. 48, N 10, p. 909—918. — 12. Greenway H., Rana Munns. — J. Exp. Bot., 1980, vol. 31, N 125, p. 574—583. — 13. Harvey D. M. R. — Scann. Electron Microscopy Chicago, 1981, vol. 4, pt. 4, 1981, p. 229—234. — 14. Hellebust J. A. Ann. Rev. Plant Physiol., 1976, vol. 27, p. 485—505. — 15. Huq I. S. M., F. Larcher. — New Phytol., 1983, vol. 93, p. 209—216. 16. Jennings D. H. — Biol. Rev., 1976, vol. 51, p. 453—486. — 17. Jeschke W. D., Eggers H. — Sci. Assemb. Dep. Nat. a. Math. Sci. Serb. Acad. Sci. a. Math. Sci. Serb. Acad. Sci. a. Arts, 1982, vol. 13, N 3, p. 177—182. — 18. Poljakoff Mayber Al. — Biosaline Res. Look Future Proc. 2-nd Int. Workshop, La Paz, 16—20 nov., 1980, N. Y.; 1982, p. 245—269. — 19. Priebe A., Jäger H. I. Angew. Bot., 1978, Bd 52 5/6, S. 331—341. — 20. Stavarek S. J., Rains D. W. — Yowa State J. of Research may, 1983, vol. 57, N 4, p. 457—476. — 21. Storey R., Jones W. R. G. — Plant Physiol., 1979, vol. 63, p. 156—162. — 22. Winter F., Läubli A. Austr. J. Plant Physiol., 1982, vol. 9, N 2, p. 221—226. — 23. Wyn Jones R. G. — Physiol. Processes Limit. Plant Prod. Proc. 30-th Univ. Nottingham. East. Sch. Agr. Sci. Sutton Bonington, 2—5 Apr., 1979, L. e. a., 1981, p. 271—292. — 24. Yeo A. R. — J. Exp. Bot., 1981, vol. 32, N 128, p. 487—497.

Статья поступила 20 декабря 1984 г.

#### SUMMARY

Resistance to chloride salinity (25, 50, 100 and 200 mmole NaCl, exposition 14 days) of young plants of wheat variety Bezostaya 1, corn hybrid KVS-701, tomato variety Premier has been studied in water culture (0.25 n Hogland mixture). Plants response to salinity was judged by the change in the total length of the main root, number and the total length of lateral roots (in wheat and corn), wet and dry mass of the shoot and roots as well as by the change in osmotic potential of the organs. Resistance of plants (wheat > tomato > corn) closely correlates with relative stability of osmotic regulation achieved by each species by its own way. For example, at the level of 25—100 mmole NaCl corn very often produces heavy lateral root system.

Wheat being the most resistant crop, its osmotic potential of the shoot and roots changes though adequately to the salinity level, but considerably slower than that of less resistant crops, tomato and corn.