

УДК 581.1

## РОСТОВАЯ РЕАКЦИЯ НА ЗАСОЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ СОРТОВ ЯЧМЕНЯ И ЕЕ СВЯЗЬ С ВОДНЫМ ОБМЕНОМ

Г.В. ШАРИПОВА, Д.С. ВЕСЕЛОВ

*Институт биологии Уфимского научного центра Российской академии наук  
450053 Уфа, просп. Октября, 69  
e-mail: veselov@anrb.ru*

Изучали ростовую реакцию и изменения параметров водного обмена растений пяти сортов ячменя (*Hordeum vulgare* L.) из коллекции Всероссийского института растениеводства: Красноярский 1, Красноярский 80, Ранний 1, Riso 1058 и Rogvenig при действии кратковременного (1–2 ч) и длительного (10 сут) искусственного засоления. Обнаружены различия чувствительности ростовых процессов разных сортов к засолению. Выявлен ряд признаков, которые могут быть использованы для ранней диагностики низкой устойчивости растений к засолению: отсутствие быстрого закрытия устьиц и снижения транспирации в первый час действия засоления, нестабильность значений устьичной проводимости в последующие дни, высокие значения соотношения масс побег/корень в контроле и низкая отзывчивость этого показателя на засоление.

*Ключевые слова:* *Hordeum vulgare* L., засоление, рост, водный обмен.

Засоление является одним из неблагоприятных факторов внешней среды, вызывающим значительные потери урожая. Засоленность почв постоянно возрастает вследствие повышения аридности климата и применения полива в земледелии [9]. Поэтому изучение механизма действия засоления и формирования устойчивости к нему у растений представляет несомненный интерес. Неравномерность уровня засоления почв затрудняет отбор солеустойчивых форм по урожайности растений в полевых условиях [13]. При засолении почв растения одновременно испытывают действие двух неблагоприятных факторов, что усложняет изучение механизма формирования солеустойчивости [7]. Во-первых, это дефицит воды, связанный со снижением водного потенциала засоленного почвенного раствора (влияние соли, которая находится в почве), во-вторых — токсическое действие самих ионов (действие соли в организме растения).

Водный обмен играет важную роль в реакции растений на засоление. Поддержание роста клеток растяжением и фотосинтеза при засолении невозможно без адаптации к дефициту воды. Кроме того, ионы как необходимые для роста и развития, так и токсичные поступают в растения с транспирационным потоком, поэтому многочисленные работы посвящены связи регуляции транспирации с формированием солеустойчивости. Их результаты оказались достаточно противоречивыми. В литературе встречаются как сведения о том, что транспирация сильнее подавляется у более устойчивых к засолению форм [6], так и о том, что толерантные к засолению растения поддерживают более высокий уровень транспирации [4, 5]. Это противоречие может быть связано с неодно-

значностью последствий закрытия устьиц. С одной стороны, этот процесс ограничивает потери воды и снижает приток токсичных ионов, с другой — закрытие устьиц нарушает газообмен и фотосинтез. Сравнение реакции на засоление относительно солеустойчивых растений ячменя и более чувствительных к засолению растений твердой пшеницы показало, что характер реакции устьиц меняется в зависимости от длительности действия засоления [2]. В данной работе мы провели сравнение реакции на засоление растений пяти сортов ячменя из коллекции Всероссийского института растениеводства (ВИР). Оценивали массу побегов и корней, их соотношение, которое является одним из показателей потенциальной устойчивости растений к дефициту воды [10], транспирацию и устьичную проводимость при кратковременном и длительном действии засоления.

Целью работы была проверка гипотезы о связи между особенностями водного обмена и степенью ростиингибирующего действия засоления у растений разных сортов ячменя.

### Методика

Эксперименты проводили на растениях ячменя (*Hordeum vulgare* L.). Исследованы сорта Красноярский 1, Красноярский 80, Ранний 1, Riso 1058 и Porvenig в лабораторных условиях. Семена ячменя проращивали в темноте в течение 2—3 сут на дистиллированной воде с добавлением  $10^{-5}$  М  $\text{CaCl}_2$  при температуре 24 °С. Затем проростки пересаживали на 10 %-ю среду Хогланда—Арнона-I и выращивали при освещенности 18 000 лк и 14-часовом фотопериоде. Для длительных экспериментов 7-суточные растения пересаживали на 100 %-ю питательную среду Хогланда—Арнона-I и выращивали в контейнерах из оргстекла по 10 шт. в каждом контейнере (по четыре контейнера для опытного и контрольного вариантов). Питательную среду непрерывно аэрировали воздухом с помощью микрокомпрессоров. Засоление создавали путем добавления в питательную среду хлорида натрия до концентрации 100 мМ. Этот уровень засоления поддерживали в течение всего эксперимента (10 сут).

В длительных экспериментах транспирацию определяли по уменьшению массы контейнеров с 10 растениями за сутки, в кратковременных — по уменьшению массы стаканчиков с 5 растениями в 50 мл питательного раствора. Для предотвращения испарения воды с поверхности питательного раствора стаканчик закрывали алюминиевой фольгой с отверстием для проростков. Устьичную проводимость измеряли порометром (МК Delta-T, Англия). Растения взвешивали через 10 сут после начала воздействия засоления.

Статистическая обработка данных выполнена по стандартным программам MS Excel. На рисунках и в таблице приведены средние значения и стандартная ошибка показателей из трех и более биологических повторностей.

### Результаты и обсуждение

Засоление приводило к снижению скорости роста всех исследуемых сортов ячменя. Через 10 сут после начала эксперимента масса побега была меньше, чем в контроле на 30—70 % (рис. 1).

В процентном отношении по сравнению с контролем засоление в наибольшей степени (в 3 раза) подавляло рост побегов сортов Красно-

ярский 80 и Porvenir, в наименьшей степени — растений сорта Красноярский 1, у которых масса побега на засолении была на уровне 67 % контроля (см. рис. 1).

Анализ соотношения масс побега и корня при засолении представляет большой интерес. Хорошо известно, что степень развития корневой системы определяет устойчивость растений к дефициту воды [3, 10], который является одним из важных факторов ростингибирующего действия засоления

[13]. Можно предположить, что увеличение площади поверхности корней усиливает проникновение в растение токсичных ионов. Исследования по удалению части корней или листьев показали, что солеустойчивость растений повышается с увеличением массы листьев и уменьшением массы корней [12]. В наших экспериментах засоление в большей степени ингибировало рост корней (масса побега составляла в среднем у всех пяти сортов ячменя около 43 % соответствующего показателя контрольных растений, а корней — 32 %), что приводило к увеличению соотношения масс побег/корень (от 1,1 до 2,4) (таблица). Лишь у сорта Porvenir соотношение масс побег/корень при засолении практически не менялось (~1,5). Поскольку растения именно этого сорта оказались наиболее чувствительными к засолению, полученные результаты указывают на важную адаптивную роль более сильного подавления роста корней по сравнению с побегом при засолении. Это подтверждается еще и тем, что больше всего (от 1,3 до 2,4) соотношение масс побег/корень возросло у сорта Красноярский 1 (см. таблицу), на котором в наименьшей степени сказалось ростингибирующее действие засоления.

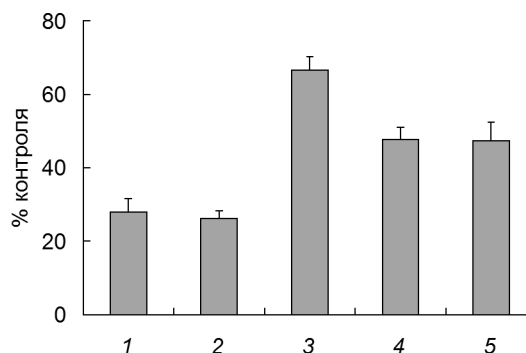


Рис. 1. Масса сухого вещества побегов растений через 10 сут после начала действия засоления ( $n = 12$ ). Здесь и на рис. 2—4:

1 — Красноярский 80; 2 — Porvenir; 3 — Красноярский 1; 4 — Ранний 1; 5 — Riso 1058

*Соотношение масс побег/корень после 10 сут действия засоления на растения ячменя разных сортов*

Сорт	Вариант	Побег/корень
Riso 1058	Контроль	1,22 ± 0,06
	Опыт	1,63 ± 0,11
Porvenir	Контроль	1,48 ± 0,08
	Опыт	1,55 ± 0,06
Красноярский 80	Контроль	1,23 ± 0,05
	Опыт	1,5 ± 0,07
Красноярский 1	Контроль	1,33 ± 0,06
	Опыт	2,40 ± 0,12
Ранний 1	Контроль	1,12 ± 0,04
	Опыт	1,41 ± 0,08

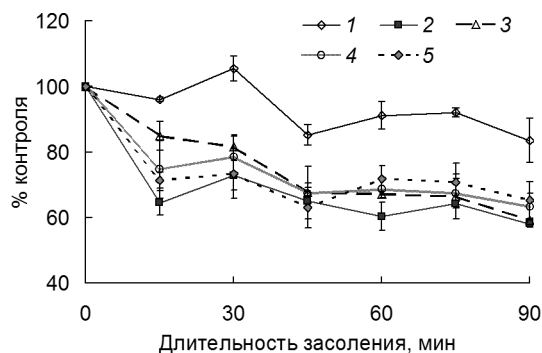
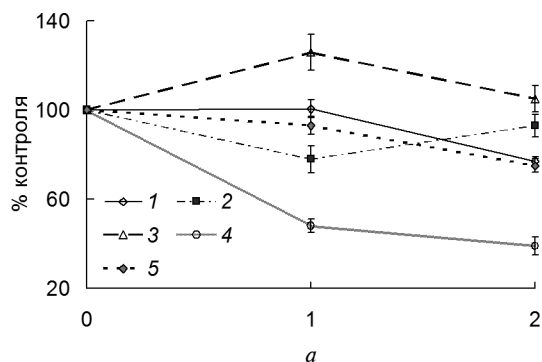


Рис. 2. Влияние кратковременного засоления на транспирацию растений разных сортов ячменя ( $n = 15$ )

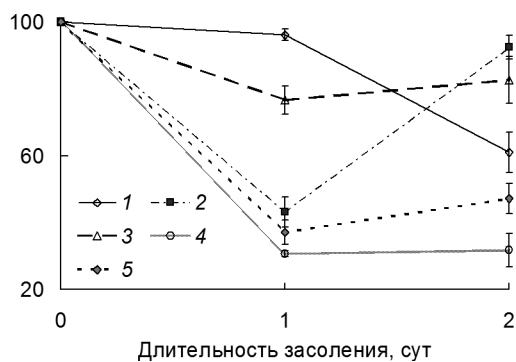
засолении связано со снижением водного потенциала засоленного раствора. Кроме того, транспирация при засолении замедляется из-за быстрого закрывания устьиц [11]. Помимо экономии воды закрытие устьиц при засолении имеет дополнительное приспособительное значение, которое состоит в ограничении проникновения в растения токсичных ионов с транспирационным потоком. По-видимому, высокая скорость транспирационного потока приводила к быстрому накоплению токсичных ионов, что могло быть причиной резкого снижения скорости роста растений

Данные о влиянии кратковременного засоления на транспирацию растений изученных сортов показали, что у растений сорта Красноярский 80 скорость транспирации в первый час действия засоления не снижалась (рис. 2). Это довольно необычная реакция на засоление, поскольку у остальных сортов она уменьшалась, что соответствует литературным данным [1, 11]. Уменьшение притока воды из корней при

этого сорта по сравнению с контрольными. Растения остальных сортов не различались по реакции транспирации на кратковременное действие засоления. Однако различия между ними по уровню транспирации проявлялись при его более длительном действии (рис. 3, а).



а



б

Рис. 3. Влияние длительного засоления на транспирацию (а) и устьичную проводимость (б) растений разных сортов ячменя (а —  $n = 9$ ; б —  $n = 15$ )

В наибольшей степени транспирация снижалась у растений сорта Ранний 1 (на 63 % по сравнению с контролем), т.е. у сорта, который по скорости накопления биомассы при засолении проявил себя как один из наиболее устойчивых к засолению. Транспирация у растений этого сорта уменьшалась из-за закрытия устьиц (устьичная проводимость у них была на уровне 30 % контрольного значения) (см. рис. 3, б). Следующими по степени снижения транспирации были растения сорта Riso 1058, которые также

проявили себя относительно солеустойчивыми по накоплению массы побега при засолении. У растений сортов Красноярский 80 и Porvenir транспирация снижалась гораздо меньше, они оказались наиболее чувствительными к засолению и отличались самой высокой вариабельностью устьичной проводимости (рис. 4), что указывает на нестабильность работы их устьичного аппарата (низкое значение средней устьичной проводимости растений сорта Porvenir связано с полным закрытием устьиц на третьи сутки засоления, в то время как средняя устьичная проводимость остальных сортов составляла 70 ммоль/(м<sup>2</sup> · с)). По литературным данным, нарушение нормального контроля устьичной проводимости вызвано токсическим действием ионов натрия [14] и указывает на низкую способность растений сортов Porvenir и Красноярский 80 поддерживать ионный гомеостаз.

На первый взгляд, можно проследить связь между степенью снижения транспирации и солеустойчивостью. Относительно высокий уровень транспирации был при засолении у растений чувствительных сортов (Краснодарский 80 и Porvenir), низкий — у относительно солеустойчивых сортов (Ранний 1 и Riso 1058). Однако этой закономерности не подчиняются характеристики растений сорта Красноярский 1. У них на фоне высокой транспирации наблюдалась самая низкая степень ингибирования роста под влиянием засоления (масса их побегов при засолении была только на 23 % ниже контрольного значения). Полученные результаты можно объяснить тем, что устойчивость к засолению связана не только со скоростью транспирационного потока. Известно, что с повышением транспирации возрастает проникновение ионов по неселективным ионным каналам [8]. Однако это не единственный путь поступления ионов натрия в растения. Кроме них имеется много различных селективных механизмов, работа которых предотвращает поступление ионов натрия и хлора в побег и их накопление до токсичного уровня в цитоплазме клеток растений [15]. За счет этих механизмов ионы возвращаются в питательный раствор, извлекаются из ксилемы на пути ксилемного потока в листья, эвакуируются в вакуоль. Эффективная работа таких механизмов способна обеспечить устойчивость растений к засолению на фоне высокой скорости транспирации, что может позволить растению держать устьица открытыми, а это, в свою очередь, обеспечивает высокую скорость накопления биомассы за счет нормализации газообмена и фотосинтеза при засолении. Относительная устойчивость растений ячменя сорта Красноярский 1 к засолению, которая проявлялась на фоне высокой скорости транспирации, может быть связана с эффективностью работы механизмов, обеспечивающих ионный гомеостаз.

Таким образом, сравнением реакции растений разных сортов на засоление выявлена довольно сложная картина. При длительном действии

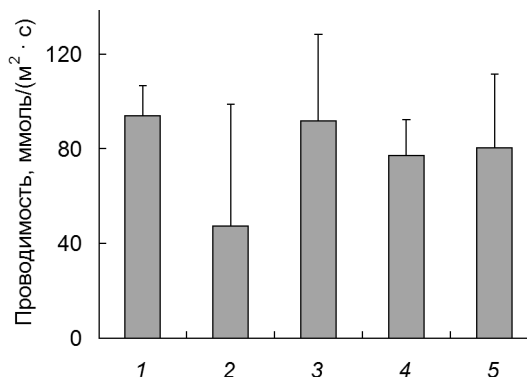


Рис. 4. Средние значения устьичной проводимости за 3 дня действия засоления на растения разных сортов ячменя и их стандартные отклонения ( $n = 15$ )

засоления рост корней подавлялся сильнее, чем рост побега. Отсутствие этой реакции у сорта *Porvenir*, чувствительного к засолению, указывает на ее важное адаптивное значение, заключающееся в уменьшении поверхности корней, через которую в растение проникают токсичные ионы. Водный обмен растений при засолении зависел не только от соотношения масс побег/корень, но и от устьичной и гидравлической проводимости растений. Изменение скорости транспирации было важной адаптивной реакцией на засоление. Неспособность растений сорта Красноярский 80 быстро закрывать устьица, ограничивая тем самым приток ионов из корней, и нестабильность работы устьиц у растений сорта *Porvenir* указывают на неудовлетворительное функционирование у них механизма ионного гомеостаза. И наоборот, низкая степень ингибирования роста растений сорта Красноярский 1 при засолении, несмотря на относительно высокую скорость транспирации, указывает на эффективность ионного гомеостаза у растений этого сорта.

Полученные результаты свидетельствуют также о сложности формирования солеустойчивости и необходимости разносторонней оценки потенциального селекционного материала. Отметим ряд признаков, которые могут быть полезны для ранней диагностики низкой солеустойчивости растений: отсутствие способности к быстрому закрыванию устьиц и снижению транспирации в первый час действия засоления, нестабильность значений устьичной проводимости в последующие дни, низкая отзывчивость соотношения масс побег/корень на засоление. Наличие хотя бы одного из этих признаков позволяет прогнозировать повышенную чувствительность скорости роста побегов растений к засолению.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 09-04-00942.

1. Ахиярова Г.Р., Сабиржанова И.Б., Веселов Д.С., Фрике В. Быстрая реакция растений пшеницы на засоление // Физиология растений. — 2005. — 52. — С. 891—896.
2. Веселов Д.С., Шарипова Г.В., Кудоярова Г.Р. Сравнительное изучение реакции растений ячменя (*Hordeum vulgare*) и пшеницы (*Triticum durum*) на кратковременное и длительное действие натрийхлоридного засоления // Агрохимия. — 2007. — 7. — С. 41—48.
3. Пустовойтова Т.Н. Стрессовые воздействия и изменение уровня регуляторов роста растений // Рост растений и дифференцировка / Ред. В.И. Кефели. — М.: Наука, 1981. — С. 225—244.
4. Ashraf M., Parveen N. Photosynthetic parameters at the vegetative stage and during grain development of two hexaploid wheat cultivars differing in salt tolerance // Biol. Plant. — 2002. — 45. — P. 401—407.
5. Bowman W.D. Effect of salinity on leaf gas exchange in two populations of a C<sub>4</sub> nonhalophytes // Plant Physiol. — 1987. — 85. — P. 1055—1058.
6. Chen Z., Newman I., Zhou M. et al. Screening plants for salt tolerance by measuring K<sup>+</sup>: a case study for barley // Plant Cell Environ. — 2005. — 28. — P. 1230—1246.
7. Davenport R., James R.A., Zakrisson-Plogander A. et al. Control of sodium transport in durum wheat // Plant Physiol. — 2005. — 137. — P. 807—818.
8. Davenport R., Munus-Mayor A., Jha D. et al. The Na<sup>+</sup> transporter AtHKT1; 1 controls retrieval of Na<sup>+</sup> from the xylem in *Arabidopsis* // Plant Cell Environ. — 2007. — 30. — P. 497—507.
9. Flowers T.J. Improving crop salt tolerance // J. Exp. Bot. — 2004. — 55. — P. 307—319.
10. Frensch J. Primary responses of root and leaf elongation to water deficits in the atmosphere and soil solution // Ibid. — 1997. — 48. — P. 985—999.
11. Fricke W., Akhiyarova G., Veselov D., Kudoyarova G. Rapid and tissue-specific changes in ABA and in growth rate in response to salinity in barley leaves // Ibid. — 2004. — 55. — P. 1115—1123.
12. Moya J.L., Primo-Millo E., Talon M. Morphological factors determining salt tolerance in citrus seedlings: the shoot to root ratio modulates passive root uptake of chloride ions and their accumulation in leaves // Plant Cell Environ. — 1999. — 22. — P. 1425—1433.
13. Munns R., James R.A., Lauches A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals // J. Exp. Bot. — 2006. — 57. — P. 1025—1043.

14. Robinson M.F., Verry A., Sandbers D., Mansfield T.A. How can stomata contribute to salt tolerance? // Ann. Bot. — 1997. — **80**. — P. 387—393.
15. Tester M., Davenport R. Na<sup>+</sup> tolerance and Na<sup>+</sup> transport in higher plants // Ibid. — 2003. — **91**. — P. 503—527.

Получено 08.04.2010

#### РОСТОВА РЕАКЦІЯ НА ЗАСОЛЕННЯ РОСЛИН РІЗНИХ СОРТІВ ЯЧМЕНЮ ТА ЇЇ ЗВ'ЯЗОК ІЗ ВОДНИМ ОБМІНОМ

*Г.В. Шарипова, Д.С. Веселов*

Інститут біології Уфимського наукового центру Російської академії наук, Уфа

Вивчали ростову реакцію і зміни параметрів водного обміну рослин п'яти сортів ячменю (*Hordeum vulgare* L.) із колекції Всеросійського інституту рослинництва: Красноярський 1, Красноярський 80, Ранній 1, Riso 1058 і Porvenir за дії короткочасного (1—2 год) і тривалого (10 діб) штучного засолення. Виявлено відмінності чутливості ростових процесів різних сортів до засолення. Встановлено низку ознак, які можна використати для ранньої діагностики низької стійкості рослин до засолення: відсутність швидкого закривання продихів і зниження транспірації в першу годину дії засолення, нестабільність значень продигової провідності в наступні дні, високі значення співвідношення мас пагін/корінь у контролі та низький відгук цього показника на засолення.

#### GROWTH REACTION TO SALINITY OF PLANTS OF DIFFERENT VARIETIES OF BARLEY AND IT RELATION WITH WATER EXCHANGE

*G.V. Sharipova, D.S. Veselov*

Institute of Biology of Ufa Scientific Centre of Russian Academy of Sciences  
69 Pr. Oktyabrya, Ufa, 450054, Russia

Growth reaction and changes of parameters of water exchange of 5 varieties of barley from collection of Vavilov Research Institute of Plant Industry (Krasnoyarskiy 1, Krasnoyarskiy 80, Ranniy 1, Riso 1058, Porvenir) at short-term (1—2 h) and long-term (10 d) effects of salinity have been investigated. Differences in growth rate between varieties were determined. Absence of ability to fast closure of stomata and decrease in transpiration in first hours of salt stress, instability of stomatal conductance in the next days, high shoot/root ratio in control plants and low responsiveness of shoot/root ratio at salinity were the indicators of plants low resistance to salt stress.

*Key words:* *Hordeum vulgare* L., salinity, growth, water relations.