

6. Георгиева Р. Род. *Lycopersicon*. Биосистематическое и генетическое исследование. 264, София. 1976.
7. Навасардян Е. М., Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении. 34, 12. 1239—1246, 1981.
8. Рикли Б. В. Генетика. 9. 5. 163—161. 1973.
9. Суриков Н. М., Габориленко Т. А., Дунаева С. Е., Киссель Н. И., Мазур В. А. Сельскохозяйственная биология. 4. 3—9. 1986.
10. Chmielewski T. Genetica Polonica, 7, 1. 31—34. 1966.
11. Falk D. E., Kosha K. J. Can. J. Gene. and Cytol., 22, 1. 81—88. 1981.
12. Martin F. W. Genetica. 56. 3. 391—98. 1967.
13. Sawant A. C. Genetics, 43, 4. 502—511. 1975.
14. Thomas J. B., Kaltsikes P. Y., Anderson P. G. Euphytica, 39, 1. 121—127. 1981.

Поступило 4 I 1988 г.

Биолог. ж. Армении. т. 41, № 6, 1988 г.

УДК 635.656:612.014.463:581.132:539.06

ВЛИЯНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ СОЛЕЙ НА ЗАМЕДЛЕННУЮ ФЛЮОРЕСЦЕНЦИЮ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ

А. Б. АВАКЯН

Институт земледелия Госагропрома АрмССР, г. Эчмиадзин

Показано, что интенсивность замедленной флюоресценции хлорофилла листьев при выращивании проростков гороха в средах с различным содержанием минеральных солей (CaCl_2 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, KCl , KNO_3 , KH_2PO_4 , NaCl) в основном зависит от влияния их компонентов на метаболизм растений.

Նախ ց է արված, որ տերեւների աճի ընթացքում լուսաթափանցիկ քլորոֆիլի առկայությունը հանրապես ազդեր (CaCl_2 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, KCl , KNO_3 , KH_2PO_4 , NaCl) արդեն պարունակությունը որոշակի լուծույթներում սխիստ ծրիւրն աճելու հիմնականում կախված է դրանց կազմաբանությունների ազդեցությունից բույսերի մետաբոլիզմի վրա:

It has been shown that the intensity of delayed fluorescence of the leaves chlorophyll during the peas germination in water solutions with various concentrations of mineral salts (CaCl_2 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, KCl , KNO_3 , KH_2PO_4 , NaCl) largely depended on the influence of their components on the plants metabolism.

Растения гороха—замедленная флюоресценция хлорофилла листьев—минеральное питание.

ЗФХ листьев растений обусловлена обратимостью процессов в реакционном центре фотосистемы 2 хлоропластов [9, 16]. Возможность применения параметров этого свечения для оценки солеустойчивости растений впервые была предложена Тарусовым с соотр. [4, 11]. После помещения листьев в солевые растворы они отмечали изменение ЗФХ, которое зависело от состава солей и устойчивости растений. Изме-

Сокращения: ЗФХ—замедленная флюоресценция хлорофилла. I—максимальная интенсивность ЗФХ.

ние уровня свечения связывалось с влиянием минеральных солей на время жизни метастабильных соединений [11]. Рассмотрена также зависимость различных параметров ЗФХ листьев от воздействия NaCl [13]. Ранее нами было показано, что в экстремальных условиях при выращивании растений в полевых условиях уменьшение интенсивности свечения листьев коррелирует с нарушением уровня азотного метаболизма [1]. Однако полученные данные не позволяли полностью оценить вклад отдельных ионов в изменение ЗФХ листьев, что, очевидно, связано с вариабельностью неконтролируемых внешних факторов и их числом при выращивании растений в полевых условиях. Поэтому в настоящей работе изучен вклад отдельных ионов и их комплексного воздействия на изменение уровня свечения листьев растений, выращиваемых в факторостатных условиях.

Материал и методика. Объектом исследования служили листья проростков гороха сорта Победитель, выращиваемые при температуре 25°, освещении 5 тыс. люкс и фотопериоде 16 ч в водных растворах с различным содержанием минеральных солей. Контрольные растения выращивали на дистиллированной воде. Перед помещением семян в водные растворы их смачивали в течение 24 ч. и затем проращивали под марлей в дистиллированной воде до достижения корешков 2—3 см.

Регистрацию ЗФХ проводили с одной и той же площади листьев на однодисковом фосфороскопе (время между возбуждением и измерением свечения составляло 7 мсек). Свечение листьев возбуждали светом лампы КГМ—200 через водный тепловой и красный светофильтр КС-14. Листья перед измерением ЗФХ инкубировали в темноте между листами бумаги в течение 1,5 ч. Повторность измерений 6-кратная.

Результаты обрабатывали стандартными методами дисперсионного и корреляционного анализа.

Результаты и обсуждение. Исследуемым параметром служила максимальная интенсивность свечения (I), которая увеличивается при возрастании величины электрохимического градиента хлоропластов [16] и повышении концентрации активных фотосистем 2 [1, 9].

На начальном этапе выращивания проростков с увеличением содержания в среде $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ наблюдали достоверное возрастание уровня I листьев опытных растений по сравнению с контрольными (табл. 1, 2). Однако в последующем с увеличением сроков выращи-

Таблица 1. Зависимость ЗФХ листьев от концентрации минеральных солей в водной среде выращивания проростков гороха в различные сроки развития

Концентрация, мМ	I, отн. ед.					
	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$			CaCl_2		
	6 дн.	13 дн.	20 дн.	6 дн.	13 дн.	20 дн.
0	103.03	102.56	84.01	100.00	103.70	96.91
2	101.02	106.60	88.05	103.70	121.60	98.77
4	104.26	110.02	105.32	103.77	125.52	94.44
8	118.33	110.44	91.47	—	—	—
20	—	—	—	105.77	100.00	84.57
HCO_3^-	11.10	14.07	30.39	14.72	20.53	20.88

вания и при высоких концентрациях соли в растворе имели место существенное уменьшение силы этой корреляционной связи (табл. 1, 2). В отличие от $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ достоверное увеличение I листьев опытных расте-

ний в средах с CaCl_2 , по сравнению с контролем, отмечалось только при низких концентрациях соли в растворе на 13 день выращивания (табл. 1). В этих условиях уровень свечения листьев в основном определялся повышением содержания (от 0 до 4 мМ) CaCl_2 в среде. Однако в случае с растворами обеих солей на 20 день выращивания достоверного увеличения I листьев опытных проростков относительно контроля не наблюдалось (табл. 1). У листьев растений, выращиваемых в растворах CaCl_2 , отмечалось даже наличие отрицательной корреляционной связи между значениями I листьев и увеличением концентрации соли в растворе (табл. 2).

Таблица 2. Зависимость между изменением I ЗФХ листьев и увеличением концентрации минеральных солей в среде выращивания проростков гороха в различные сроки

Концентрация солей, мМ	Количество повторностей, шт.	Коэффициенты корреляции, отн. ед.					
		$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$			CaCl_2		
		6 дн.	13 дн.	20 дн.	6 дн.	13 дн.	20 дн.
0-4	3	0.999	0.999	0.941	0.779	0.938	-0.569
0-8	4	0.959	0.794	0.492	—	—	—
0-20	4	—	—	—	0.617	-0.530	-0.973

Коэффициенты корреляции определяли по данным табл. 1. Критическая величина коэффициента корреляции на 5%-ном уровне значимости для трех повторностей равен 0.997, а для четырех—0.950.

Зависимость уровня I листьев от сроков выращивания растений и концентрации солей в растворе подтверждает ранее высказанное предположение, что в экстремальных условиях уровень свечения листьев на единице площади зависит от процессов метаболизма растений [1]. Действительно, при более длительном выращивании регистрировали дальнейшее понижение уровня ЗФХ проростков и их гибель. Поэтому можно заключить, что на 20 день выращивания более высокая интенсивность ЗФХ листьев растений, инкубируемых на средах с $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, по сравнению с ее величиной у листьев растений, выращиваемых на растворе с CaCl_2 (табл. 1, 2), в основном обусловлена наличием анионов NO_3^- , играющих, как известно, важную роль в азотном метаболизме растений [3]. Разница же в величинах I листьев у опытных и контрольных растений в различные периоды выращивания (табл. 1, 2), вероятно, связана также с использованием проростками на начальных этапах запасов питательных элементов семян. Последнее, очевидно, уменьшает неблагоприятное влияние эффекта засоления, обусловленного неполноценностью питательных сред и повышенными концентрациями в ней отдельных солей. Поэтому изучение в начальный период развития проростков влияния минеральных солей, очевидно, в большей степени будет характеризовать как их непосредственное влияние на механизмы, обуславливающие ЗФХ листьев, так и их участие в активации метаболизма растений. В этот период при выращивании проростков в растворах одновалентных минеральных солей

достоверное увеличение I листьев опытных растений, по сравнению с контрольными, наблюдалось только при наличии KCl в растворе (табл. 3). Однако при повышении в средах концентрации как KCl, так и NaCl

Таблица 3. Зависимость I ЗФХ листьев от концентрации минеральных солей на 6-й день выращивания растений гороха

Концентрация солей, мМ	I, отн. ед.				
	NaCl	KCl	KNO ₃	KH ₂ PO ₄	Ca (NO ₃) ₂
0	100,60	100,00	100,07	100,00	100,00
2	93,55	119,82	105,76	97,24	101,92
4	101,61	114,06	94,93	89,40	104,26
20	101,84	114,29	90,78	70,28	113,23
НКР ₆₀	24,17	3,96	24,67	27,67	14,31

имело место лишь слабое коррелятивное увеличение I листьев проростков (табл. 4). При возрастании же содержания KNO₃ в растворе отмечалась уже тенденция к уменьшению I листьев, а в случае с KH₂PO₄ выявлено достоверное коррелятивное снижение уровня ЗФХ листьев, по сравнению с контролем (табл. 4).

Проведенные эксперименты показали также, что в присутствии аниона Cl⁻ в растворе на начальном этапе выращивания катионы K⁺ в большей степени, по сравнению с контролем, индуцировали увеличение уровня свечения, чем катионы Ca⁺⁺ и Na⁺ (табл. 1—4). В этот период, однако, в присутствии анионов NO₃⁻ при наличии катионов Ca⁺⁺ уровень ЗФХ листьев увеличивался более существенно, чем в случае с катионами K⁺ (табл. 4). В то же время в присутствии катионов K⁺ анионы H₂PO₄⁻ более значительно подавляли свечение, чем анионы Cl⁻ и NO₃⁻ (табл. 4).

Таблица 4. Зависимость между I ЗФХ листьев и увеличение концентрации минеральных солей на 6-й день выращивания

Наименование солей	Количество повторностей, шт.	Коэффициенты корреляции, отн. ед.
NaCl	4	0,467
KCl	4	0,295
KNO ₃	4	-0,775
KH ₂ PO ₄	4	-0,985
Ca (NO ₃) ₂	4	0,992

Коэффициенты корреляции определяли по данным табл. 3.

Известно, что в целом при увеличении содержания минеральных элементов в субстрате повышается их концентрация в растениях [5, 17]. В то же время повышенные концентрации минеральных солей неблагоприятно влияют на развитие растений, что в основном связывается с нарушением азотного метаболизма [10, 14]. Необходимо отметить, что в наших экспериментах повышенное содержание этих солей в растворах не приводило к существенному увеличению ассимилирующей поверхности проростков. Ранее было показано, что в течение ве-

гетации растений в экстремальных условиях уменьшение I листьев коррелирует с нарушением азотного метаболизма и, вероятно, связано со снижением концентрации активных фотосистем 2 в расчете на единицу площади листа [1]. Следовательно, уменьшение I листьев, наблюдаемое в нашем эксперименте при увеличении сроков выращивания в повышенных концентрациях минеральных солей, связано, по-видимому, с неблагоприятным воздействием засоления (в условиях неполноценной питательной среды).

Катионы Ca^{++} , как известно, уменьшают неблагоприятное влияние засоления [2]. Однако на начальном этапе развития проростков катионы K^+ уже в низких концентрациях в большей степени индуцировали увеличение ЗФХ листьев, чем катионы Ca^{++} и Na^+ в присутствии в растворах анионов Cl^- . В то же время известно также, что растения обладают механизмами, снижающими неблагоприятное влияние повышенных концентраций Cl^- [6]. Поэтому можно предположить, что влияние катионов K^+ было обусловлено повышением уровня азотного метаболизма. Последнее, очевидно, объясняется положительным влиянием данного катиона на интенсивность реакций фотосинтетического усвоения CO_2 [12, 13, 17], которое, как известно, в свою очередь оптимизирует азотный метаболизм растений [3]. Об этом, в частности, свидетельствует тот факт, что повышение концентрации KCl в среде не приводило к достоверному увеличению уровня ЗФХ листьев (как и в случае с NaCl) (табл. 4), что, по-видимому, позволяет исключить в данном эффекте влияние катионов K^+ только на электрические свойства мембран хлоропластов. Поэтому наблюдаемое в полевых условиях увеличение I листьев растений при повышении дозы калийного удобрения [1], содержащего в основном ионы K^+ и Cl^- , вероятно, обусловлено влиянием катионов K^+ на активность реакций фотосинтетического усвоения CO_2 . Из нашей серии экспериментов с анионом Cl^- в растворе следует также, что катионы Ca^{++} оказывают менее значительное влияние на фотосинтетический показатель, чем катионы K^+ . Однако в присутствии анионов NO_3^- в растворах при возрастании концентрации солей до 4—8 мМ катионы Ca^{++} в большей степени индуцировали увеличение I листьев, чем катионы K^+ (табл. 3, 4). Это, по-видимому, объясняется тем, что в среде с Ca^{++} нитратредуктазная активность растений выше, чем в среде с катионами K^+ , хотя и концентрация анионов NO_3^- в растениях в последнем случае выше [15]. Поэтому очевидно, что суммарным благоприятным влиянием катионов Ca^{++} и аниона NO_3^- на уровень азотного метаболизма растений обусловлены и различия в воздействии $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ и CaCl_2 на величину ЗФХ листьев при длительном выращивании проростков (табл. 1, 2, 4).

В присутствии катионов K^+ в растворе наиболее значительное уменьшение уровня I листьев наблюдалось в случае с анионами H_2PO_4^- (табл. 3, 4). Это, по-видимому, обусловлено известным неблагоприятным влиянием повышенных доз фосфорных соединений, которые умень-

шают концентрацию свободной воды в листьях, приводят к раннему отмиранию растений и снижению их продуктивности [7, 8]. Последнее свидетельствует также о том, что благоприятное влияние K^+ зависит от воздействия на реакции метаболизма растений и других элементов питательного субстрата, и подтверждает выводы о значении концентраций этого элемента в оптимизации фотосинтеза [1].

Таким образом, уровень ЗФХ листьев при выращивании растений в средах с различным содержанием минеральных солей в большей степени зависит от влияния ионов на метаболизм растений, чем на время жизни метастабильных продуктов фотосинтеза. При этом влияние катионов K^+ на Л листьев в основном зависит от эффективности воздействия на активность фотосинтеза и совместного влияния других ионов на метаболизм растений; воздействие повышенных доз фосфорных соединений—от степени ингибирования ими азотного метаболизма и, наконец, анионов NO_3^- —от комплексного участия в эффекте катионов металлов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Авакян А. Б. Биол. ж. Армении, 41, 5, 357, 1988.
2. Азизов Р. А., Соколова Т. Б. В сб.: Вопросы солеустойчивости растений, 181. Ташкент, 1973.
3. Андреева Г. Ф. В сб.: Физиология фотосинтеза, 89, М., 1982.
4. Джинумов Д. А., Веселовский В. А., Тарусов Б. Н. В сб.: Вопросы солеустойчивости растений, 80, Ташкент, 1973.
5. Журбицкий З. И. Физиологические и агрономические основы применения удобрений. М., 1963.
6. Петербургский А. В., Асраров Х. К., Плешиков Б. П. и др. Агрохимия. М., 1961.
7. Прешкин В. А. Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 4, 1, 1973.
8. Лапина Л. П., Соголова Т. В., Строганов Б. П. Физиол. раст., 27, 2, 278, 1980.
9. Рубин А. Б., Кренделева Т. Е., Венедиктов П. С., Маторин Д. Н. С.-х. биология, 6, 81, 1984.
10. Строганов Б. Н. В сб.: Вопросы солеустойчивости растений, 3, Ташкент, 1973.
11. Тарусов Б. Н., Джинумов Д. А., Веселовский В. А. и др. Физиол. растений, 18, 5, 999, 1971.
12. Тарчевский И. А. В сб.: Физиология фотосинтеза, 11, М., 1982.
13. Третьяков Г. Н., Ломсадзе Б. Н. Тр. Краснодарск. НИИСХ, 23, 113, 1980.
14. Aslam M., Ward M. R., Huffaker R. C., Rains D. W. Plant Physiol., 75, 1, 65, 1981.
15. Davidian D. J., Salsac E. Physiol. veget., 17, 2, 37, 1979.
16. Laperle J., Laverne J., Etienne A.-L. Photochem. and Photobiol., 3, 4-5, 287, 1982.
17. Pier P. A., Schmitz G. A. Plant Physiol., 85, 2, 655, 1987.

Поступило 3 II 1987 г.