

УДК 581.1

DOI: 10.31040/2222-8349-2018-0-2-82-85

**МЕХАНИЗМ ФОРМИРОВАНИЯ РАЗНЫХ ПО ДЛИНЕ КОРНЕВЫХ ПРЯДЕЙ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ЛОКАЛЬНОМ ПИТАНИИ****© Р.И. Харрасова, А.В. Коробова, И.И. Иванов, Э.М. Зайнутдинова,  
С.Ю. Веселов, Г.Р. Кудоярова**

Высокий уровень минерального питания подавляет рост корней относительно побегов, что снижает засухоустойчивость растений. Проблему можно решить, используя технику локального внесения удобрений, когда только часть корневой системы оказывается в очаге питания. У другой части корневой системы, оказавшейся вне очага питания, происходит активация удлинения. Данная работа была направлена на поиск механизма, обеспечивающего этот эффект. Для этого была использована модель с разделенной корневой системой твердой пшеницы (*Triticum durum* L.), когда половина корней контактирует с высокой, а другая часть – с низкой концентрацией макроэлементов. Показано, что стимуляция удлинения корней в зоне с низким содержанием макроэлементов происходила на фоне пониженной концентрации цитокининов в корнях. Корни в очаге питания содержали больше цитокининов, чем корни растений, росших при равномерном распределении макроэлементов, что способствовало обеспечению побега количеством цитокининов, достаточным для их нормального роста. Доказано, что стимуляция удлинения корневой пряди, получающей низкое количество макроэлементов при локальном питании растений, обусловлена снижением концентрации в ней цитокининов.

Ключевые слова: *Triticum durum*, разделенная корневая система, рост, цитокинины.

Эксперименты с локальным применением удобрений выявляют важное значение удлинения корней для повышения засухоустойчивости растений [1]. Неравномерное распределение макроэлементов в почве снижало чувствительность растений к недостатку воды благодаря большему удлинению и проникновению вглубь почвы корней, находящихся вне зоны внесения удобрений [1]. Расщепление корневой системы одного и того же растения по отсекам с разной концентрацией питательных веществ имитирует функциональную дифференциацию корневой системы при локальном размещении удобрений (часть корней, снабженная высокой концентрацией питательных веществ, короче и сильнее ветвится) [2]. Однако механизмы действия

локального распределения питательных веществ на рост корня в длину не ясны. Ингибирующее влияние цитокининов на рост корней – хорошо известный факт [3]. Кроме того, эти гормоны часто упоминаются при обсуждении роли гормонов в ответе растений на уровень минерального питания [4]. Целью настоящего исследования было достижение лучшего понимания связи между содержанием цитокининов и удлинением корней растений пшеницы под влиянием изменения уровня и распределения элементов минерального питания в среде.

**Материалы и методы.** Семена твердой пшеницы (*Triticum durum* L.) сорта Безенчукская 139 проращивали на водопроводной воде

ХАРРАСОВА Руфина Ириковна, Уфимский государственный нефтяной технический университет,  
e-mail: rufinka2014@mail.ru

КОРОБОВА Алла Владимировна, Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН,  
e-mail: muksin@mail.ru

ИВАНОВ Игорь Игоревич, Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН,  
e-mail: i\_ivanov@anrb.ru

ЗАЙНУТДИНОВА Эльвира Муратовна, Уфимский государственный нефтяной технический университет,  
e-mail: elvira-zaynutdinova@rambler.ru

ВЕСЕЛОВ Станислав Юрьевич, Башкирский государственный университет,  
e-mail: veselov.stanislav5@yandex.ru

КУДОЯРОВА Гюзель Радомесовна – д.б.н, Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН,  
e-mail: guzel@anrb.ru

в течение 4 суток. Затем проростки закрепляли между двумя сосудами так, что корни каждого растения были разделены между двумя питательными растворами. Для имитации гетерогенного питания два зародышевых корня находились в питательном растворе высокой концентрации (ВК, 300% X-A), а три других – в растворе низкой концентрации (НК, 1% X-A). Контролем служили растения на гомогенной среде (гомогенное питание), когда оба сосуда содержали питательную смесь усредненной концентрации (150% X-A). Растения выращивали при освещенности  $400 \text{ ммоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$  ФАР с 14-часовым фотопериодом. Температуру воздуха днем и ночью поддерживали на уровне  $26/20^\circ\text{C}$ .

Экстракцию цитокининов из корней растений проводили с помощью 80%-го этанола. Затем гормоны из водного остатка концентрировали на картридже C18 (Waters, USA), спиртовой элюат упаривали и наносили на тонкослойную пластину для хроматографического разделения, как описано [5]. Зеатин, его рибозид и нуклеотид, положение которых определяли по поглощению ультрафиолета метчиками, элюировали фосфатным буфером ( $\text{pH}=7.2-7.4$ ). Количественное определение цитокининов проводили с помощью иммуноферментного анализа с использованием специфических антител к гормонам. Антитела к зеатинрибозиду обладают перекрестной реактивностью к зеатину, а также к его нуклеотиду и по этой причине были использованы для определения и этих разновидностей цитокининов [5].

**Результаты и обсуждение.** Повышение уровня минерального питания способствует относительному ингибированию роста корневой системы [6], тогда как его недостаток приводит к его относительной активации [7]. Неодинаковая скорость роста и развития корней была зарегистрирована при неравномерном распределении макроэлементов [1, 8]. Сходная реакция была зарегистрирована у растений и в нашей работе. Так, на 6-е сутки после разделения корневых прядей в отсеке с 1%-м раствором X-A корни были значительно длиннее (рис. 1). При равномерном распределении того же количества макроэлементов длина корней была несколько больше, чем у ВК, но значительно короче НК-корней (рис. 1). Важно было понять, какие регуляторные механизмы в растениях подавляют рост корней при повышении уровня макроэлементов, а также приводят к уд-

линению НК-корневой пряди. Известно, что фитогормоны цитокинины способны ингибировать рост корней: как их удлинение, так и накопление массы [3, 9].

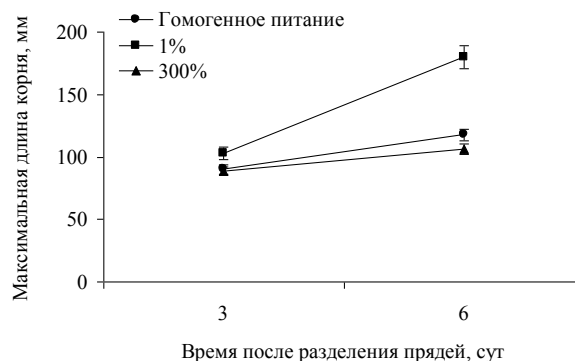


Рис. 1. Максимальная длина корня растений пшеницы при гомогенном и гетерогенном (1% и 300% растворы Хогланда-Арнона) распределении макроэлементов ( $n = 20$ )

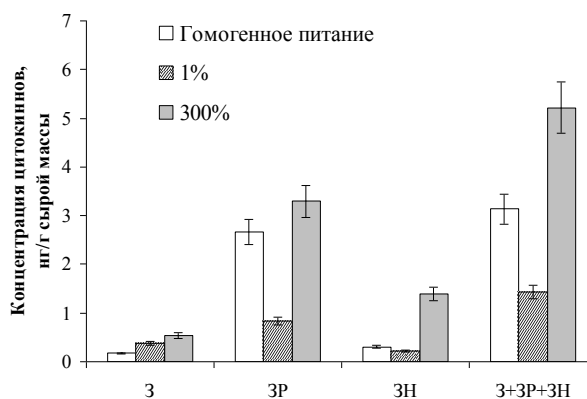


Рис. 2. Концентрация цитокининов (З – зеатин, ЗР – зеатинрибозид, ЗН – зеатиннуклеотид) в корнях растений пшеницы при гомогенном и гетерогенном (1% и 300% растворы Хогланда-Арнона) распределении макроэлементов ( $n = 6$ )

Количественное определение цитокининов в корнях показало более низкое содержание зеатина, его рибозида и нуклеотида в НК-корнях по сравнению с ВК-корнями (рис. 2). По суммарному содержанию цитокининов в корнях, растения, получавшие гомогенное питание, занимали промежуточное положение между НК- и ВК-корнями (рис. 2). Зависимость уровня цитокининов от минерального питания известна, неоднократно было показано повышение продукции цитокининов под влиянием, например, нитратов [4]. Так, разведение питательного раствора в 10 раз приводило к снижению концентрации цитокининов в

корнях растений пшеницы [10]. Поскольку повышенная концентрация цитокининов ингибирует меристематическую активность клеток корней [3], снижение уровня этих гормонов могло быть причиной относительной активации роста корней в этих экспериментах [10].

Мы обнаружили сходное соответствие между содержанием гормонов и длиной корней: по сравнению с ВК-прядью растений на гетерогенном питании и с корнями растений, росших на гомогенном питании, НК-прядь содержала пониженное количество цитокининов, и была значительно длиннее. Таким образом, причиной удлинения корневой пряди, погруженной в 1%-й питательный раствор, могло быть сниженное содержание цитокининов в ней и, наоборот, торможение удлинения корней в ответ на высокое содержание элементов минерального питания в среде можно объяснить ингибирующим влиянием повышенной концентрации цитокининов.

Укорочение корней на фоне равномерного распределения макроэлементов также можно объяснить повышенной концентрацией цитокининов. Классическое внесение удобрений вразброс ингибирует рост корней, в результате чего они становятся короче, чем на фоне низкого уровня минерального питания. Эта закономерность проявлялась и в наших лабораторных экспериментах [8]. Торможение удлинения корней под влиянием сигнала о присутствии повышенной концентрации макроэлементов в почвенном растворе позволяет растению направлять ресурсы на рост побега и формирование фотоассимилирующих органов. Вместе с тем укорочение корней может стать причиной снижения продуктивности растений в засушливых условиях. При гетерогенном (локальном) питании у растений проявляется функциональная специализация корневой системы, при которой часть корней, оказавшаяся в «очаге» питания (“nutrient rich patch”), ориентирована на поглощение ионов, в то время как вне очага корни растут в глубину, поставляя растению воду. Таким образом, неравномерное внесение удобрений может играть важную роль в повышении засухоустойчивости растений.

*Работы выполнены с использованием приборов ЦКП «Агидель».*

### Литература

1. Trapeznikov V.K., Ivanov I.I., Kudoyarova G.R. Effect of heterogeneous distribution of nutrients on root growth, ABA content and drought resistance of wheat plants // *Plant and Soil*. 2003. V. 252. P. 207–214.
2. Иванов И.И. Эндогенные ауксины и ветвление корней при изолированном питании растений пшеницы // *Физиология растений*. 2009. Т. 56. С. 241–246.
3. Ivanov V. B., Filin A.N. Cytokinins regulate root growth through its action on meristematic cell proliferation but not on the transition to differentiation // *Funct. Plant Biol.* 2018. V. 45. P. 215–221.
4. Kudoyarova G.R., Veselov D.S., Dodd I.C., Rothwell S.A., Veselov S.Yu. Common and specific responses to availability of mineral nutrients and water // *J. Exp. Bot.* 2015. V. 66. P. 2133–2144.
5. Веселов С.Ю., Вальке Р.С. Ван Онкелен Х., Кудоярова Г.Р. Содержание и локализация цитокининов в листьях исходных и трансгенных растений табака // *Физиология растений*. 1999. Т. 46. С. 34–40.
6. Agren G.I., Franklin O. 2003. Root: Shoot ratios, optimization and nitrogen productivity // *Annals of Botany*. V. 92. P. 795–800.
7. Трекозова А.В., Высоцкая Л.Б., Кудоярова Г.Р. Ростовый ответ и его регуляция у растений ячменя при дефиците питания // *Известия Уфимского научного центра РАН*. 2015. № 4 (1). С. 168–170.
8. Трапезников В.К., Иванов И.И. Ответные реакции растений на гетерогенное распределение элементов питания в среде // *Агробиология*. 2012. № 5. С. 73–90.
9. Коробова А.В., Высоцкая Л.Б., Васинская А.Н., Кулуев Б.Р., Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р. Связь накопления биомассы корней с содержанием и метаболизмом цитокининов у нечувствительных к этилену растений // *Физиология растений*. 2016. Т. 63. С. 636–643.
10. Vysotskaya L.B., Korobova A.V., Veselov S.Y., Dodd I.C., Kudoyarova G.R. ABA mediation of shoot cytokinin oxidase activity: Assessing its impacts on cytokinin status and biomass allocation of nutrient-deprived durum wheat // *Functional Plant Biology*. 2009. V. 36. P. 66–72.

### References

1. Trapeznikov V.K., Ivanov I.I., Kudoyarova G.R. Effect of heterogeneous distribution of nutrients on root growth, ABA content and drought resistance of wheat plants. *Plant and Soil*, 2003, vol. 252, pp. 207–214.
2. Ivanov I.I. Endogenous auxins and branching of wheat roots gaining nutrients from isolated compartments. *Russ. J. Plant Physiol.*, 2009, vol. 56, no. 2, pp. 219–223.

3. Ivanov V.B., Filin A.N. Cytokinins regulate root growth through its action on meristematic cell proliferation but not on the transition to differentiation. *Funct. Plant Biol.*, 2018, vol. 45, pp. 215–221.

4. Kudoyarova G.R., Veselov D.S., Dodd I.C., Rothwell S.A., Veselov S.Yu. Common and specific responses to availability of mineral nutrients and water. *J. Exp. Bot.*, 2015, vol. 66, pp. 2133–2144.

5. Veselov S.Yu., Valcke R., Van Onckelen H., Kudoyarova G. Cytokinin content and location in the leaves of the wild-type and transgenic tobacco plants. *Russ. J. Plant Physiol.*, 1999, vol. 46, pp. 26–33.

6. Agren G.I., Franklin O. Root: Shoot ratios, optimization and nitrogen productivity. *Annals of Botany*, 2003, vol. 92, pp. 795–800.

7. Trekozova A.V., Vysotskaya L.B., Kudoyarova G.R. The growth response and its regulation in plants of barley at the deficit of nutrition. *Izvestiya*

*Ufimskogo Nauchnogo Tsentra RAN*, 2015, no. 4 (1), pp. 168–170.

8. Trapeznikov V.K., Ivanov I.I. Plant responses to the heterogeneous distribution of nutrients in the environment. *Agrokimiya*, 2012, no. 5, pp. 73–90.

9. Korobova A.V., Vysotskaya L.B., Vasin-skaya A.N., Kuluev B.R., Veselov S.Yu., Kudoyarova G.R. Dependence of root biomass accumulation on the content and metabolism of cytokinins in ethylene-insensitive plants. *Russ. J. Plant Physiol.*, 2016, vol. 63, pp. 597–603.

10. Vysotskaya L.B., Korobova A.V., Veselov S.Yu., Dodd I.C., Kudoyarova G.R. ABA mediation of shoot cytokinin oxidase activity: Assessing its impacts on cytokinin status and biomass allocation of nutrient-deprived durum wheat. *Functional Plant Biology*, 2009, vol. 36, pp. 66–72.

---

## THE FORMATION MECHANISM OF ROOTS WITH DIFFERENT LENGTH OF WHEAT PLANTS UNDER LOCAL NUTRITION

© R.I. Kharrasova<sup>2</sup>, A.V. Korobova<sup>1</sup>, I.I. Ivanov<sup>1</sup>, E.M. Zaynutdinova<sup>2</sup>, S.Yu. Veselov<sup>3</sup>, G.R. Kudoyarova<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Centre, RAS, 69, prospekt Oktyabrya, 450054, Ufa, Russian Federation

<sup>2</sup> Ufa State Petroleum Technological University, 1, ulitsa Kosmonavtov, 450062, Ufa, Russian Federation

<sup>3</sup> Bashkir State University, 32, ulitsa Zaki Validi, 450076, Ufa, Russian Federation

Increasing the level of mineral nutrition reduces the relative rate of root growth, which adversely affects the drought resistance of plants. This does not happen with a local application of fertilizers, when the extension of the roots takes place outside nutrient location. The work was aimed at finding a mechanism to ensure this effect. This goal was achieved using a model with a split root system of durum wheat (*Triticum durum* L.), when half of the roots was in contact with a high (HC) and the other part with a low concentration of macroelements (LC). It is shown that both the accelerated root extension and decrease in the cytokinin level occurred in LC-roots and the former was evidently due to a lower concentration of cytokinins in the roots. HC-roots contained more cytokinins than the roots of plants growing at a uniform distribution of macroelements, which allowed the shoots to receive the amount of cytokinins sufficient for their normal growth. It is proved that the accelerated extension of root strands that obtain a low amount of macroelements under local nutrition occurs due to reduced concentrations of cytokinins.

Key words: *Triticum durum*, split root system, root, growth, cytokinins.