

УДК 581.1

## ГИДРАВЛИЧЕСКАЯ ПРОВОДИМОСТЬ КОРНЕЙ ПРИ ГЕТЕРОГЕННОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

© Г.Р. Кудоярова, В.К. Трапезников, И.И. Иванов

Основной поток воды при гетерогенном питании идет через низкосолевого корни. Однако уже через сутки после помещения на питательный раствор повышенной концентрации высокосолевого корни усиливают свою способность пропускать воду. Быстрое повышение гидравлической проводимости высокосолевого корней и формирование на них большего числа примордиев свидетельствуют о возможном вкладе формирования примордиев в повышение гидравлической проводимости, однако точного соответствия между этими показателями выявить не удалось, и на первом этапе ответа на гетерогенитет минерального питания повышение гидравлической проводимости высокосолевого корней должно было происходить за счет иного механизма.

Ключевые слова: *Triticum durum*, корень, поглощение воды, гидравлическая проводимость, развитие, ветвление, гетерогенность среды.

Поглощение воды и растворенных в ней элементов минерального питания и поддержание их потоков из корней в побег – жизненно важные процессы. Их движущей силой является градиент водного потенциала между листом и почвенным раствором. Хорошо известно, что соли неравномерно распределены в почве, образуя очаги с их повышенной концентрацией [1]. Уменьшение водного потенциала почвенного раствора в таких очагах уменьшает градиент водного потенциала между ним и листом и тем самым снижает поглощение воды и растворенных в ней солей. В том случае, когда в очаге находятся токсичные соли (например, хлорид натрия), уменьшение поглощения этих солей защищает от них растение [2]. Но в случае, когда очаг содержит нужные для растения макроэлементы (например, при локальном внесении удобрений [3]), приток воды из очага растению необходим. Хорошо известно, что поток воды зависит не только от движущей силы, но и от проводимости тканей растений [4]. Механизмам регуляции гидравлической проводимости тканей растений уделяет-

ся много внимания [5]. Ранее нами была проведена оценка потоков воды из корневых прядей, поделенных между растворами с высокой и низкой концентрацией макроэлементов (имитация локального внесения удобрений) [6–7]. Однако расчеты гидравлической проводимости в этих опытах не проводили. Целью данной работы была оценка способности растений активно регулировать гидравлическую проводимость при контакте корней с растворами различной концентрации макроэлементов. Поскольку предполагается, что образование боковых корней может влиять на проведение воды корнями [8], в этих опытах параллельно проводили оценку количества примордиев боковых корней.

**Объекты и методы исследования.** Исследования проводили на проростках яровой твердой пшеницы (*T.durum* Desf.) сорта Саратовская золотистая. Семена проращивали на плотиках на дистиллированной воде в течение четырех суток. За сутки до постановки эксперимента воду заменяли питательным раствором Хогланда-Арнона 1 (5% от нормы)

КУДОЯРОВА Гюзель Радомесовна – д.б.н., Институт биологии УНЦ РАН, e-mail: guzel@anrb.ru  
ТРАПЕЗНИКОВ Валентин Кузьмич – д.б.н., Институт биологии УНЦ РАН, e-mail: i\_ivanov@anrb.ru  
ИВАНОВ Игорь Игоревич – к.б.н., Институт биологии УНЦ РАН, e-mail: i\_ivanov@anrb.ru

с микроэлементами. В фазе выхода из колесоптиля первого листа (5 сут) проростки переводили на гетерогенное питание, для чего высаживали на среды, содержащие 300% (высокосолевая, ВС) и 5% (низкосолевая, НС) питательной смеси Хогланда-Арнона (Х-А), распределяя корни каждого растения в сочетании ВС:НС=2:3, которое является наиболее благоприятным при выращивании растений яровой пшеницы в условиях изолированного питания [9]. Растения выращивали в спаренных (с НС и ВС средой соответственно) цилиндрических градуированных сосудах (пробирках), вмещающих по 60 мл питательного раствора, на светоплощадке при 14-часовом дне и освещенности 16000 лк. Учет поглощенной растениями воды проводился ежедневно. Транспирацию подсчитывали, учитывая испарение из контрольных пробирок без растений, содержащих только питательные растворы. Биологическая повторяемость – 12-кратная.

Водный потенциал листьев оценивали с помощью психрометра (PSYPRO, Wescor, USA). Осмотический потенциал питательной среды (Х-А 5% и 300% Х-А) определяли по точке заморзания с помощью осмометра (Camlab Limited, Cambridge, UK). Гидравлическую проводимость корней ( $L_{pr}$ ) по аналогии с законом Ома рассчитывали по формуле:

$$L_{pr} = J_v / ((\Psi_s - \Psi_l)P), \quad (1)$$

где  $J_v$  – поток воды через корни,  $P$  – вес корней,  $\Psi_s$  и  $\Psi_l$  – водный потенциал питательного раствора и листа соответственно [10].

Для подсчета числа боковых корней и их зачатков (примордиев) корни фиксировали по Кларку в смеси этилового спирта с ледяной уксусной кислотой (3:1), а затем окрашивали ацетокармином [11]. Боковыми корнями считали бугорки, полностью прорвавшие кору материнского корня.

Статистическую обработку данных проводили с использованием стандартных средств MS Excel. На рисунках представлены средние значения параметров, бары отражают среднеквадратичные ошибки (SE).

**Результаты и обсуждение.** Измерение потоков воды по убыли питательного раствора из сосудов показало, что на протяжении первых пяти дней после разделения корней между растворами с разной концентрацией макроэлементов поток воды через низкосолевые корни был выше, чем через высокосолевые корни (рис. 1). Эти данные, как и полученные нами ранее, соответствуют представлению о функциональной специализации корней при гетерогенитете минерального питания, когда корни в очаге с повышенной концентрацией ионов специализируются главным образом на их поглощении, в то время как вне очага в основном поглощают воду [12].

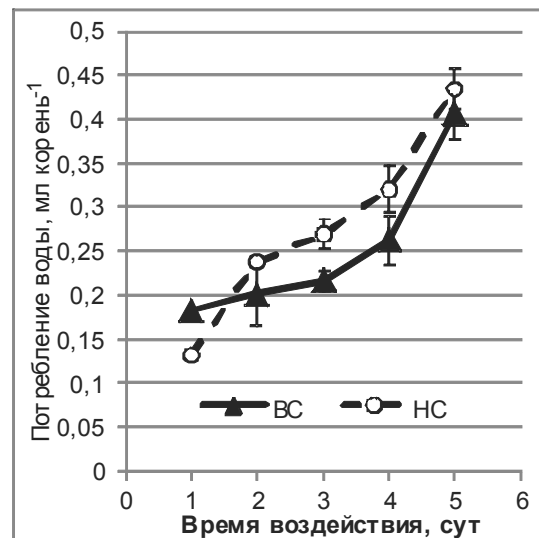


Рис. 1. Потребление воды проростками пшеницы Саратовская золотистая на гетерогенном питании – 2 высокосолевых (ВС, 300% X-A) и 3 низкосолевых корня (НС, 5% X-A), мл корень<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>

Поток воды в целом возрастал по мере накопления массы корней (рис. 2), но разница между высоко- и низкосолевыми корнями сохранялась. Это был ожидаемый результат, поскольку осмотический потенциал питательного раствора с высокой концентрацией макроэлементов был ниже (–0,05 и –0,2 МПа у НС- и ВС-раствора соответственно), что должно было снизить способность корней поглощать воду из этого сосуда. Вместе с тем различия в потоках воды через корневые пряди разного солевого статуса были не столь значительными, насколько можно было ожидать, исходя из снижения их движущей силы в случае высокосолевых кор-

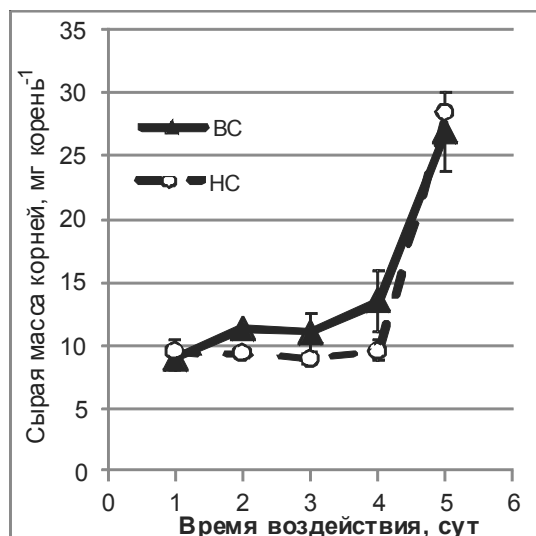


Рис. 2. Масса корней проростков пшеницы Саратовская золотистая на гетерогенном питании – 2 высокосолевого (BC, 300% X-A) и 3 низкосолевого корня (НС, 5% X-A), мг корень<sup>-1</sup>

ней. При колебаниях водного потенциала листа от  $-0,3$  до  $-0,4$  МПа градиент водного потенциала между листом и питательным раствором составил  $-0,27...0,37$  МПа в случае низкосолевого корня и  $-0,1...0,2$  – в случае высокосолевого. Таким образом, исходя из разницы в градиенте водного потенциала, можно было ожидать, что убыль воды из низкосолевого раствора будет примерно в 2–3 раза больше, чем из высокосолевого. Между тем поток воды, проходящий через низкосолевого корень, был только на 20–25% больше, чем через высокосолевого, а через сутки после начала воздействия этот показатель был даже выше в случае высокосолевого корня. Эти результаты указывают на то, что высокосолевого корни имели более высокую способность проводить воду. Масса высокосолевого корня была несколько больше, чем низкосолевого (на 20%), однако это превосходство было не настолько большим, чтобы компенсировать низкий водный потенциал высокосолевого питательного раствора (см. рис. 2). Расчет гидравлической проводимости ВС и НС корней по аналогии с законом Ома показал, что в расчете на единицу их массы она была действительно выше у высокосолевого корня, что наиболее ярко проявлялось через сутки после размещения корней в растворы с разной концентрацией макроэлементов (рис. 3).

Было высказано предположение, что гидравлическая проводимость корней может возрастать за счет нарушения целостности поясков Каспари в процессе формирования боковых корней [8]. Хорошо известно, что отложение лигнина и суберина в эндо- и экзодерме корней снижает их гидравлическую проводимость [13]. В процессе своего роста боковые корни, закладка которых происходит в перицикле, раздвигают клетки эндодермы и коры, нарушая тем самым целостность гидрофобного слоя. Вместе с тем эти теоретические рассуждения не были подтверждены экспериментально, и возможный вклад образования боковых корней в гидравлическую проводимость не оценивался.

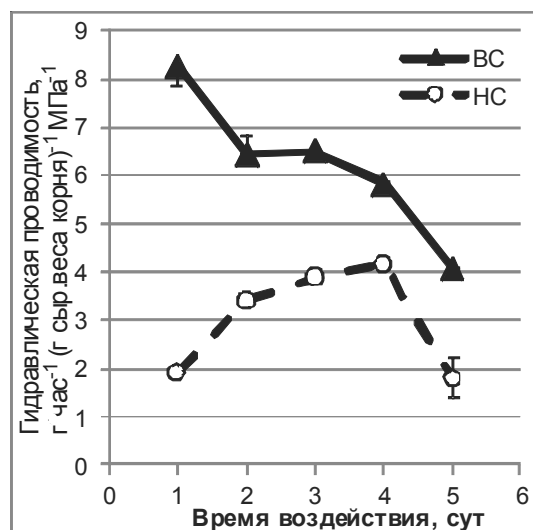


Рис. 3. Гидравлическая проводимость проростков пшеницы Саратовская золотистая на гетерогенном питании – 2 высокосолевого (BC, 300% X-A) и 3 низкосолевого корня (НС, 5% X-A), г час<sup>-1</sup> (г сырого веса корня)<sup>-1</sup> МПа<sup>-1</sup>

Ранее нами было показано усиление ветвления высокосолевого корня по сравнению с низкосолевыми [14]. Из рис. 4 видно, что у растений данного сорта примордии боковых корней выявлялись уже через сутки после начала воздействия. На второй день проявлялись различия между корнями разного солевого статуса: больше примордиев было зарегистрировано у ВС корня. Количество примордиев боковых корней достигало максимума на третий день, когда различия между ВС и НС зародышевыми корнями были выражены в наи-

большей степени. Затем их количество снижалось за счет активного удлинения и превращения в собственно боковые корни.

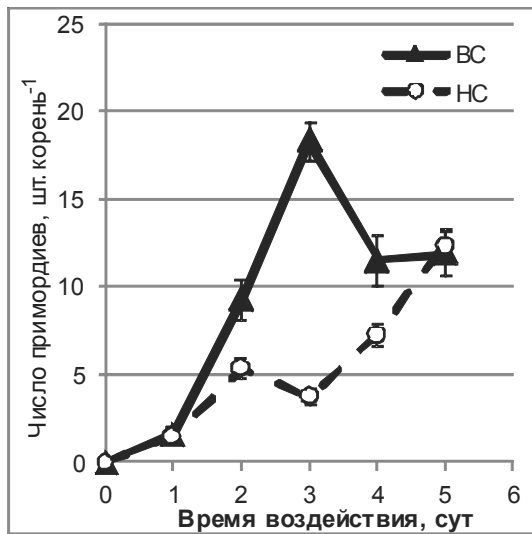


Рис. 4. Число примордиев боковых корней у проростков пшеницы Саратовская золотистая на гетерогенном питании – 2 высокосолевых (ВС, 300% X-A) и 3 низкосолевых (НС, 5% X-A), шт. корень<sup>-1</sup>

Тот факт, что количество примордиев боковых корней было больше у высокосолевых корней, которые имели, по нашим данным, более высокую гидравлическую проводимость, свидетельствует о возможном вкладе формирования примордиев в повышение гидравлической проводимости корней. Вместе с тем точного соответствия между этими показателями выявить не удалось. Так, максимально большое количество примордиев и наиболее выраженное превосходство высокосолевых корней по этому показателю было зарегистрировано на третий день после начала воздействия, но в этот период различия между корневыми прядями по гидравлической проводимости не были наибольшими, а, наоборот, наметилась тенденция к их нивелированию (см. рис. 3). Кроме того, наиболее яркие различия по гидравлической проводимости корней были зарегистрированы через сутки после начала воздействия, когда удавалось лишь только выявить первые примордии. Хотя в этот период могла происходить закладка примордиев, которые через сутки в большем количестве появлялись на высокосолевых корнях, – на этой стадии своего формирования,

когда еще не было возможности обнаружить их визуально, примордии были не в состоянии нарушить целостность поясков Каспари. Эти результаты указывают на то, что на первом этапе ответа на гетерогенитет минерального питания повышение гидравлической проводимости высокосолевых корней должно происходить за счет иного механизма.

Известно, что гидравлическая проводимость зависит от количества и активности водных каналов аквапоринов в мембранах клеток [15]. Было высказано предположение о том, что снижение их активности при засолении снижает гидравлическую проводимость и приток с водой токсичных ионов [16], а стимулом для этого эффекта может быть осмотический сигнал. В наших опытах осмотический сигнал (существенное снижение осмотического потенциала высокосолевого раствора) приводил не к снижению, а к повышению гидравлической проводимости. Вероятно, характер изменения гидравлической проводимости в ответ на снижение осмотического потенциала зависит от ионного состава среды: повышается при наличии в нем макроэлементов и снижается в присутствии токсичных солей. Полученные нами результаты соответствуют и зарубежным данным о том, что локальное повышение концентрации нитратов увеличивало гидравлическую проводимость корней [17].

Таким образом, наши результаты свидетельствуют о том, что неравномерное распределение макроэлементов в прикорневой среде (гетерогенитет минерального питания) вызывает относительно быстрые (заметные уже через сутки) изменения гидравлической проводимости в области повышенной концентрации макроэлементов, что должно способствовать их активному захвату растением. Возрастанию гидравлической проводимости при более длительном воздействии повышенной концентрации макроэлементов может способствовать и активация ветвления высокосолевых корней.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 110497023, № 120401111).*

## ЛИТЕРАТУРА

1. Hodge A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients // *New Phytol.* 2004. V. 162, № 1. P. 9–24.
2. Веселов Д.С., Маркова И.В., Кудоярова Г.Р. Реакция растений на засоление и формирование солеустойчивости // *Успехи современной биологии.* 2007. Т. 127, № 5. С. 482–493.
3. 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 Soil.* 2003. V. 252, № 2. P. 207–214.
4. Hachez C., Veselov D., Ye Q., Reinhardt H., Knipfer T., Fricke W., Chamout F. Short-term control of maize cell and root water permeability through plasma membrane aquaporin isoforms // *Plant Cell Env.* 2012. V. 35, № 1. 185–198.
5. Aroca R., Porcel R., Ruiz-Lozano J.M. Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions // *J. Exp. Bot.* 2012. V. 63, № 1. P. 43–57.
6. Трапезников В.К., Иванов И.И., Тальвинская Н.Г., Анохина Н.Л. Формирование корневой системы и поглощение воды растениями сортов яровой твердой пшеницы с различной отзывчивостью на локальное внесение минерального удобрения // *Агрохимия.* 2009. № 7. С. 11–19.
7. Иванов И.И., Трапезников В.К., Тальвинская Н.Г. Особенности роста и потребления воды растениями сортов яровой мягкой пшеницы с контрастной отзывчивостью на локальное внесение удобрений // *Сельскохозяйственная биология.* 2010. № 1. С. 56–63.
8. Steudle E., Peterson C.A. How does water get through roots? // *J. Exp. Bot.* 1998. V. 49, № 322. P. 775–788.
9. Трапезников В.К., Иванов И.И., Тальвинская Н.Г., Анохина Н.Л. Рост растений яровой твердой пшеницы на гетеро- и гомогенной питательной среде с различным сочетанием зародышевых корней высоко- и низкосолевого статуса // *Агрохимия.* 2005. № 12. С. 22–30.
10. Bunce J.A., Ziska L.H. Decreased hydraulic conductance in plants at elevated carbon dioxide // *Plant Cell Env.* 1998. V. 21, № 1. P. 121–126.
11. Площинская М.Е., Иванов В.Б., Салмин С.А., Быстрова Е.И. Анализ возможных механизмов регуляции ветвления корня // *Журнал общей биологии.* 2002. Т. 63, № 1. С. 68–74.
12. Трапезников В.К., Иванов И.И., Тальвинская Н.Г. Локальное питание растений. Уфа: Гилем, 1999. 260 с.
13. Sutka M., Li G., Boudet J., Boursiac Y., Dumas P., Maurel C. Natural variation of root hydraulics in *Arabidopsis* grown in normal and salt-stressed condition // *Plant Physiol.* 2011. V. 155, № 3. P. 1264–1276.
14. Иванов И.И. Эндогенные ауксины и ветвление корней при изолированном питании растений пшеницы // *Физиология растений.* 2009. Т. 56, № 2. С. 241–246.
15. Maurel C., Verdoucq L., Luu D.T., Santoni V. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2008. V. 59. P. 595–624.
16. Boursiac Y., Chen S., Luu D.-T., Sorieul M., van den Dries N., Maurel C. Early effects of salinity on water transport in *Arabidopsis* roots: Molecular and cellular features of aquaporin expression // *Plant Physiol.* 2005. V. 139. P. 790–805.
17. Gorska A., Ye Q., Holbrook N.M., Zwieniecki M.A. Nitrate control of root hydraulic properties in plants: translating local information to whole plant response // *Plant Physiol.* 2008. V. 148, № 2. P. 1159–1167.

## HYDRAULIC CONDUCTIVITY OF ROOTS UNDER HETEROGENEOUS DISTRIBUTION OF NUTRIENTS

© G.R. Kudoyarova, V.K. Trapeznikov, I.I. Ivanov

Under heterogeneous distribution of nutrients the main water flow moves through the low salt roots. However, one day after the start of the treatment the roots in higher concentration of nutrients (HS-roots) increased their ability to conduct water. Fast increase in hydraulic conductivity of HS-roots and increased formation of primordia on them serve as an evidence of possible contribution of primordial formation to the increase in hydraulic conductivity. However, there was no exact correspondence between these characteristics, and initially the increase in hydraulic conductivity of the high-salt roots in response to heterogeneity must have occurred through some other mechanisms.

Key words: *Triticum durum*, root, water uptake, hydraulic conductivity, development, root branching, heterogeneity.