

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ КРАТКОВРЕМЕННОГО СНИЖЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ВОДНЫЙ ОБМЕН ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ОПТИМАЛЬНОГО И ИЗБЫТОЧНОГО СОДЕРЖАНИЯ ЦИНКА

Н. М. Казнина, Ю. В. Батова, Г. Ф. Лайдинен, А. Ф. Титов

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
Петрозаводск, Россия

В условиях контролируемой среды исследовали влияние кратковременного снижения температуры воздуха (до 4 °С в течение 1 сут) на показатели роста и водного обмена у растений озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при оптимальном (2 мкМ) и избыточном (1000 мкМ) содержании цинка в корнеобитаемой среде. Показано, что суточное воздействие температуры 4 °С на растения, произрастающие в условиях оптимального содержания цинка, приводит к уменьшению размеров устьичной щели, снижению устьичной проводимости и замедлению транспирации. Предполагается, что указанные изменения носят защитно-приспособительный характер и направлены на поддержание высокого уровня оводненности тканей листа и накопление надземной биомассы. При избытке металла в корнеобитаемой среде наблюдалось более сильное замедление устьичной проводимости и скорости транспирации, а оводненность тканей листа, несмотря на это, несколько снижалась. Кроме того, в данном варианте опыта у растений отмечено частичное закрытие устьиц и сокращение их количества. Указанные изменения в устьичном аппарате, а также торможение процесса накопления биомассы корней, свидетельствующее о задержке их роста, по-видимому, явились основными причинами нарушения водного обмена у растений пшеницы, испытывающих воздействие низкой температуры в условиях избыточного содержания цинка в корнеобитаемой среде.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L.; цинк; низкая положительная температура; сырая и сухая биомасса; оводненность; устьичная проводимость; транспирация.

N. M. Kaznina, Yu. V. Batova, G. F. Laidinen, A. F. Titov. THE EFFECT OF SHORT-TERM CHILLING ON THE WATER METABOLISM IN WHEAT AS RELATED TO OPTIMAL AND EXCESSIVE ZINC CONTENT

The effect of short-term chilling (to 4 °C for 1 day) on the growth and water metabolism in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) when combined with optimal (2 μM) and excessive (1000 μM) zinc content in the root area was studied in a controlled environment. In the plants growing in a medium with optimal zinc content a 1 day exposure to the 4 °C temperature caused a reduction of the stomatal pore size, a decline in stomatal conductance and transpiration rate. These modifications supposedly act as defensive adaptations meant to maintain a high water content in the leaves and support the increment of the above-ground biomass. Where the metal concentration in the root area was excessive, there was a heavier decline in stomatal conductance and transpiration rate, and yet the water content in the leaves somewhat decreased. Furthermore, plants in this treatment

demonstrated a partial closure of stomata and a considerable decrease in their number. The above changes in the stomatal system together with a slower increment of the root biomass pointing to inhibition of their growth must have been the main reasons for a disruption of the water metabolism in the wheat plants exposed to a low temperature coupled with excessive zinc content in the root area.

Key words: *Triticum aestivum* L.; zinc; low temperature; fresh and dry biomass; water content; stomatal conductance; transpiration.

Введение

Водный обмен играет чрезвычайно важную роль в жизнедеятельности растений. Даже небольшие его нарушения отрицательно сказываются на всех физиологических процессах, приводя к замедлению роста и снижению продуктивности. У культурных видов, в том числе у злаков, именно от способности поддерживать стабильность водного обмена при постоянных флуктуациях факторов внешней среды во многом зависит процесс формирования урожая.

Известно, что на территории России примерно треть посевных площадей, занятых зерновыми культурами, находятся в районах, для которых характерны кратковременные понижения температуры в течение значительной части вегетационного периода. Поскольку низкая температура является одним из факторов, оказывающих наиболее сильное влияние на водный обмен растений [Жолкевич и др., 1989; Зялалов, 2004], вероятность снижения урожая зерновых вследствие его нарушений довольно велика. Однако пока этой проблеме уделяется недостаточно внимания. Добавим, что изучение влияния низких температур на показатели водного режима обычно проводится в оптимальных или близких к ним эдафических условиях, в том числе при сбалансированном микроэлементном составе. Между тем в природных условиях содержание отдельных микроэлементов, в частности относящихся к группе тяжелых металлов, может быть гораздо выше необходимого для растений уровня, например, вследствие техногенного загрязнения окружающей среды. Доказано, что увеличение содержания в почвах агроценозов таких микроэлементов, как железо, медь, никель и цинк, оказывает отрицательное воздействие на состояние растений [Hossian et al., 2012], и в этом случае даже кратковременное понижение температуры может оказаться для них сильным дополнительным стресс-фактором, существенно снижающим продуктивность.

Исходя из вышеизложенного, целью данной работы явилось изучение влияния кратковременного снижения температуры воздуха (до

4 °С в течение 1 сут) на некоторые показатели водного обмена у растений пшеницы при оптимальном и высоком содержании цинка в корнеобитаемой среде.

Материалы и методы

Объектом исследования служили растения озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с. Московская 39, которые выращивали в камере искусственного климата в рулонах фильтровальной бумаги при температуре 22 °С, относительной влажности воздуха 60–70 %, ФАР 100 мкмоль/(м²·с), 14-часовом фотопериоде, на питательном растворе Хогланда – Арнона с добавлением микроэлементов, в том числе цинка в оптимальной (2 мкМ) (контроль) или в избыточной (1000 мкМ) концентрации. Спустя 7 сут часть растений переносили на 1 сут в камеру с температурой 4 °С, остальные оставляли в прежних условиях. О влиянии данной температуры на некоторые показатели роста и водный обмен растений в условиях оптимального и высокого содержания цинка в корнеобитаемой среде судили по накоплению сырой и сухой биомассы корня и побега, оводненности тканей, состоянию устьичного аппарата и интенсивности транспирации.

Сухую биомассу измеряли после высушивания при 105 °С до постоянного сухого веса. Оводненность тканей вычисляли как отношение сухой и сырой биомассы, выраженное в процентах. Количество устьиц и размеры устьичной щели определяли на нижнем эпидермисе листа методом отпечатков с использованием светового микроскопа Микмед 2 (ЛОМО, Россия) и окуляр-микрометра [Жолкевич, Пильщикова, 1989]. Устьичную проводимость и интенсивность транспирации анализировали на установке для исследования CO₂-газообмена и водяных паров HCM-1000 (Walz, Германия).

Биологическая повторность в пределах каждого варианта опыта составляла для разных показателей от 3 до 10 растений, аналитическая повторность 3–4-кратная. Весь опыт повторяли дважды. Достоверность различий оценивали с помощью критерия Стьюдента при $p < 0,05$.

Влияние температуры 4 °С на некоторые показатели водного обмена растений пшеницы с. Московская 39 при оптимальной (2 мкМ) и высокой (1000 мкМ) концентрации цинка в корнеобитаемой среде

Effect of a low (4 °C) temperature on some parameters of the water metabolism in the wheat plants cv. Moskovskaya 39 when combined with optimal (2 μM) and high (1000 μM) zinc concentrations in the root area

| Показатель Index | 22 °C, 2 μM Zn ²⁺ | 4 °C, 2 μM Zn ²⁺ | 4 °C, 1000 μM Zn ²⁺ |
|---|---------------------------------|--------------------------------|-----------------------------------|
| Сырая биомасса побега, мг Fresh shoot biomass, mg | 145,11 ± 4,60 | 134,21 ± 5,70* | 108,62 ± 6,81* |
| Сухая биомасса побега, мг Dry shoot biomass, mg | 14,52 ± 0,51 | 12,52 ± 0,71 | 12,31 ± 0,70 |
| Оводненность тканей листа, % Leaf water content, % | 90,00 ± 0,11 | 90,00 ± 0,20 | 88,71 ± 0,12* |
| Сырая биомасса корня, мг Fresh root biomass, mg | 45,10 ± 2,91 | 47,31 ± 2,20 | 34,12 ± 0,80* |
| Сухая биомасса корня, мг Dry root biomass, mg | 4,60 ± 0,21 | 4,91 ± 0,31 | 3,62 ± 0,10* |
| Оводненность тканей корня, % Root water content, % | 89,71 ± 0,61 | 89,10 ± 0,30 | 88,61 ± 0,41 |
| Кол-во устьиц, шт./мм ² Stomata number, p/mm ² | 114,72 ± 1,61 | 110,41 ± 4,90 | 86,32 ± 1,32* |
| Площадь устьичной щели, мкм ³ Stomatal pore area, μm ³ | 576,51 ± 26,60 | 540,91 ± 26,60* | 488,10 ± 16,91* |
| Устьичная проводимость, ммоль/(м ² ·с) Stomatal conductance, mmol (m ² ·s) ⁻¹ | 156,61 ± 1,90 | 63,02 ± 7,51* | 48,52 ± 2,90* |
| Скорость транспирации, ммоль/(м ² ·с) Transpiration rate, mmol (m ² ·s) ⁻¹ | 1,85 ± 0,03 | 0,46 ± 0,06* | 0,28 ± 0,02* |

Примечание. *Различия по отношению к контролю достоверны при p < 0,05.

Note. *Differences from the control are significant at p < 0.05.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты и обсуждение

Проведенные исследования показали, что суточное воздействие температуры 4 °С на растения пшеницы в условиях оптимального содержания цинка в корнеобитаемой среде приводит к некоторому уменьшению сырой и сухой биомассы побега, при этом оводненность тканей листа не изменяется (табл.). Биомасса корня и содержание воды в тканях корня также сохранялись на уровне контрольных растений (табл.). В отличие от этого в условиях избытка цинка наблюдалось более сильное снижение биомассы побега, которое сопровождалось уменьшением содержания воды в листьях. Замедлялось и накопление сырой и сухой биомассы корней, свидетельствуя о задержке их роста в данных условиях. При этом оводненность тканей корня не изменялась.

Доказано, что в условиях гипотермии поддержание высокого уровня оводненности тканей обеспечивается благодаря закрыванию устьиц, что приводит к уменьшению устьичной

проводимости и замедлению транспирации, и/или за счет увеличения гидравлической проводимости корней, в результате чего усиливается поступление воды в побеги [Фархутдинов, 2005; Aghaee et al., 2011; Lukatkin et al., 2012]. В наших исследованиях в обоих вариантах опыта уменьшались размеры устьичной щели, при этом снижались устьичная проводимость и скорость транспирации (табл.). Однако при высокой концентрации цинка в корнеобитаемой среде воздействие низкой температуры на растения было выражено более явно. Кроме того, в этом варианте опыта зафиксировано и меньшее количество устьиц на единицу площади листа.

Как известно, в ответ на воздействие холода в растении происходит быстрое повышение уровня эндогенной АБК в замыкающих клетках, приводящее к закрыванию устьиц. Уменьшение же вследствие этого устьичной проводимости и замедление скорости транспирации являются важными защитно-приспособительными реакциями, позволяющими растениям избежать значительного обезвоживания в этих условиях [Bloom et al., 2004; Mahajan, Tuteja, 2005]. Такая адаптивная реакция очевидно наблюдалась и в наших опытах при действии на проростки пшеницы температуры 4 °С в условиях оптимального содержания цинка.

В присутствии же металла в высокой концентрации замедление скорости транспирации сопровождалось некоторым снижением оводненности тканей листа и уменьшением его сырой биомассы. На наш взгляд, подобный эффект был во многом связан с отрицательным воздействием цинка на устьичный аппарат, в частности, на размеры устьичной щели и количество устьиц, о чем ранее указывалось и в работах других авторов. Например, обнаружено, что при высоких концентрациях цинка закрывание устьиц может быть вызвано не только увеличением уровня АБК, но и нарушением регуляции K⁺-каналов в результате утечки ионов калия из клеток [Demidchik et al., 2014], уменьшение же числа устьиц является следствием разрушения замыкающих клеток [Subba et al., 2014].

Нельзя также не учитывать и отрицательное влияние избытка цинка на корневую систему. В частности, под его влиянием у растений уменьшаются размеры корня и биомасса корневой системы, что было обнаружено и в нашем опыте, изменяется эластичность клеточных стенок проводящих сосудов, снижается гидравлическая проводимость корней, уменьшается число и размеры сосудов ксилемы, что приводит к нарушениям поглощения воды растением и ее транспорта в надземные органы [Bonnet et al., 2000; Vaillant et al., 2005; Sagardoy et al., 2010].

Заключение

Проведенные исследования показали, что при воздействии температуры 4 °С в течение 1 сут в условиях оптимального содержания цинка (2 мкМ) в корнеобитаемой среде у растений пшеницы происходит быстрое закрывание устьиц, что приводит к снижению устьичной проводимости и резкому замедлению скорости транспирации, обеспечивая тем самым поддержание высокого уровня оводненности тканей листа и накопление надземной биомассы. При избыточном содержании цинка (1000 мкМ) в корнеобитаемой среде понижение температуры приводит к нарушению водного обмена растений, что, в частности, проявляется в некотором снижении оводненности тканей листа и уменьшении сырой биомассы побега, несмотря на уменьшение устьичной проводимости и скорости транспирации. Очевидно, в этом случае негативный эффект низкой температуры накладывался на отрицательное воздействие высокой концентрации цинка на устьичный аппарат и рост корней, тем самым усиливая его.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ИБ КарНЦ РАН (тема № 0221-2017-0051).

Литература

Жолкевич В. Н., Пильщикова Н. В. Методы изучения транспирации и состояния устьиц // Водный обмен растений / Ред. И. А. Тарчевский, В. Н. Жолкевич. М.: Наука, 1989. С. 152–167.

Жолкевич В. Н., Гусев Н. А., Капля А. В., Пахомова Г. И., Пильщикова Н. В., Самуилов Ф. Д., Славный П. С., Шматько И. Г. Водный обмен растений / Ред. И. А. Тарчевский, В. Н. Жолкевич. М.: Наука, 1989. 256 с.

Зялалов А. А. Водный ток в высших растениях: физиология, эволюционное становление, системный анализ // Физиология растений. 2004. Т. 51, № 4. С. 607–616.

Фархутдинов Р. Г. Температурный фактор в гормональной регуляции водного обмена растений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Уфа, 2005. 46 с.

Aghaee A., Moradi F., Zare-Maivan H., Zarinkamar F., Pour Irandoost H., Sharifi P. Physiological responses of two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to chilling stress at seedling stage // Afr. J. Biotechnol. 2011. Vol. 10. P. 7617–7621.

Bloom A. J., Zwieniecki M. A., Passioura J. B., Randall L. B., Holbrook N. M., St. Crair D. A. Water relations under root chilling in a sensitive and tolerant tomato species // Plant Cell Environ. 2004. Vol. 27, no. 8. P. 971–979.

Bonnet M., Camares O., Veisseire P. Effects of zinc and influence of *Acremonium lolii* on growth parameters, chlorophyll a fluorescence and antioxidant enzyme activities of ryegrass (*Lolium perenne* L. cv Apollo) // J. Exp. Bot. 2000. Vol. 51, no. 346. P. 945–953.

Demidchik V., Straltsova D., Medvedev S. S., Pozhvanov G. A., Sokolik A., Yurin V. Stress-induced electrolyte leakage: the role of K⁺-permeable channels and involvement in programmed cell death and metabolic adjustment // J. Exp. Bot. 2014. Vol. 65, no. 5. P. 1259–1270.

Hossian M. A., Piyatida P., da Silva J. A. T., Fujita M. Molecular mechanism of heavy metal toxicity and tolerance in plants: Central role of glutathione in detoxification of reactive oxygen species and methylglyoxal and in heavy metal chelation // J. Bot. 2012. Article ID 872875, 37 p. doi: 10.1155/2012/872875

Lukatkin A. S., Brazaityte A., Bobinas Č., Duchovskis P. Chilling injury in chilling-sensitive plants: a review // Žemdirbyste=Agriculture. 2012. Vol. 99, no. 2. P. 111–124.

Mahajan S., Tuteja N. Cold, salinity and drought stresses: an overview // Archives of Biochemistry and Biophysics. 2005. Vol. 444. P. 139–158.

Sagardoy R., Vázquez S., Florez-Sarasa I. D., Albacete A., Ribas Carbó M., Flexas J., Abadía J., Morales F. Stomatal and mesophyll conductances to CO₂ are the main limitations to photosynthesis in sugar beet (*Beta vulgaris*) plants grown with excess zinc // New Phytol. 2010. Vol. 187. P. 145–158.

Subba P., Mukhopadhyay M., Mahato S. K., Bhutia K. D., Mondal T. K., Ghosh S. K. Zinc stress induces physiological, ultra-structural and biochemical changes in mandarin orange (*Citrus reticulata* Blanco) seedlings // *Physiol. Mol. Biol. Plants*. 2014. Vol. 20, no. 4. P. 461–473.

Vaillant N., Monnet F., Hitmi A., Sallanon H., Cou-dret A. Comparative study of responses in four *Datura* species to a zinc stress // *Chemosphere*. 2005. Vol. 59. P. 1005–1013.

Поступила в редакцию 22.09.2017

References

Farkhutdinov R. G. Temperaturnyi faktor v gormonal'noi regulatsii vodnogo obmena rastenii [The temperature factor in hormonal regulation of water exchange in plants]: Summary of PhD (Dr. of Biol.) thesis. Ufa, 2005. 46 p.

Zholkevich V. N., Pil'shchikova N. V. Metody izucheniya transpiratsii i sostoyaniya ust'its [Methods of studying transpiration and stomata]. *Vodnyi obmen rastenii* [Water Exch. Plants]. Moscow: Nauka, 1989. P. 152–167.

Zholkevich V. N., Gusev N. A., Kaplya A. V., Pakhomova G. I., Pil'shchikova N. V., Samuilov F. D., Slavnyi P. S., Shmat'ko I. G. *Vodnyi obmen rastenii* [Water exchange in plants]. Moscow: Nauka, 1989. 256 p.

Zyalalov A. A. *Vodnyi tok v vysshikh rasteniyakh: fiziologiya, evolyutsionnoe stanovlenie, sistemnyi analiz* [Water flow in higher plants: physiology, evolution, and system analysis]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2004. Vol. 51, no. 4. C. 607–616.

Aghaee A., Moradi F., Zare-Maivan H., Zarinkamar F., Pour Irandoost H. P., Sharifi P. Physiological responds of two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to chilling stress at seedling stage. *Afr. J. Biotechnol.* 2011. Vol. 10. P. 7617–7621.

Bloom A. J., Zwieniecki M. A., Passioura J. B., Randall L. B., Holbrook N. M., Clair D. A. Water relations under root chilling in a sensitive and tolerant tomato species. *Plant Cell Environ.* 2004. Vol. 27, no. 8. P. 971–979.

Bonnet M., Camares O., Veisseire P. Effects of zinc and influence of *Acremonium lolii* on growth parameters, chlorophyll a fluorescence and antioxidant enzyme activities of ryegrass (*Lolium perenne* L. cv Apollo). *J. Exp. Bot.* 2000. Vol. 51, no. 346. P. 945–953.

Demidchik V., Straltsova D., Medvedev S. S., Pozhvanov G. A., Sokolik A., Yurin V. Stress-induced electrolyte leakage: the role of K⁺-permeable channels

and involvement in programmed cell death and metabolic adjustment. *J. Exp. Bot.* 2014. Vol. 65, no. 5. P. 1259–1270.

Hossian M. A., Piyatida P., da Silva J. A. T., Fujita M. Molecular mechanism of heavy metal toxicity and tolerance in plants: Central role of glutathione in detoxification of reactive oxygen species and methylglyoxal and in heavy metal chelation. *J. Bot.* 2012. Article ID 872875, 37 p. doi: 10.1155/2012/872875

Lukatkin A. S., Brazaityte A., Bobinas Č., Duchovskis P. Chilling injury in chilling-sensitive plants: a review. *Žemdirbyste = Agriculture*. 2012. Vol. 99, no. 2. P. 111–124.

Mahajan S., Tuteja N. Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 2005. Vol. 444. P. 139–158.

Sagardoy R., Vázquez S., Florez-Sarasa I. D., Albacete A., Ribas-Carbó M., Flexas J., Abadía J., Morales F. Stomatal and mesophyll conductances to CO₂ are the main limitations to photosynthesis in sugar beet (*Beta vulgaris*) plants grown with excess zinc. *New Phytol.* 2010. Vol. 187. P. 145–158.

Subba P., Mukhopadhyay M., Mahato S. K., Bhutia K. D., Mondal T. K., Ghosh S. K. Zinc stress induces physiological, ultra-structural and biochemical changes in mandarin orange (*Citrus reticulata* Blanco) seedlings. *Physiol. Mol. Biol. Plants*. 2014. Vol. 20, no. 4. P. 461–473.

Vaillant N., Monnet F., Hitmi A., Sallanon H., Cou-dret A. Comparative study of responses in four *Datura* species to a zinc stress. *Chemosphere*. 2005. Vol. 59. P. 1005–1013.

Received September 22, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Казнина Наталья Мстиславовна
ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: kaznina@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

CONTRIBUTORS:

Kaznina, Natalia
Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: kaznina@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Батова Юлия Валерьевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: batova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Лайдинен Галина Федоровна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: laidinen@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Титов Александр Федорович

руководитель лаб. экологической
физиологии растений, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: titov@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769710

Batova, Yulia

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: batova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Laidinen, Galina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: laidinen@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Titov, Alexander

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910
Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: titov@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769710