

УДК 633.14:633.11:581.19:581.13:577.15

РЕГУЛЯЦІЯ ВОДНОГО ОБМІНА У ТРИТИКАЛІ ОЗИМОГО В УСЛОВИЯХ NaCl-ЗАСОЛЕННЯ

© 2013 г. **А. Р. Гарифзянов¹, Н. Н. Жуков¹,
В. В. Иванищев¹, А. А. Кособрюхов²**

¹*Тульский государственный педагогический университет им. Л.Н. Толстого
(Тула, Россия)*

²*Институт фундаментальных проблем биологии
Российской академии наук
(Пушино, Московская область, Россия)*

Представлены результаты исследования особенностей регуляции водного обмена у тритикале озимого, выращенного на среде, содержащей 120 мМ NaCl. Показано, что для поддержания оводненности тканей при участии механизма устьичной регуляции в течение первых двух суток происходило снижение интенсивности транспирации в 1,5 раза до уровня 0,255 ммоль H₂O/(м²·с). Однако дальнейшее засоление (после 48 ч) было сопряжено с резким увеличением данного параметра, по-видимому, в связи с необходимостью нормализации газообмена и фотосинтеза. В результате увеличения скорости транспирационного потока в побегах активно накапливались ионы Na⁺ (до 502 мкмоль/г сырой массы) и Cl⁻ (до 802 мкмоль/г сырой массы), что провоцировало 3-кратное повышение уровня пролина. В результате этого осмотический потенциал тканей побегов уменьшался до -2,1 МПа. В корнях данной особенности обнаружено не было.

Ключевые слова: *×Triticosecale, солеустойчивость, интенсивность транспирации, осмотический потенциал, осмолиты, устьичная проводимость, пролин*

Большинство важнейших сельскохозяйственных культур чувствительны к действию засоления (Балнокин и др., 2005). Однако среди них выделяются виды и сорта, обладающие относительной устойчивостью к неблагоприятному воздействию токсичных ионов. Выяснение механизмов адаптации растительных организмов, позволяющих им выживать в условиях засоленной среды, является важным направлением физиологии устойчивости растений. При этом основное внимание исследователей привлекает изучение механизмов, обеспечивающих ионный гомеостаз при засолении (Веселов и др., 2007). Известно, что солеустойчивость растений коррелирует со способностью поддерживать низкий водный потенциал клеточного содержимого в условиях повышенного содержа-

ния солей в почвенном растворе (Ashraf, Harris, 2004). Растения снижают водный потенциал клеток, повышая осмотическое давление, которое прямо пропорционально суммарной концентрации находящихся в клетке веществ (Орлова и др., 2009). Интенсивная аккумуляция неорганических ионов (Na⁺, Cl⁻) в вакуолях приводит к нарушению осмотического баланса, существующего между вакуолью и цитоплазмой (Мохамед и др., 2006). Восстановление нарушенного внутриклеточного баланса осуществляется за счет синтеза и накопления в цитоплазме нетоксичных (совместимых) осмолитов, в том числе пролина (Ashraf, Harris, 2004).

В настоящее время не вызывает сомнения, что свободный пролин обладает полифункциональным действием на клеточный метаболизм (Кузнецов, Шевякова, 1999). Известно, что пролин участвует в регуляции осмотического давления (Kishor et al., 1995) и кислотности цитозоля (Venekamp, 1989), способствует сохранению структуры белков при действии

Адрес для корреспонденции: Гарифзянов Андрей Рузильевич, Тульский государственный педагогический университет им. Л.Н. Толстого, проспект Ленина, 125, г. Тула, 300026, Россия;
e-mail: Garifzyanov86@yandex.ru

стрессоров. Кроме того, он выполняет энергетическую и другие функции, обеспечивающие поддержание клеточного гомеостаза и его переход в новое адаптивное состояние при стрессе (Кузнецов, Шевякова, 1999). Таким образом, способность растений аккумулировать неорганические ионы и совместимые осмолиты является важным механизмом регуляции водного обмена в условиях засоления.

Тритикале (*×Triticosecale* Wittm. & A. Camus) – ценный пшенично-ржаной гибрид, основные посевные площади в России под которым сосредоточены на Северном Кавказе, в Центрально-Черноземной и Нечерноземной зонах. Растущий интерес к этой культуре в мире и в нашей стране вызван большими ее возможностями в связи с ростом площадей экстремального земледелия, в том числе засоленных и засушливых. В этой связи становится очевидной необходимость изучения особенностей регуляции водного обмена у тритикале, произрастающего в условиях индуцированного осмотического стресса, с целью поиска подходов повышения солеустойчивости.

МЕТОДИКА

Растительный материал и условия выращивания. Исследование регуляции водного обмена у тритикале озимого проводилось в лаборатории экологии и физиологии фототрофных организмов Института фундаментальных проблем биологии РАН (г. Пущино, Московская область) и лаборатории изучения механизмов устойчивости растений в естественных и техногенно измененных экосистемах Тульского государственного педагогического университета им. Л.Н. Толстого. Объектами исследования являлись побеги и корни тритикале озимого (сорт Дон), семена которого были предоставлены сотрудниками ГПУ Тульский НИИСХ Россельхозакадемии. Сорт Дон включен в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию с 2005 г. в Центрально-Черноземном и Северо-Кавказском регионах. Семена предварительно стерилизовали в 2,5%-ном растворе $KMnO_4$, после чего проращивали на фильтровальной бумаге в присутствии 1/10 среды Кнопа с микроэлементами по Хогланду. Десятидневные проростки пересаживали в вегетационные сосуды и выращивали в аэрируемой водной культуре на полной питательной среде. Растения выращивали при 12-часовом световом периоде, температуре воздуха $23 \pm 1/15 \pm 1^\circ C$ (день/ночь), относительной влажности воздуха – 55/75%

(день/ночь) и освещенности 35 Вт/м^2 . При достижении проростками фазы кушения, их пересаживали на питательный раствор, содержащий 120 мМ NaCl. Побеги и корни после 12, 24, 48, 72 и 96 ч экспозиции на растворе NaCl фиксировали и хранили при температуре - $70^\circ C$.

Предварительно была проведена оценка изменений изученных физиологических показателей в течение 96 часов экспозиции в отсутствии стрессового фактора (питательная среда без NaCl), которая показала, что величина флуктуаций параметров водного обмена, содержания неорганических ионов и пролина незначительна и находится в пределах статистической погрешности.

Определение содержания неорганических ионов. Содержание ионов Na^+ определяли фотометрическим методом на пламенном фотометре ПФА 354 («SPECTRON-INTER», Великобритания). Определение ионов Cl^- проводили потенциометрическим титрованием с помощью титратора AT500N-1 («Kyoto», Япония), снабженного комбинированным стеклянным рН-электродом 100-C171.

Показатели водного обмена. Содержание воды определяли гравиметрическим методом. Для этого навеску растительной ткани фиксировали при $105^\circ C$ в течение 15 мин, после чего высушивали до постоянной массы при $80^\circ C$ в сушильном шкафу. Величину осмотического потенциала растительных тканей определяли рефрактометрическим методом с помощью рефрактометра с подсветкой марки ИРФ-454 Б2М (Россия) (Грязнов, 2006). Измерение интенсивности транспирации и устьичной проводимости проводили с помощью инфракрасного газоанализатора Ciras-2 (Великобритания), соединенного с листовой камерой-прищепкой площадью $2,5 \text{ см}^2$.

Экстракцию и определение свободного пролина в растительных тканях проводили с помощью метода Бейтса с соавт. (Bates et al., 1973). Для этого навеску растительной ткани (250 мг) помещали в закупоренные пробирки с 10 мл воды для горячей экстракции (в кипящей водяной бане) водорастворимых соединений. 1 мл профильтрованного водного экстракта смешивали с равными объемами водного раствора ледяной уксусной кислоты и нингидринового реагента (1,25 г нингидрина, 30 мл ледяной уксусной кислоты, 20 мл 6 М H_3PO_4) и инкубировали при $100^\circ C$ в течение 1 ч. Реакцию останавливали, помещая пробирки в холодную воду. Образцы смешивали с 3 мл толуола. Аб-

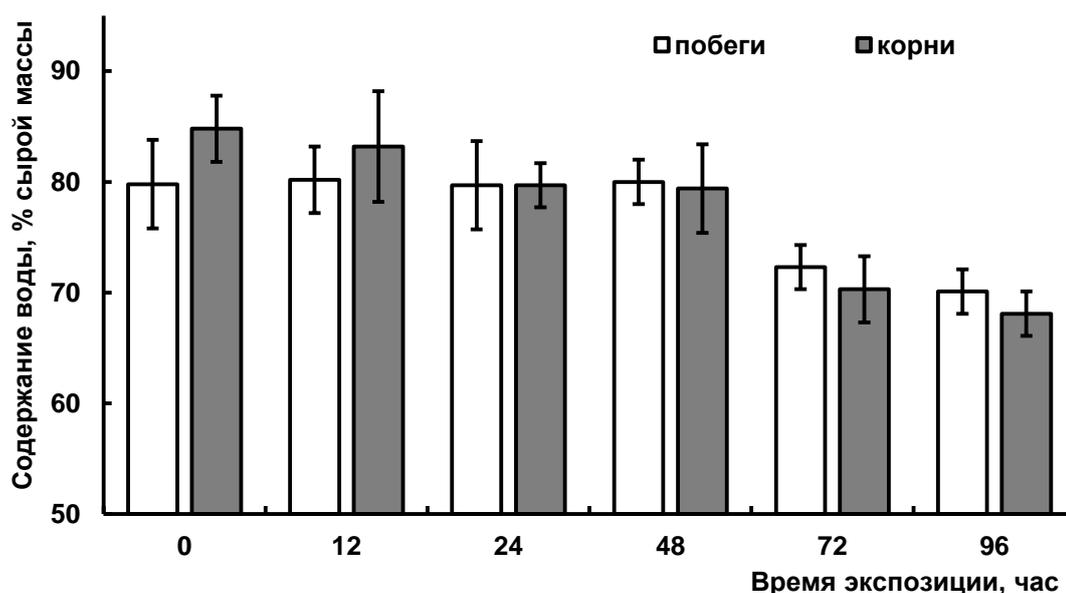


Рис. 1. Влияние NaCl на содержание воды в побегах и корнях тритикале.

сорбцию толуольной фазы измеряли на спектрофотометре СФ-26 (Россия) при 520 нм. Содержание пролина определяли по калибровочной кривой, построенной по стандартным растворам L-пролина в диапазоне концентраций 0,01-0,2 мМ, и выражали в мг/г сырой массы.

Статистическая обработка результатов. Каждый опыт проводили в трех биологических и трех аналитических повторностях. Статистическую обработку данных осуществляли с помощью пакета прикладных компьютерных программ MS Excel 2003 и SigmaStat 3.1. В таблицах и на рисунках представлены средние арифметические значения определяемых величин и их стандартные ошибки ($P > 0,95$). К полученным данным применен стандартный однофакторный дисперсионный анализ с использованием для оценки достоверности при множественном сравнении фактического значения q -критерия Ньюмена-Кейлса.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Содержание воды и показатели водного обмена

В течение первых двух суток воздействия 120 мМ NaCl содержание воды в побегах и корнях тритикале озимого не изменялось относительно контроля и в среднем находилось на уровне 80% в побегах и 80-85% в корнях (рис. 1). Дальнейшая экспозиция растений на засоленной среде приводила к снижению содержания воды на 12% в побегах и на 16% в корнях.

Измерение осмотического потенциала тканей тритикале показало, что динамика данного параметра водного обмена в условиях засоления носила органоспецифичный характер (рис. 2). В частности, в тканях побега осмотический потенциал снижался на протяжении всего эксперимента, достигая величины -2,1 МПа через четверо суток, что соответственно в два раза меньше, чем в контроле. В то же время осмотический потенциал тканей корня на протяжении первых трех суток эксперимента оставался практически на одном уровне ($-1,5 \pm 0,1$ МПа), после чего повышался на 20%.

Интенсивность транспирации в первые сутки засоления снижалась в 1,5 раза по сравнению с контролем, после чего стабилизировалась на уровне $0,255$ ммоль $H_2O/(m^2 \cdot c)$ вплоть до 48 ч (рис. 3). На протяжении следующих двух суток (до 96 ч) наблюдалось значительное увеличение интенсивности транспирации (на 50% по сравнению с контролем) до $0,698$ ммоль $H_2O/(m^2 \cdot c)$.

Динамика величины устьичной проводимости соответствовала результатам, полученным при определении интенсивности транспирации. В течение первых 24 ч засоления устьичная проводимость снижалась на 35% и оставалась на уровне $13,8$ нмоль/ $(m^2 \cdot c)$ до 48 ч. После этого устьичная проводимость увеличивалась вплоть до 96 часов, достигая величины $72,0$ нмоль/ $(m^2 \cdot c)$.

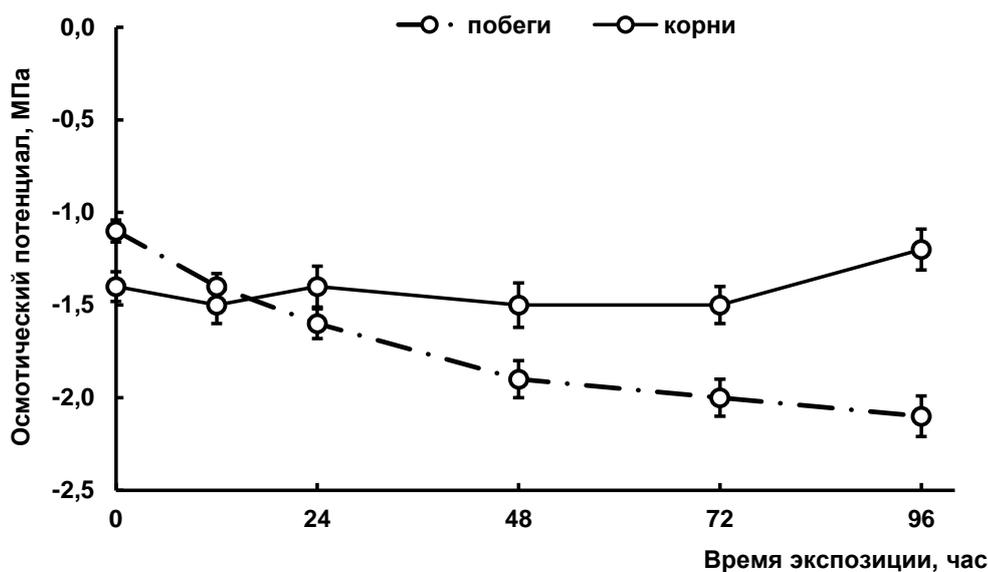


Рис. 2. Динамика величины осмотического потенциала тканей побегов и корней тритикале.

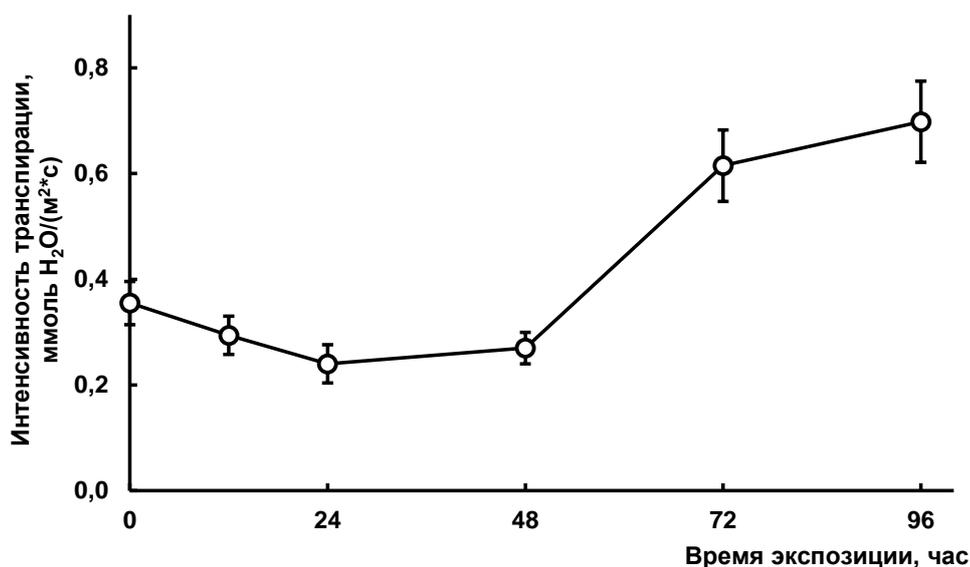


Рис. 3. Динамика интенсивности транспирации тритикале под действием засоления.

Накопление осмолитов в органах тритикале озимого

На рис. 4 представлены результаты исследования динамики накопления ионов Na^+ и Cl^- в побегах и корнях тритикале озимого. Повышение содержания ионов Na^+ в побегах в 2,5 раза относительно контроля наблюдалось уже на вторые сутки засоления и достигало значения 86 мкмоль/г сырой массы. После этого в побегах наблюдалось 6-кратное повышение содержания Na^+ , достигающее уровня в 502 мкмоль/г сырой массы через 96 ч. засоления.

Динамика накопления ионов Cl^- в побегах соответствовала результатам, полученным по ионам Na^+ . Максимальная концентрация Cl^- была зафиксирована в побегах через 96 ч засоления и составляла 802 мкмоль/г сырой массы. В отличие от побегов, ткани корня накапливали незначительное количество натрия и хлора. В частности, максимальный уровень Na^+ в корнях был отмечен к 96 ч засоления и составлял 41 мкмоль/г сырой массы, Cl^- — к 48 ч 49 мкмоль/г сырой массы, что в 1,3 (для натрия) и 1,6 (для хлора) раз больше, чем в начале эксперимента.

РЕГУЛЯЦИЯ ВОДНОГО ОБМЕНА

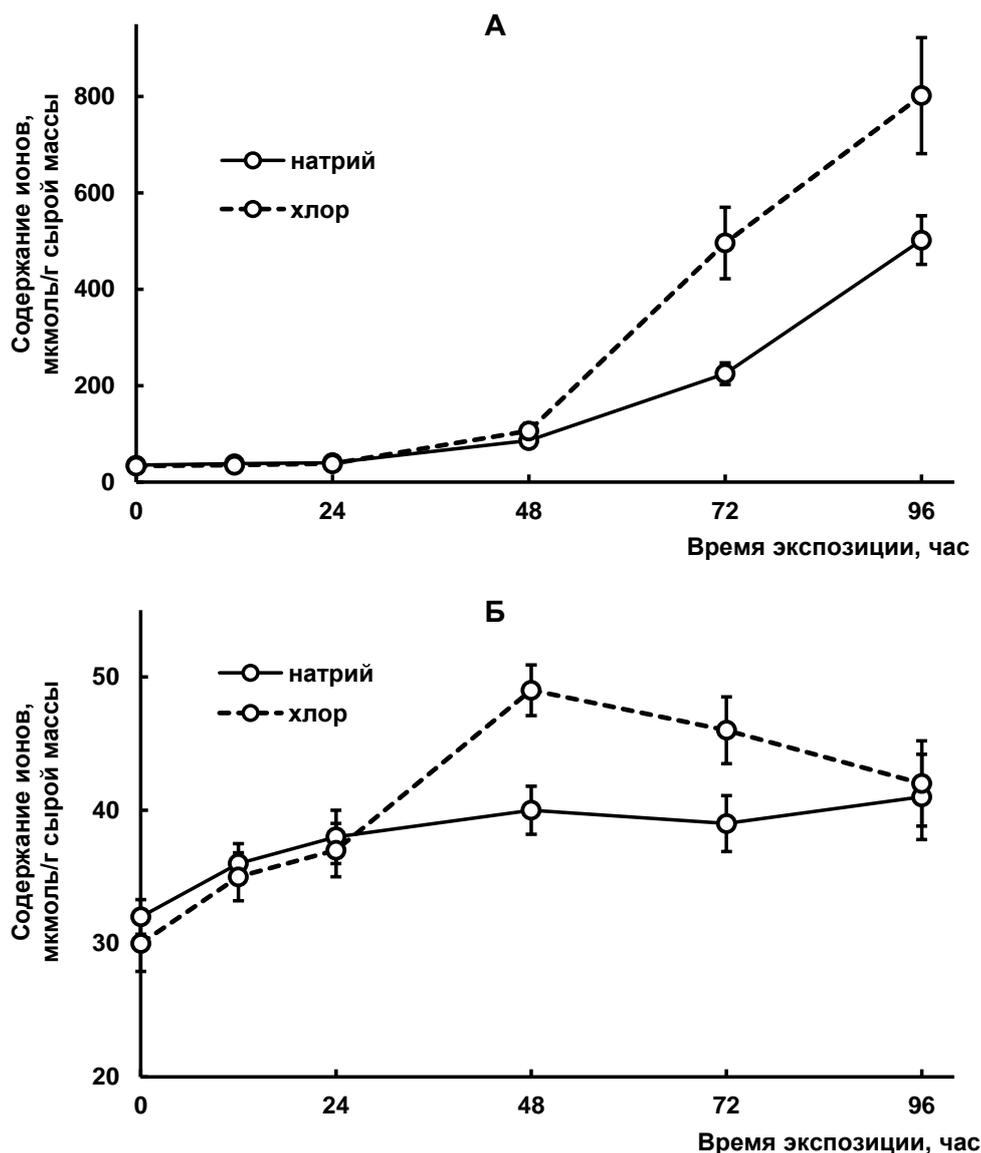


Рис. 4. Динамика накопления ионов Na^+ и Cl^- в побегах (А) и корнях (Б) тритикале под действием NaCl .

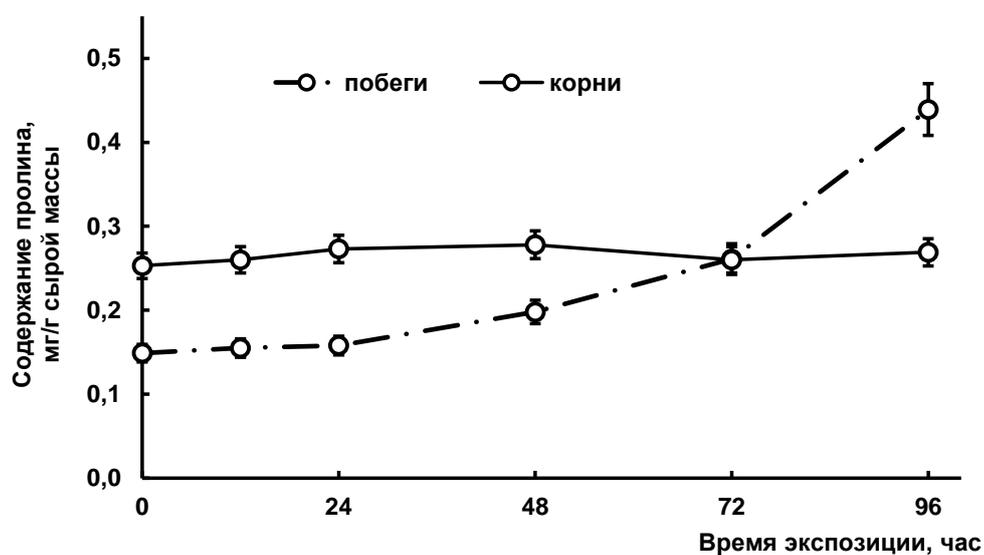


Рис. 5. Динамика накопления пролина в побегах и корнях тритикале в условиях солевого стресса.

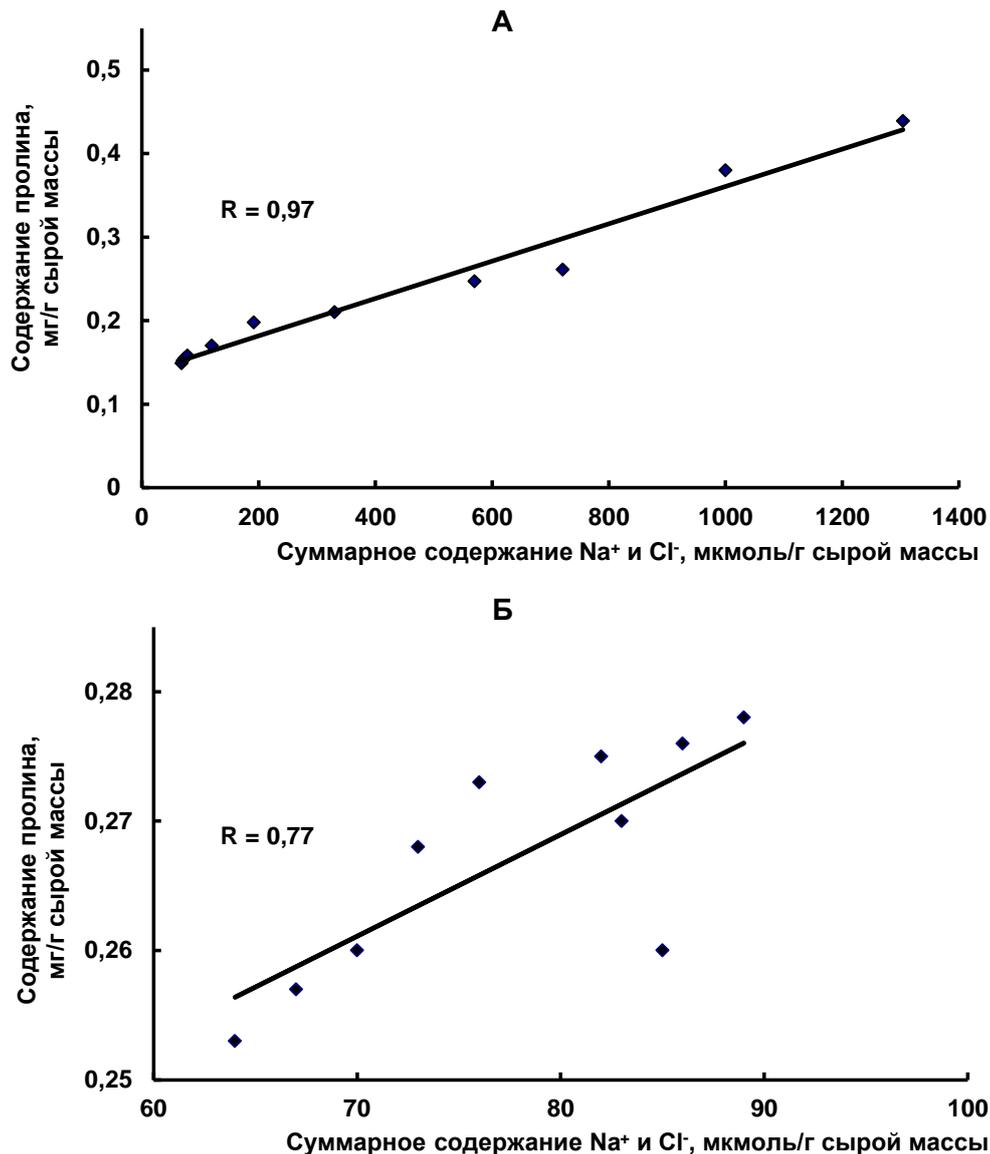


Рис. 6. Корреляция между содержанием пролина и суммарным содержанием ионов Na⁺ и Cl⁻ в побегах (а) и корнях (б) тритикале, выращенных в присутствии NaCl.

Выращивание растений тритикале на среде, содержащей 120 мМ NaCl, сопровождалось постепенным повышением уровня пролина в побегах, достигающим к концу эксперимента (96 ч) 0,439 мг/г сырой массы, что в три раза больше, чем в контроле (рис. 5). При этом в корнях содержание пролина вплоть до 96 ч оставалось практически на постоянном уровне (0,252 мг/г сырой массы).

ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание воды в растительных тканях, как известно, определяется двумя противоположными процессами: поступлением воды из окружающей среды и ее транспирацией через листья. В результате повышения концентрации

ионов Na⁺ и Cl⁻ в окружающем почвенном растворе происходит снижение его водного потенциала. Это уменьшает способность растений поглощать воду. Возникающий осмотический стресс связан с исчезновением градиента водного потенциала между корнеобитаемым слоем и клетками корня.

Проведенное исследование показало, что в течение первых 48 ч экспозиции тритикале на среде, содержащей 120 мМ NaCl, в побегах и корнях сохранялся обычный уровень оводненности, свидетельствующий о поддержании высокой водопоглотительной способности клеток в условиях нарастающего осмотического стресса. Известно, что водопоглотительная активность клеток зависит от величины осмотиче-

РЕГУЛЯЦИЯ ВОДНОГО ОБМЕНА

ского потенциала клеточного содержимого (Зялалов, 2004) и является важным механизмом устойчивости растений к солевому стрессу (Ludlow et al., 1990).

Анализ результатов исследования динамики осмотического потенциала, представленных на рис. 2, позволил отметить несколько важных аспектов регуляции водного обмена у тритикале озимого. Во-первых, клетки побега и корня сохраняли высокую водопоглотительную способность в условиях низкой доступности воды в почве. На это указывало снижение осмотического потенциала в побегах (на протяжении всего эксперимента) и его поддержание практически на одном уровне в корнях (до 72 ч). Во-вторых, величина осмотического потенциала тканей побега значительно превосходила таковой показатель в корне. Данная особенность, по-видимому, позволяла сохранять градиент водного потенциала на уровне целого растения (корень–побег). Выявленные закономерности были отмечены другими исследователями для солеустойчивых сортов *Brassica napus* (Мохамед и др., 2006), галоксерофита *Artemisia lerchiana* (Орлова и др., 2009), галофита *Suaeda altissima* (Балнокин и др., 2004) и некоторых других растений (Балнокин и др., 2005).

Снижение осмотического потенциала клеток и, тем самым, сохранение обычного уровня оводненности могло быть достигнуто за счет интенсивной аккумуляции неорганических ионов в клетках, не требующей больших энергетических затрат (Touchette, 2004). Поскольку осмотический потенциал тканей корня не изменялся и даже повышался к концу эксперимента (96 ч), а таковой показатель в побегах снижался, мы предположили, что именно в побегах происходило накопление поступающих из окружающего почвенного раствора ионов Na^+ и Cl^- . Проведенное исследование подтвердило высказанное предположение.

В тканях побегов тритикале повышение концентрации ионов Na^+ и Cl^- было отмечено уже на вторые сутки эксперимента, в то время как в корнях на протяжении всего эксперимента уровень неорганических ионов изменялся незначительно. Подобное перераспределение ионов натрия и хлора между побегом и корнем, в результате которого сохраняется градиент водного потенциала на уровне целого растения, характерно для соленакапливающих галофитов (Балнокин и др., 2004, 2005). В частности, установлено, что цитоплазматические concentra-

ции Na^+ и Cl^- у *Suaeda maritime* были в несколько раз меньше, чем таковые в вакуолях клеток, что необходимо для поддержания водного тока в восходящем направлении (Clipson et al., 1985). Для тритикале, традиционно относящегося к группе гликофитов, данная особенность в литературе отмечена не была.

Относительно низкое содержание неорганических ионов в тканях корней тритикале могло быть связано с их активным транспортом транспирационными токами. Запуск механизмов, ограничивающих поступление ионов в клетки, их загрузку в ксилему, имеет отсроченный во времени характер (Tester, Davenport, 2003; Ершов и др., 2005), что позволяет неорганическим ионам (прежде всего, натрия) проникать в клетки по неселективным каналам (Davenport et al., 2007). При этом скорость пассивной диффузии ионов в корень определяется их поступлением к поверхности корня с транспирационным потоком, а загрузка ионов в ксилему зависит от разведения ксилемного сока и возрастает с увеличением скорости транспирации (Davenport et al., 2007).

Угроза обезвоживания в условиях засоления приводит к подключению механизмов регуляции транспирации растениями. Уменьшение интенсивности транспирации тритикале, происходящее в первые двое суток засоления, по-видимому, было связано с необходимостью поддержания относительно постоянного количества воды в тканях в условиях снижения ее доступности из-за уменьшения водного потенциала почвенного раствора в корнеобитаемом слое. При этом снижение транспирации у тритикале происходило благодаря закрытию устьиц (устьичная проводимость была на 35% ниже, чем в контроле). Наши данные согласуются с результатами, полученными Шариповой с соавт. (2007), для растений ячменя. Кроме экономии воды, закрытие устьиц при засолении может иметь дополнительное приспособительное значение, которое заключается в ограничении проникновения в растения токсичных ионов с транспирационным потоком (Веселов и др., 2007).

Наблюдающееся после 48 ч резкое увеличение интенсивности транспирации (до 50% по сравнению с контролем), судя по всему, было обусловлено необходимостью открытия устьиц для нормализации газообмена и фотосинтеза. Эти данные согласуются с увеличением устьичной проводимости в два раза. По всей видимости, высокая скорость транспирацион-

ного потока после 48 ч способствовала быстрому накоплению Na^+ и Cl^- в побегах (рис. 3). Данное предположение подтвердилось рассчитанным коэффициентом корреляции (r), демонстрирующим связь между интенсивностью транспирации (ИТ) и содержанием ионов Na^+ и Cl^- : $r_{\text{Na-ИТ}} = 0,91$, $r_{\text{Cl-ИТ}} = 0,96$.

Нарастающая концентрация Na^+ и Cl^- в клетках приводит к ряду неблагоприятных последствий для метаболизма, что связано с токсичностью поступающих ионов (Martinez et. al, 2003; Ottow et. al, 2005). Основным механизмом предотвращения негативных эффектов неорганических ионов в высоких концентрациях на функциональное состояние ряда макромолекул является их активный транспорт в вакуоли (Maas, 1990; Ashraf et. al, 2001). Однако преимущественная аккумуляция неорганических ионов в вакуолях, способствующая понижению водного потенциала вакуолярного сока относительно цитоплазмы, ведет к нарастанию внутриклеточного осмотического дисбаланса (Мохамед и др., 2006). В результате синтеза в цитоплазме совместимых (нетоксичных) осмолитов, в том числе пролина, этот эффект смягчается (Ashraf, Harris, 2004).

Проведенное исследование показало, что индуцированное NaCl изменение содержания пролина в органах тритикале носило органоспецифичный характер. В побегах количество пролина возрастало в три раза к концу эксперимента (96 часов), в то время как в корнях подобной тенденции не наблюдалось. Это было связано, по-видимому, с преимущественной аккумуляцией неорганических ионов в побегах и необходимостью сохранения внутриклеточного осмотического баланса. Количественная оценка связи между динамикой накопления пролина и неорганических ионов показала отчетливую прямую зависимость между указанными показателями в побегах и корнях тритикале ($r = 0,97$ (для побегов) и $r = 0,77$ (для корней)) (рис. 6). Кроме того, накопление пролина в побегах могло быть вызвано ингибированием неорганическими ионами активности пирролин-5-карбоксилатдегидрогеназы (Bogges et. al, 1975).

Таким образом, проведенное исследование показало, что регуляция водного обмена у тритикале в условиях засоления включает механизмы, способствующие поддержанию нормального уровня оводненности в условиях низкой доступности воды в почве. Первичной реакцией растения на засоление (до 48 ч) явля-

лось снижение интенсивности транспирации, связанное с необходимостью экономии воды в тканях вследствие ее низкой доступности в корнеобитаемом слое, а также ограничения проникновения в растения токсичных ионов с транспирационным потоком. Это достигалось благодаря закрытию устьиц, что подтвердилось снижением устьичной проводимости. Продолжающееся засоление (после 48 ч) было сопряжено с резким увеличением интенсивности транспирации, по-видимому, обусловленной необходимостью нормализации газообмена и фотосинтеза. В результате увеличения скорости транспирационного потока в побегах активно накапливаются ионы Na^+ (до 502 мкмоль/г сырой массы) и Cl^- (до 802 мкмоль/г сырой массы). Для предотвращения нарушений внутриклеточного осмотического баланса между вакуолями и цитоплазмой в последней происходило повышение уровня пролина, вносящего дополнительный вклад в снижение осмотического потенциала тканей. В результате этого последний снижался в тканях побегов до - 2,1 МПа. Однако, несмотря на сохранение клетками низкого осмотического потенциала и, как следствие, высокой водопоглотительной активности, после 48 ч засоления происходило снижение содержания воды на 12% в побегах и 16% в корнях.

Полученные нами результаты показывают, что аккумуляция в клетках неорганических ионов и биосинтезу совместимых осмолитов (прежде всего, пролина) принадлежит существенная роль в регуляции водного обмена у тритикале. При этом обнаруженные для тритикале особенности водного обмена, ранее отмеченные для галофитов и солеустойчивых видов и сортов растений, позволяют характеризовать его, как культуру, обладающую высоким биологическим потенциалом для выращивания в условиях повышенного содержания солей в почве, что, в конечном итоге, значительно расширяет возможности ее использования в растениеводстве.

ЛИТЕРАТУРА

- Балнокин Ю.В., Котов А.А., Мясоедов Н.А., Хайлова Г.Ф., Куркова Е.Б., Луньков Р.В., Котова Л.М. Участие дальнего транспорта Na^+ в поддержании градиента водного потенциала в системе средякорень-лист у галофита *Suaeda altissima* // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, № 4. – С. 549-557.
- Балнокин Ю.В., Куркова Е.Б., Мясоедов Н.А., Луньков Р.В., Шамсутдинов Н.З., Егорова Е.А., Бу-

РЕГУЛЯЦИЯ ВОДНОГО ОБМЕНА

- хов Н.Г. Структурно-функциональное состояние тилакоидов у галофита *Suaeda altissima* в норме и при нарушении водно-солевого режима под действием экстремально высоких концентраций NaCl // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, № 6. – С. 905-912.
- 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 натрий хлоридного засоления // Агрехимия. – 2007. – №7. – С. 41-48.
- Грязнов В.П. Руководство к лабораторным и экспериментальным работам по физиологии растений. – Белгород: БелГУ, 2006. – 120 с.
- Ершов П.В., Решетова О.С., Трофимова М.С., Бабак А.В. Активность ионных транспортеров и солеустойчивость ячменя // Физиология растений. – 2005. – Т. 52. – С. 867-875.
- Зялалов А.А. Водный ток в высших растениях: физиология, эволюционное становление, системный анализ // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, № 4. – С. 607-616.
- Кафи М., Стюарт В.С., Борланд Л.М. Содержание углеводов и пролина в листьях, корнях и апексах сортов пшеницы, устойчивых и чувствительных к засолению // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, № 2. – С. 174-182.
- Кузнецов Вл.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, № 4. – С. 321-336.
- Мохамед А.М., Ралдугина Г.Н., Холодова В.П., Кузнецов Вл.В. Аккумуляция осмолитов растениями различных генотипов рапса при хлоридном засолении // Физиология растений. – 2006. – Т. 53, № 5. – С. 732-739.
- Шарипова Г.А. Особенности роста и водного обмена растений пшеницы и ячменя с различной солеустойчивостью при натрий-хлоридном засолении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Уфа, 2007. – 22 с.
- Ashraf M., Harris P.J.C. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants // Plant Sci. – 2004. – V. 166. – P. 3-16.
- Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid determination of free proline for water stress studies // Plant Soil. – 1973. – V. 39. – P. 205-207.
- Colmer T.D., Fan T.W.M., Lauchli A., Higashi R.M. Interactive effects of salinity, nitrogen and sulfur on the organic solutes in *Spartina alterniflora* leaf blades // J. Exp. Bot. – 1996. – V. 47. – P. 369-375.
- Davenport R.J., Munoz-Mayor A., Jha D., Essah P.A., Rus A., Tester M. The Na⁺ transporter *AtHKT1;1* controls retrieval of Na⁺ from the xylem in *Arabidopsis* // Plant Cell Environ. – 2007. – V. 30. – P. 497-507.
- Kishor P.B.K., Hong Z., Miao G.H., Hu C.A.A., Verma D.P.S. Overexpression of 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase increase proline production and confers osmotolerance in transgenic plants // Plant Physiol. – 1995. – V. 108. – P. 1387-1394.
- Ludlow M.M., Santamaria F.J., Fukai S. Contribution of osmotic adjustment to grain yield of *Sorghum bicolor* (L.) Moench under water-limited conditions. II. Postanthesis water stress // Aust. J. Agric. Res. – 1990. – V. 41. – P. 67-78.
- Tester M., Davenport R. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants // Ann. Bot. – 2003. – V. 91. – P. 503-527.
- Venekamp J.H., Lampe J.E.M., Koot J.T.M. Organic acids as sources of drought-induced proline synthesis in field bean plants *Vicia faba* L. // J. Plant Physiol. – 1989. – V. 133. – P. 654-659.

Поступила в редакцию
02.11.2012 г.

REGULATION WATER METABOLISM IN ×TRITICOSECALE IN NaCl-SALINITY

A. R. Garyfzyanov¹, N. N. Zukov¹, V. V. Ivanishchev¹, A. A. Kosobryukhov²

¹Lev Tolstoy Tula State Pedagogical University
(Tula, Russia)

²Institute of Basic Biological Problems
Russian Academy of Science
(Pushchino, Moscow Reg., Russia)

The results of studies of the regulation of water metabolism in winter triticale grown in a medium containing 120 mM NaCl. It is shown that to maintain the water content of tissues with the participation of the mechanism of stomatal regulation during the first 2 days there was a decrease of transpiration rate is 1.5 times the level 0.255 mmol H₂O/(m²·s). However, further salinity (after 48

hours) was associated with a sharp increase in this parameter, it seems, by the need to normalize gas exchange and photosynthesis. By increasing the flow rate of transpiration in shoots actively accumulated ions Na^+ (up to 502 $\mu\text{mol/g}$ wet weight) and Cl^- (to 802 $\mu\text{mol/g}$ wet weight), which provoked the increase in proline in 3 times. As a result, tissue osmotic potential of shoots decreased to -2.1 MPa. The roots of the features were found.

Key words: *×Triticosecale, salt resistance, transpiration rate, osmotic potential, osmolytes, stomatal conductance, proline*

РЕГУЛЯЦІЯ ВОДНОГО ОБМІНУ У ТРИТИКАЛЕ ОЗИМОГО ЗА УМОВ NaCl -ЗАСОЛЕННЯ

А. Р. Гарифзянов¹, М. М. Жуков¹, В. В. Іванищев¹, А. О. Кособрюхов²

¹*Тулський державний педагогічний університет ім. Л.М. Толстого
(Тула, Росія)*

²*Інститут фундаментальних проблем біології
Російської академії наук
(Пуціно, Московська область, Росія)*

Представлені результати дослідження особливостей регуляції водного обміну у тритикале озимого, вирощеного на середовищі з додаванням 120 мМ NaCl . Показано, що для підтримання оводненості тканин за участю механізму продихової регуляції протягом перших двох діб відбувалося зниження інтенсивності транспірації у 1,5 раза до рівня 0,255 ммоль $\text{H}_2\text{O}/(\text{m}^2 \cdot \text{с})$. Проте подальше засолення (після 48 год) спричиняло різке збільшення даного параметра, ймовірно, у зв'язку з необхідністю нормалізації газообміну і фотосинтезу. В результаті збільшення швидкості транспіраційного потоку у пагонах активно накопичувалися іони Na^+ (до 502 мкмоль/г сирої маси) і Cl^- (до 802 мкмоль/г сирої маси), що спричиняло 3-разове підвищення вмісту проліну. В результаті цього осмотичний потенціал тканин пагонів зменшувався до -2,1 МПа. У коренях даної особливості виявлено не було.

Ключові слова: *×Triticosecale, солестійкість, інтенсивність транспірації, осмотичний потенціал, осмоліти, продихова провідність, пролін*