

**Адаптивные реакции растений на факторы кислотности
и токсичности алюминия**

И.Г. Широких

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН

В лабораторных опытах оценивали сортовую реакцию проростков озимой ржи и ячменя на факторы кислотности и токсичности алюминия по показателям роста и корневой экскреции растений. Показано, что по соотношению продукционной и средообразующей компонент в структуре отклика растений на стресс можно судить о различиях в стратегии адаптации к алюмокислотно-стрессу отдельных генотипов.

In laboratory experiments variety reaction of winter rye and barley shoots on the factors of acidity and toxicity of aluminium on parameters of growth and root excretion was estimated. It is shown, that distinctions in strategy of adaptation to aluminium-acidic stress of separate genotypes can be appreciated on a ratio of production and environmental components in structure of the response of plants on stress.

Ускоренное подкисление почв в результате промышленного загрязнения и сельскохозяйственной практики существенно влияет на продуктивность сельскохозяйственных культур [1]. Стресс, обусловленный высокими концентрациями в почвенном растворе ионов водорода и алюминия, снижает возможности растений реализовать свою генетическую программу. Формируя специфический фенотип, токсичность ионов накладывает ограничения на интенсивность продукционного процесса и, следовательно, на конечный урожай. Чувствительность растений к стрессу в значительной степени определяется способностью корней индуцировать в условиях повреждающего действия ионов алюминия высокие значения pH в прикорневой зоне. Как правило, толерантные формы растений способны индуцировать в зоне корней более высокие значения pH по сравнению с чувствительными [2].

Целью нашей работы явилось изучение адаптивных реакций различных сортов озимой ржи и ячменя на факторы токсичности ионов водорода и алюминия по параметрам

роста растений и активности изменения pH среды корневыми экссудатами.

Методика

Объектом исследования служили районированные и перспективные сорта озимой ржи и ячменя (*Secale cereale* L. и *Hordeum vulgare* L.) с различной степенью устойчивости к почвенной кислотности и алюминию (табл. 1). Семена проращивали при температуре 20°C в трубочках из фильтровальной бумаги в течение трёх суток. Проростки высаживали в пенопластовые пластинки с отверстиями для корней. Пластинки помещали в стеклянные сосуды объёмом 250 мл с питательным раствором Кнопа, разведённым 1:2. В каждом сосуде размещали по 10 проростков. В каждом варианте использовали 4 сосуда. Варианты опыта: 1 – pH 6,0 (контроль); 2 – pH 4,0; 3 – pH 4,0+20 мг/л Al³⁺. Необходимая концентрация ионов алюминия создавалась введением в питательный раствор соли Al₂(SO₄)₃·6H₂O. Кислотность при необходимости корректировали добавлением 0,01 Н

Таблица 1

Дифференциация сортов по степени устойчивости к кислым почвам

| Сорт | | Степень устойчивости |
|-----------------------|---------------------|----------------------|
| Озимая рожь | Ячмень | |
| Вятка 2, Фаленская 4 | Новичок, Дуэт | Высокоустойчивые |
| Кировская 89, Снежана | Винер, 889-93 | Устойчивые |
| Дымка, Крона | Дина, 999-93 | Слабоустойчивые |
| Альфа, Саратовская 5 | Кумир, Одесский 100 | Неустойчивые |

Таблица 2

Изменение pH растворов и показателей роста озимой ржи в водной культуре

| Сорт | pH исходное | Al ³⁺ , мг/л | pH индуцированное | Длина корня, мм | Прирост корня, мм | Масса 10 растений, г |
|---------------|-------------|-------------------------|-------------------|--------------------|----------------------|-------------------------|
| Вятка 2 | 6,0 | 0 | 6,74 | 47,8 | 31,9 | 1,80 |
| | 4,0 | 0 | 6,31 | 46,3 | 29,7 | 1,99 |
| | 4,0 | 20 | 6,46 | 59,3 | 42,9 | 1,06 |
| Альфа | 6,0 | 0 | 6,06 | 39,0 | 30,2 | 1,77 |
| | 4,0 | 0 | 5,69 | 28,6 | 21,0 | 1,31 |
| | 4,0 | 20 | 6,70 | 22,0 | 16,3 | 1,06 |
| Дымка | 6,0 | 0 | 6,21 | 76,6 | 62,2 | 2,26 |
| | 4,0 | 0 | 6,27 | 49,6 | 35,6 | 2,05 |
| | 4,0 | 20 | 5,47 | 44,8 | 34,2 | 1,81 |
| Крона | 6,0 | 0 | 6,26 | 53,4 | 39,0 | 2,49 |
| | 4,0 | 0 | 5,55 | 71,0 | 58,1 | 3,20 |
| | 4,0 | 20 | 5,48 | 72,1 | 59,5 | 2,43 |
| Фаленская 4 | 6,0 | 0 | 6,27 | 47,1 | 33,2 | 2,31 |
| | 4,0 | 0 | 6,42 | 45,9 | 32,6 | 2,21 |
| | 4,0 | 20 | 6,77 | 52,8 | 41,2 | 1,92 |
| Саратовская 5 | 6,0 | 0 | 6,03 | 52,6 | 42,2 | 2,56 |
| | 4,0 | 0 | 5,34 | 49,3 | 39,8 | 2,23 |
| | 4,0 | 20 | 5,55 | 49,8 | 42,6 | 2,38 |
| Кировская 89 | 6,0 | 0 | 6,90 | 90,9 | 73,8 | 3,20 |
| | 4,0 | 0 | 6,92 | 57,8 | 40,3 | 2,31 |
| | 4,0 | 20 | 6,86 | 69,1 | 52,2 | 2,49 |
| Снежана | 6,0 | 0 | 6,84 | 74,8 | 59,0 | 2,95 |
| | 4,0 | 0 | 6,98 | 63,5 | 42,9 | 2,14 |
| | 6,0 | 20 | 6,77 | 77,5 | 61,0 | 2,67 |

растворов H_2SO_4 и $NaOH$. Инкубацию проростков проводили при $23^{\circ}C$ и световом периоде 16 часов. Ежедневно определяли pH раствора потенциометрически со стеклянным измерительным электродом и хлорсеребряным электродом сравнения. Продолжительность инкубации 8 дней. В качестве функций отклика на действие стрессовых факторов оценивали длину и прирост корня за время инкубации, накопление проростками массы (10 растений), индуцированные корнями значения pH питательного раствора.

Статистическую обработку результатов проводили стандартными методами с использованием программ EXCEL и STATGRAPHICS Plus. В таблицах представлены средние значения из четырёх биологических повторностей.

Результаты и обсуждение

Основным визуальным признаком токсического действия ионов водорода и алюминия на растения является угнетение роста их корневой системы. За время инкубации проростков в кислых растворах прирост длины корня в среднем по сортам озимой ржи сократился на 18%, а по сортам ячменя на 40% к контролю. Добавление в кислый питательный раствор алюминия в зависимости от культуры и сорта снижало его ещё на 35-50%. В наибольшей степени под воздействием стресса была угнетена корневая система у сортов озимой ржи Альфа, Дымка, Кировская 89, незначительно – у сортов Вятка 2, Фаленская 4, Крона (табл. 2).

У ячменей максимальный прирост длины корня в условиях стресса отмечен для сорта 999-93, незначительно от него отличался сорт 889-93. Наибольшей абсолютной длиной главного корня характеризовались растения сорта Винер, наименьшей – сорта Одесский 100 (табл. 3).

Показателем общего уровня физиологической активности растений служила сухая масса проростков. При выращивании различных сортов озимой ржи в водной культуре с реакцией раствора, близкой к нейтральной, накопление массы проростками изменялось от $1,77 \pm 0,2$ г у сорта Альфа до $3,2 \pm 0,2$ г у сорта Кировская 89. В кислой среде масса проростков снизилась в среднем по сортам на 10%. Добавление в кислый питательный раствор ионов алюминия снизило в среднем массу проростков ещё на 5% к контролю (табл. 2). Наиболее чувствительной к действию ионов

водорода и алюминия в ряду исследованных генотипов оказалась рожь Альфа. Высокой чувствительностью к стрессу на ранних этапах развития обладали также сорта Кировская 89 и Снежана. Накопление массы проростками сортов Фалёнская 4, Дымка и Саратовская 5, напротив, изменилось при стрессе незначительно, а сорта Вятка 2 и Крона не снизили массу при выращивании на кислых растворах.

Масса проростков ячменя, выращенных при кислой реакции среды без алюминия и при pH 6, достоверно не различалась и составила у сортов Винер, 999-93, Кумир, Дуэт, Дина $3,05-3,28 \pm 0,15$ г. Другие сорта в этих условиях существенно им уступали (табл. 3). Достоверное снижение массы проростков по сравнению с контролем отмечено под воздействием алюминия. Наибольшую массу при этом накапливали растения сортов 999-93 и Винер, другие сорта уступали им и достоверно между собой не различались.

Как проявление средообразующей деятельности растений рассматривали возрастные исходные значения pH среды при выращивании проростков на кислых растворах. Анализ динамики значений pH, индуцируемых корнями озимой ржи в водной культуре, выявил существенные межсортовые различия в способности растений кондиционировать среду. Так, сорта Дымка, Крона, Снежана, Кировская 89 и Фалёнская 4 при выращивании в кислых условиях уже на 3-й день сместили значения pH с 4,0 до 5,5-5,9 единиц pH, в то время как значения pH, индуцированные корнями остальных сортов, находились в пределах 4,4-5,2. На 7-й день экспозиции в кислых условиях сортов Фалёнская 4 и Вятка 2 реакция среды изменилась до pH 6,3-6,4, а при выращивании сортов Кировская 89 и Снежана – до 6,92-6,98. Сорта Дымка, Крона, Альфа и Саратовская 5 в тех же условиях оказали существенно меньшее влияние на кислотность питательных растворов, сместив её менее чем на две единицы pH (табл. 2). Добавление в питательный раствор ионов алюминия существенно не снизило способность сортов Кировская 89, Снежана и Саратовская 5 подщелачивать питательную среду. Значения pH, индуцируемые в присутствии алюминия сортами Альфа, Вятка 2 и Фалёнская 4, превосходили значения, отмеченные в кислых условиях без алюминия. Активность корневой экскреции сортов Крона и Дымка, напротив, под влиянием алюминия существенно снижалась.

Изменение pH растворов и показателей роста ячменя в водной культуре

| Сорт | pH исходное | Al ³⁺ , мг/л | pH индуцированное | Длина корня, мм | Прирост корня, мм | Масса 10 растений, г |
|--------------|-------------|-------------------------|-------------------|-----------------|-------------------|----------------------|
| Дина | 6,0 | 0 | 6,54 | 83 | 14 | 3,07 |
| | 4,0 | 0 | 6,32 | 77 | 7 | 3,06 |
| | 4,0 | 20 | 4,39 | 72 | 0,6 | 2,87 |
| Винер | 6,0 | 0 | 5,90 | 91 | 5 | 2,99 |
| | 4,0 | 0 | 5,55 | 83 | 4 | 3,24 |
| | 4,0 | 20 | 4,35 | 87 | 2 | 3,11 |
| Новичок | 6,0 | 0 | 6,35 | 85 | 15 | 3,57 |
| | 4,0 | 0 | 6,42 | 79 | 13 | 2,55 |
| | 4,0 | 20 | 4,67 | 78 | 3 | 2,78 |
| Кумир | 6,0 | 0 | 6,49 | 78 | 5 | 2,97 |
| | 4,0 | 0 | 6,05 | 73 | 3 | 3,19 |
| | 4,0 | 20 | 5,39 | 73 | 0,5 | 2,63 |
| Дуэт | 6,0 | 0 | 5,90 | 79 | 9 | 2,93 |
| | 4,0 | 0 | 5,71 | 77 | 8,5 | 3,17 |
| | 4,0 | 20 | 5,04 | 73 | 3 | 2,60 |
| 889-93 | 6,0 | 0 | 6,15 | 62 | 4 | 2,69 |
| | 4,0 | 0 | 6,09 | 66 | 3 | 2,79 |
| | 4,0 | 20 | 4,47 | 67 | 5 | 2,85 |
| 999-93 | 6,0 | 0 | 6,93 | 82 | 20 | 3,58 |
| | 4,0 | 0 | 7,14 | 71 | 11 | 3,42 |
| | 4,0 | 20 | 4,56 | 65 | 6,5 | 3,29 |
| Одесский 100 | 6,0 | 0 | 6,25 | 65 | 5 | 2,91 |
| | 4,0 | 0 | 6,54 | 62 | 6 | 2,75 |
| | 4,0 | 20 | 5,06 | 65 | 4 | 2,68 |

Выращивание на кислых питательных растворах проростков ячменя сопровождалось также увеличением исходных значений рН среды. На 8-й день экспозиции сортов Одесский 100, Дина, Новичок рН среды повысился до 6,3-6,5 ед., а сорта 999-93 – до 7,1 (табл. 3). В меньшей степени влияли на этот показатель сорта Винер и Дуэт. Добавление алюминия в питательный раствор снижало способность проростков подщелачивать среду также в зависимости от генотипа растений. Растения сортов Одесский 100, Дина, 889-93 и Новичок оказались более чувствительными к присутствию в среде токсичных ионов, чем растения сортов 999-93 и Дуэт. Различия между сортами в способности кондиционировать среду за счёт корневой экскреции, очевидно, обусловлены комплексом физиологических и биохимических свойств отдельных генотипов. В частности, сорта могут существенно отличаться по соотношению в тканях фитогормонов, участвующих в регуляции ионного транспорта [3, 4] или активности в клетках корней некоторых ферментов, например, кислой и щелочной фосфатазы, цитохромоксидазы, АТФ, роль которых, в свою очередь, связана с энергетическим обменом, поддерживающим функциональное состояние клеточных мембран [2].

Анализ полученных результатов показал, что под воздействием высоких концентраций ионов водорода и алюминия у одних сортов на первых этапах развития в большей степени изменялись функции отклика, связанные с продукционным процессом (длина и прирост корня, масса проростков), у других сортов – средообразующая функция. Так, сорта ячменя 999-93, Дуэт и сорт озимой ржи Вятка 2 отличались в условиях стресса постоянством ростовых характеристик и высокой способностью кондиционировать среду за счёт экскреторной деятельности корней, что говорит об активной стратегии адаптации этих сортов к ионной токсичности. В тех же условиях у ячменей Дина, Новичок, 889-93, Одесский 100 и озимой ржи Саратовская 5, Дымка и Альфа средообразующая активность была значительно ниже. Показатели продукционного процесса у этой группы сортов при стрессе существенно не изменились, за исключением резкого снижения длины и прироста корня у озимой ржи Дымка и Альфа, что свидетельствует об отсутствии механизмов активной адаптации к фактору кислотности у этих генотипов.

У ряда сортов (ячмени Кумир, Винер; озимая рожь Крона) при стрессе наблюдалось

увеличение показателей продукционного процесса по сравнению с показателями растений, выращенных при рН 6,0. Избыточная реакция на первых этапах онтогенеза, согласно теории стрессов, может привести как к состоянию адаптации, так и к истощению организма [5]. Поэтому в числе генотипов, выделенных по показателям массы проростков и длины корня на ранних этапах развития, могут оказаться чувствительные сорта, снижающие урожайность под воздействием кислотности.

Оптимальным с точки зрения адаптационного выигрыша можно считать соотношение между продукционной и средообразующей компонентами отклика у сортов озимой ржи Кировская 89, Фалёнская 4, Снежана и ячменя 889-93. Адаптационный эффект к токсическому действию ионов водорода и алюминия у них достигался постепенным и значительным усилением активности кондиционирования среды при умеренном снижении значений показателей продукционного процесса.

Для объяснения биологического смысла выявляемых различий в генотипической реакции культур и сортов на идентичные условия или изменение условий среды в последнее время часто привлекается концепция адаптивных жизненных стратегий [6-9]. Методология идентификации типов адаптивной стратегии в разработанном и формализованном виде практически отсутствует. Чаще других в агрофитоценологии с этой целью используется R- и S-континуум. У видов с выраженной R-стратегией (эксплеренты) ряд морфофизиологических показателей более чувствителен к изменению условий выращивания, чем у стресс-толерантов, реализующих S-стратегию (пациенты) [10].

Некоторые авторы считают надежным признаком, дифференцирующим тип стратегии, изменение под влиянием определённых факторов среды «корневого индекса» (отношение массы корней к массе надземной части растения) [8]. Так, снижение «корневого индекса» ряда сортов овса в водно-бумажной культуре в ответ на кислотный стресс считается достаточным основанием для причисления их к R-стратегам [9].

Другие авторы связывают различия в типах адаптивных стратегий видов с накоплением эндогенных ИУК и АБК в определённых соотношениях, регулирующих при стрессовом воздействии переход к цветению или сохранение способности к вегетативному росту [11].

Стратегии адаптации организмов к стрессу практически всегда складываются из многих разнохарактерных элементарных реакций. Проведённые нами исследования показали, что физиологическая адаптация различных сортов озимой ржи к токсическому действию ионов водорода и алюминия сопровождается изменением интенсивности продукционного и средообразующего процессов. Исходя из этого в основу дифференциации различных типов стратегии адаптации растений к алюмокислотному стрессу могут быть положены параметры роста растений и активность кондиционирования среды их корневыми экссудатами на первых этапах онтогенеза. Замедление растениями под воздействием стресса темпов роста связано с проявлением ими свойств эксплентности, а способность кондиционировать среду в прикорневой зоне – свойств пациентности. Дифференциация сортов озимой ржи и ячменя по степени стрессоустойчивости обусловлена различным соотношением пациентности и эксплентности частных физиологических систем.

Изменение растением характера продукционного и средообразующего процессов при отклонении факторов среды от оптимальных значений может рассматриваться как система адаптационных реакций, обеспечивающих определённую компенсацию неблагоприятного действия лимитирующих факторов.

Литература

1. Von Uexkull H.R., Mutert E. Global extend, development and economic impact of acid soils. // *Plant soil*. 1995. V.171. № 1. P.1-15.

2. Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений. – М.: Агропромиздат, 1991. – 413 с.

3. Воробьев Л.Н. Регулирование ионного транспорта. М.: ВИНТИ, 1988. 179 с.

4. Рункова Л.В., Талиева М.Н. О роли и взаимосвязи индольных и фенольных соединений в физиологии больного и здорового растения // *Фитогормоны и рост растений*. М.: Наука, 1978. С. 95-117.

5. Unger K. Zur Modellierung der Reaktionsnorm von Kulturpflanzen und deren Bedeutung für die Prüfung der Stress-Reaktionen/ *Umwelt-Stress, Wiss.Beitr. Martin-Luther-Univ., Halle-Wittenberg.* – 1982.V.35.P17 – S.190-199.

6. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester etc. J.Wiley and Sons. 1979. 222 p.

7. Глянько А.К. Аутоэкологические особенности реагирования растений пшеницы на изменяющиеся условия среды // *С.-х. биология*. 1998. №3. С. 56-59.

8. Рамазанова Г.А. Распределение биомассы между надземной частью и корнем у представителей различных типов адаптивных стратегий // *Актуальные проблемы биологии: V молодежная научная конференция*. Сыктывкар. 1998. С. 156.

9. Лисицын Е.М. Вариация стратегии адаптации растений к стрессу на сортовом и внутрисортовом уровнях / *Здоровье-питание-биологические ресурсы: Мат. междунауч.-практ.конф.* В 2 т. Киров: НИИСХ Северо-Востока. 2002. Т. 1. С. 334-339.

10. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985.

11. Усманов И.Ю., Кудоярова Г.Р., Мартынова А.В., Гюли-Заде В.З., Мустафина А.Р. Соотношение индолилуксусной и абсцизовой кислот у растений с разными типами адаптивных стратегий // *Физиология и биохимия культурных растений*. 1990, Т. 22, №1. С. 65-68.