

УДК 581.1:635.2 (581.19+546.56)

ИЗМЕНЕНИЕ ГОРМОНАЛЬНОГО БАЛАНСА РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ (*SOLANUM TUBEROSUM* L.) ПОД ДЕЙСТВИЕМ ПРЕДПОСАДОЧНОЙ ОБРАБОТКИ МАТЕРИНСКИХ КЛУБНЕЙ СУЛЬФАТОМ МЕДИ

А.С. Гуревич

ФГБОУ ВПО «Калининградский государственный технический университет»,
236022, г. Калининград, Советский проспект, 1
E-mail: agro@klgtu.ru.

Изучали онтогенетические изменения содержания эндогенных фитогормонов в растениях картофеля, вызванные предпосадочной обработкой материнских клубней сульфатом меди. Установлено, что под действием ионов меди на ранних стадиях онтогенеза повышается содержание ингибитора роста – абсцизовой кислоты и снижается содержание стимулирующих рост гиббереллинов. Однако впоследствии соотношение гиббереллины / абсцизины под действием меди изменяется в сторону повышения содержания гиббереллинов. Вместе с тем, сульфат меди повышает содержание цитокининов в ходе всего онтогенеза. Обсуждается возможная роль стресса в механизме повышения продуктивности растений под влиянием предпосадочной обработки сульфатом меди.

solanum tuberosum, микроэлементы, фитогормоны, стресс, продуктивность

ВВЕДЕНИЕ

Повышение продуктивности растений в результате обработки солями меди, особенно в случае длительного последствия, проявляющегося в ходе всего онтогенеза, является эффективным агротехническим приемом. Это явление не всегда можно объяснить прямым влиянием микроэлемента [1-3]. Вместе с тем, вызывает интерес феномен торможения роста и фотосинтеза под действием меди на ранних этапах онтогенеза, сопровождающийся последующим значительным усилением интенсивности этих процессов [4, 5], что позволяет выдвинуть гипотезу о стрессовом характере влияния меди. Повышение продуктивности в таком случае можно интерпретировать как суперкомпенсацию стрессового воздействия. Одним из физиологических механизмов, опосредующих такое действие меди, может служить изменение гормонального баланса.

В настоящее время развивается идея, что воздействие факторов окружающей среды, в том числе условия минерального питания, опосредуются изменениями гормонального статуса растений [6-8]. Изменения гормонального обмена, в свою очередь, могут оказывать влияние на различные морфофизиологические процессы, в частности, на рост и фотосинтез [9-11]. Между тем, экспериментальных исследований, подтверждающих влияние меди через гормональный обмен недостаточно. В этой связи, мы поставили перед собой задачу выяснить, как предпосадочная обработка сульфатом меди сказывается на содержании эндогенных фитогормонов в ходе онтогенеза картофеля, а также установить, отражает ли вызванное медью изменение гормонального баланса возникновение, компенсацию и суперкомпенсацию стресса.

МЕТОДЫ

Исследования проводили на картофеле *Solanum Tuberosum L.* сорта 'Лорх' в вегетационных экспериментах. Растения выращивали в песчаной культуре на растворе Кнопа по общепринятой методике [12] при освещенности 8 кЛк на поверхности субстрата (лампы ЛД-40) и комнатной температуре воздуха 18-20° С. Масса песка в одном сосуде составляла 11,5 кг (в расчете на абсолютно сухую массу). Полив осуществляли до постоянной массы сосуда, исходя из 60 % влагоемкости песка.

Изоляция растений позволяет избежать влияния на результаты исследований неконтролируемых факторов внешней среды. Вместе с тем, невысокая освещенность, ограниченность ризосферы, слабая аэрация субстрата неизбежно приводят к снижению продуктивности. В этой связи данные, полученные в контролируемых условиях, проверяли в полевых опытах. Почва – серая лесная, суглинистая. Полевые эксперименты проводили в десятипольном севообороте. Предшественником картофелю служила озимая пшеница. Общая площадь делянки составляла 110 м², учетная - 100 м². Удобрения вносили из расчета N90 P60 K150. Обработку почвы и уход за растениями проводили в соответствии с общепринятой агротехникой. В полевых опытах были получены данные, сходные с результатами экспериментов, проведенных в песчаной культуре.

Для экспериментов использовали посадочные клубни массой 60-65 г. Опытные клубни в течение суток непосредственно перед посадкой замачивали в 0,05 % растворе сульфата меди, то есть в дозировке, вызывающей максимальный прирост хозяйственного урожая [3, 13, 14]. Контрольные клубни замачивали в воде.

Содержание эндогенных фитогормонов определяли в листьях комплексным методом [15]. Разгонку фитогормонов осуществляли восходящим током растворителя в смеси изопропанола, аммиака и воды в объемном отношении 10:1:1. Часть хроматограммы использовали для определения биологической активности фитогормонов, часть – для идентификации. Содержание β -цианинов определяли с помощью спектрофотометра «СФ-16» (СССР) при длине волны 541 нм.

Ниже представлены средние арифметические из четырех независимых экспериментов и их стандартные отклонения. Достоверность разности средних оценивали по критерию Стьюдента t .

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что обработка материнских клубней сульфатом меди изменяло содержание гиббереллинов (ГПВ) в листьях по-разному в зависимости от фазы онтогенеза (рис. 1). В фазу всходов содержание ГПВ в листьях опытных растений было значительно ниже, чем в контрольных. В фазу бокового ветвления содержание ГПВ приближалось к контролю, а, начиная с фазы бутонизации, превышало контроль. Содержание гиббереллинов в листьях опытных растений в фазы цветения и начала пожелтения нижних листьев снижалось медленнее, по сравнению с контролем и оставалось на более высоком уровне.

На ауксины предпосадочная обработка сульфатом меди оказала иное действие, по сравнению с гиббереллинами (рис. 2). В фазу всходов содержание ауксинов в листьях опытных растений не отличалось от контроля, а последующие фазы онтогенеза несколько превышало его. Вместе с тем это влияние было не столь значительным, как влияние меди на содержание гиббереллинов.

Вместе с тем, в отличие от ауксинов и гиббереллинов содержание цитокининов в листьях опытных растений значительно превышало контроль во все фазы онтогенеза (рис. 3). При этом на содержание цитокининов обработка сульфатом меди оказала наиболее существенное влияние, по сравнению с другими группами фитогормонов.

Наряду с содержанием фитогормонов, которым в определенных концентрациях приписывается стимулирующее влияние, мы провели анализы содержания абсцизинов, которые, согласно современным представлениям, являются основными ингибиторами роста, а также «стрессовыми» фитогормонами [19-21].

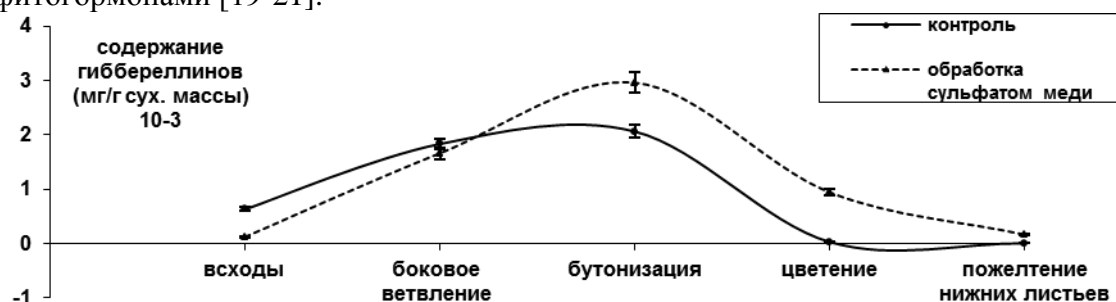


Рис. 1. Влияние предпосадочной обработки клубней сульфатом меди на содержание гиббереллинов в листьях картофеля

Fig. 1. Effect of preplanting treatment of tubers by copper sulfate on gibberellins content in the leaves of potato

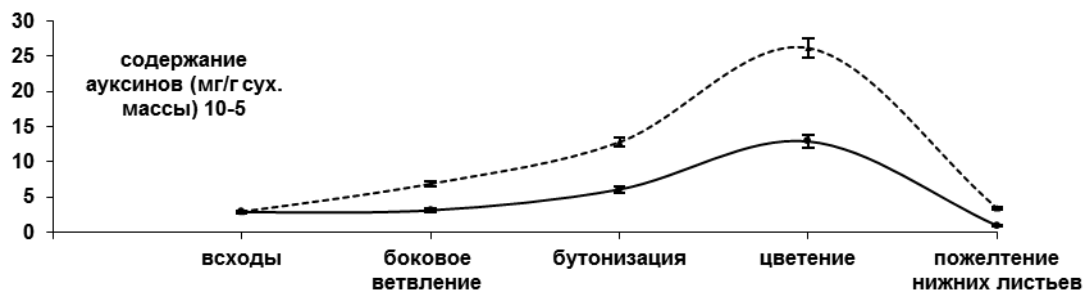


Рис. 2. Влияние предпосадочной обработки клубней сульфатом меди на содержание ауксинов в листьях картофеля
 Fig. 2. Effect of preplanting treatment of tubers by copper sulfate on auxins content in the leaves of potato

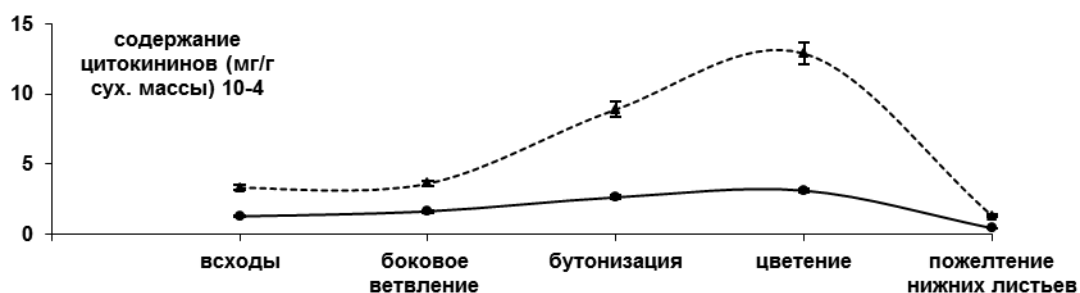


Рис. 3. Влияние предпосадочной обработки клубней сульфатом меди на содержание цитокининов в листьях картофеля
 Fig. 3. Effect of preplanting treatment of tubers by copper sulfate on cytokinins content in the leaves of potato

Рис. 3. Влияние предпосадочной обработки клубней сульфатом меди на содержание цитокининов в листьях картофеля
 Fig. 3. Effect of preplanting treatment of tubers by copper sulfate on cytokinins content in the leaves of potato

Исследования показали (рис. 4), что в листьях контрольных растений содержание абсцизинов снижалось от фазы всходов до фазы бокового ветвления. В последующие фазы содержание абсцизинов возрастало, достигая максимума на стадии начала пожелтения нижних листьев. Предпосадочная обработка сульфатом меди значительно изменила характер динамики содержания абсцизинов в онтогенезе. Содержание этих фитогормонов у опытных растений непрерывно уменьшалось вплоть до стадий бутонизации и цветения и лишь затем вновь повышалось. Таким образом, в то время как содержание абсцизинов в листьях контрольных растений повышалось, их содержание в листьях опытных растений продолжало снижаться. В фазу всходов содержание абсцизинов у опытных растений было значительно выше, по сравнению с контролем. В фазу бокового ветвления содержание рассматриваемой группы фитогормонов в листьях опытных растений приближалось к контролю, а затем оставалось ниже контрольного уровня.

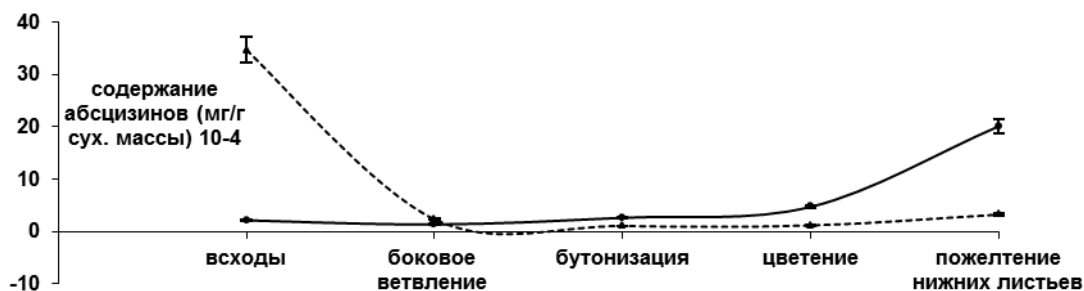


Рис. 4. Влияние предпосадочной обработки клубней сульфатом меди на содержание абсцизинов в листьях картофеля

Fig. 4. Effect of preplanting treatment of tubers by copper sulfate on abscisins content in the leaves of potato

Обобщая данные об онтогенетической динамике содержания эндогенных фитогормонов, следует отметить, что под действием предпосадочной обработки материнских клубней сульфатом меди гормональный баланс картофеля резко меняется. Прежде всего, обращает на себя внимание резкое изменение соотношения гиббереллинов и абсцизинов. В фазу всходов содержание гиббереллинов в листьях опытных растений снижается, а содержание абсцизинов повышается.

Это может быть объяснено с позиций представлений о путях биосинтеза этих фитогормонов. Известно, что общим предшественником для абсцизинов и гиббереллинов является мевалоновая кислота [22, 23] что приводит к так называемой «метаболической вилке». В зависимости от условий существования растений биосинтетические процессы могут переключаться с одного пути «вилки» на другой. В результате из мевалоновой кислоты образуются преимущественно либо гиббереллины, либо абсцизовая кислота [6, 24, 25].

Вместе с тем, снижение активности эндогенных гиббереллинов, сопровождающееся повышением активности эндогенных абсцизинов характерно для первого этапа стрессовой реакции [19, 26-28]. Что подтверждает выдвинутое нами предположение о стрессовом характере действия предпосадочной обработки солью меди на растения картофеля. Вместе с тем, начиная с фазы бутонизации, соотношение гиббереллины / абсцизины под действием сульфата меди сдвигается в сторону повышения содержания гиббереллинов, что характерно для стадии компенсации и суперкомпенсации стрессового воздействия [29, 30].

Как указывалось выше, сульфат меди существенно повышал содержание цитокининов на протяжении всего онтогенеза. Вместе с тем, многие авторы подчеркивают особую роль цитокининов в процессах адаптации к стресс-факторам [31, 32]. В этой связи данный факт также свидетельствует в пользу гипотезы о том, что доза меди, вызывающая максимальную прибавку урожая при использовании предпосадочной обработки, оказывает стрессовое воздействие на картофель.

Обработка сульфатом меди оказала также некоторое, менее заметное, чем на содержание цитокининов, повышающее воздействие на содержание ауксинов. В этой связи следует отметить, что в литературе имеются многочисленные указания на то, что ауксины способны усиливать действие цитокининов [33, 34]. Поэтому повышение их активности также может приводить к усилению устойчивости растений к стрессу.

Таким образом, вызванные предпосадочной обработкой клубней сульфатом меди изменения гормонального баланса картофеля в начале онтогенеза характерны для стрессовой реакции. А последующие изменения содержания эндогенных фитогормонов позволяют предположить, что они регулируют процессы компенсации и суперкомпенсации стрессового воздействия.

Чтобы установить, существует ли взаимосвязь между изученными нами ранее, вызванными медью онтогенетическими изменениями процессов роста и фотосинтеза растений и изменениями гормонального баланса, был проведен корреляционный анализ. В настоящее время установлено, что регуляторными функциями в растении обладает соотношение фитогормонов [35, 36]. Особенно важное значение имеет соотношение фитогормонов с положительным знаком действия и ингибиторов [37, 38]. В связи с этим мы предприняли попытку выразить численное значение соотношения фитогормонов в виде их стимулирующих и ингибирующих эффектов, взятых в виде произведения десятичных дробей, исходя из биологической активности. Обладая очевидной ограниченностью, такой подход позволил, тем не менее, рассчитать искомые коэффициенты корреляции.

Например, если активность фитогормонов в зонах локализации метчиков составила для цитокининов 173 %, для ауксинов - 146 %, для абсцизовой кислоты и ее производных - 82 %, то произведение их активностей выражается как $1,73 \cdot 1,46 \cdot 0,82$ и равняется 2,07. Полученным числом можно оперировать для вычисления коэффициента корреляции (r).

Результаты анализа показали, что рост надземных органов наиболее тесно коррелирует с активностью эндогенных гиббереллинов и абсцизинов (для контрольных растений $r = + 0,92$; для опытных $r = + 0,82$). В ходе исследований проявилась также корреляция между активностью эндогенных фитогормонов и различными показателями фотосинтеза. Так содержание хлорофилла в листьях наиболее тесно коррелировало с совместной активностью эндогенных цитокининов, ауксинов и абсцизинов. Для контрольных растений величина коэффициента корреляции составила $+ 0,93$; для опытных растений: $+ 0,95$.

Фотохимическая активность изолированных хлоропластов коррелировала с совместной активностью цитокининов, гиббереллинов и абсцизинов. Для контрольных растений коэффициент корреляции составил + 0,98; для опытных: + 0,69. Формирование анатомической структуры листа происходило в связи с изменениями активности эндогенных цитокининов и ауксинов. Коэффициент корреляции между объемом палисадных клеток и совместной активностью эндогенных цитокининов и ауксинов составил для контрольных растений + 0,98; для опытных: + 0,90.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные экспериментальные данные и результаты корреляционного анализа свидетельствуют о том, что изменения гормонального баланса отражают и, вероятно, в определенной мере определяют изменения, происходящие в растениях картофеля под действием стресс-фактора (обработки сульфатом меди). Ведущее значение в этой связи мы придаем цитокининам. Вместе с тем, их влияние проявляется в зависимости от содержания других фитогормонов. Так, на первых этапах онтогенеза сказывается снижение содержания гиббереллинов и повышение содержания абсцизинов. В последующий период развития восстанавливается оптимальное соотношение фитогормонов за счет повышения содержания гиббереллинов и снижения содержания абсцизинов. Результаты исследований позволяют поставить вопрос о поиске концентраций других микроэлементов, вызывающих суперкомпенсацию стрессового воздействия.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ЛИТЕРАТУРНЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. *Бакърджиева Н.* За ефективния диапазон на физиологическа активност на амниан, никеля, медта, желязато и кобалта при предпосевна обработка на семената // Известия на института по физиология на растенията. София. 1970. № 16. С. 203-212.
2. *Пузина Т.И.* Влияние цинка и меди на изменение активности ауксинов в листьях в процессе онтогенеза растений картофеля // Влияние условий минерального питания на процессы роста и развития сельскохозяйственных растений / Под ред. Сорокиной Г.И. Курск: КГПИ, 1981. С. 51-54.
3. *Пузина Т.И.* Влияние меди и NPK на активность фитогормонов в процессе формирования клубней картофеля // Влияние условий минерального питания на процессы роста и развития сельскохозяйственных растений / Под ред. Сорокиной Г.И. Курск: КГПИ, 1985. С. 27-33.

4. *Вонсавичене В., Дирене Г., Литвинайте Л.* Влияние некоторых фунгицидов на рост картофеля и качество клубней // Научные труды ВУЗов Лит. ССР. Серия Биология. Вильнюс. 1983. Вып. 15. С. 64-73.
5. *Сорокина Г.И., Широбокова Д.С.* Влияние уровня минерального питания на процессы роста и развития растений картофеля // Влияние условий минерального питания на процессы роста и развития сельскохозяйственных растений / Под ред. Сорокиной Г.И. Курск: КГПИ, 1985. С. 3-15.
6. *Якушкина Н.И.* Роль фитогормонов в адаптации растений к условиям среды // Гормональная регуляция ростовых процессов / Под ред. Якушкиной Н.И. М.: МОПИ, 1985. С. 3-8.
7. *Поляков А.С., Кефели В.И.* Фитогормоны, адаптация и регенерационные процессы у растений // Регуляция адаптивных реакций. Кишинев, 1987. С. 19-29.
8. *Пузина Т.И., Король В.В.* Особенности физиологического взаимодействия микроэлементов и фитогормонов в растении картофеля // V съезд общества физиологов России. М., 2003. С. 155.
9. *Мокронос А.Т.* Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. М.: Наука, 1983. 64 с.
10. *Якушкина Н.И., Скоробогатова И.В., Похлебаев С.М., Ростунов А.А., Гуревич А.С.* Роль фитогормонов в регуляции процесса фотосинтеза // Интродукция, акклиматизация и культивация растений / Под ред. Гуревича А.С. Калининград: КГУ, 1996. С. 57-70.
11. *Коф Э.М., Виноградова И.А., Ветрова Е.В.* Фотосинтетические пигменты, фитогормоны и продуктивность геноформ гороха, контрастных по морфотипу листа // IV съезд общества физиологов растений России. Тез. док. М., 1999. С. 64.
12. *Сказкин Ф.Д., Ловчинская Е.И., Миллер М.С., Аникее В.В.* Практикум по физиологии растений. М.: Советская наука, 1958. 339 с.
13. *Пузина Т.И., Сорокина Г.И.* Влияние условий минерального питания на активность гормонов в формирующихся клубнях картофеля // Рост растений и пути его регулирования / Под ред. Якушкиной Н.И. М.: МОПИ, 1981. С. 89-93.
14. *Сорокина Г.И., Емельянова В.М.* Влияние микроэлементов на потребление и вынос питательных веществ картофелем в зависимости от уровня минерального питания // Влияние условий минерального питания на процессы роста и развития сельскохозяйственных культур / Под ред. Сорокиной Г.И. Курск: КГПИ, 1983. С. 29-36.

15. Власов П.В., Мазин В.В., Турецкая Р.Х., Гуськов А.В., Комизерко Е.И., Ложникова В.Н., Янина Л.А., Коф Э.М., Конопская Л.Н., Шарипов Г.Д., Филонова В.П., Кефели В.И. Комплексный метод определения природных регуляторов роста. Первичный анализ незрелых семян кукурузы на активность свободных ауксинов, гиббереллинов и цитокининов с помощью биотестов // Физиология растений. 1979. Т. 26. В. 3. С. 648-655.
16. Мазин В.В., Шашкова Л.С., Андреев Л.Н. Специфичность влияния кинетина на образование амарантина у щирицы (*Amarantus caudatus* L.) и на рост каллюса семядоли сои (*Glycine soja* L.) // Доклады АН СССР. 1976. Т.231. № 2. С. 506-509.
17. Frankland B., Wareing P. Effect of gibberellic acid on hypocotyl growth of lettuce seedlings // Nature. 1960. V. 185. № 4706. P. 255-256.
18. Кефели В.И., Турецкая Р.Х., Коф Э.М. Определение биологической активности свободных ауксинов и ингибиторов роста в растительном материале // Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. М., 1973. С. 7-21.
19. Kriedemann P.B., Loveys B.R., Fuller G.L., Leopold A.C. Abscisic acid and stomatal regulation // Plant Physiol. 1972. V. 49. P. 842-847.
20. Петрова В.Н. Абсцизовая кислота – гормон растений // Ботанический журнал. 1976. Т.61. № 7. С. 1004-1016.
21. Таланова В.В., Титов А.Ф. Влияние экзогенной АБК на устойчивость растений огурца и томата к низким температурам // Регуляторы роста и развития растений в биотехнологиях. М.: МСХА, 2001. С. 66-67.
22. Audus L.A. Plant growth substances. London, 1972. 510 p.
23. Гудвин Г., Мерсер Э. Введение в биохимию растений. М.: Мир, 1986. 312 с.
24. Кефели В.И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М.: Наука, 1974. 253 с.
25. Якушкина Н.И. Особенности гормонального регулирования роста и развития растений // Рост растений и пути его регулирования / Под ред. Якушкиной Н.И. М.: МОПИ, 1980. С. 3-12.
26. Полевой В.В. Фитогормоны. Л.: ЛГУ, 1982. 249 с.
27. Авакян Э.Р., Логвина Т.Б., Ольховая К.К. Анатомо-морфологические исследования сортов риса с различной устойчивостью к пирикулярриозу // Регуляторы роста и развития растений в биотехнологиях. М.: МСХА, 2001. - С. 8.
28. Таланова В.В., Акимова Т.В., Титов А.Ф. Динамика содержания АБК в листьях и корнях проростков огурца и их теплоустойчивости под влиянием общего и локального прогрева // Физиология растений. 2003. Т. 50. N 1. С. 100-104.

29. *Скоробогатова И.В., Живухина Г.М.* Влияние гиббереллина и хлорхолинхлорида на фотосинтетический аппарат и рост растений ячменя // Рост растений и его регуляция / Под ред. Якушкиной Н.И. М.: МОПИ, 1984. С. 18-25.
30. *Батукаев А.А., Смирнов К.В.* Влияние гиббереллина на содержание хлорофилла и чистую продуктивность фотосинтеза в семенных сортах винограда // Виноград и вино России. 2000. Спец. выпуск С. 38-39.
31. *Pauls R.P., Thompson J.E.* Effect of cytokinins and antioxidants on the susceptibility of membranes to ozone damage // *Plant and Cell Physiol.* 1982. V. 23. № 5. P. 821-832.
32. *Бахтенко Е.Ю.* Роль фитогормонов в процессах адаптации растений к затоплению и засухе // *Фитофизиология: перспективные исследования, связь с другими науками.* Тамбов, 2001. С. 142-145.
33. *Buschmann C., Lichtenthaler H.K.* Hill activity and P-700 concentration of chloroplasts isolated from redish seedlings treated with β -indoleacetic acid, kinetin or gibberellic acid // *Z. Naturforsch.* 1977. V. 32(c). № 9-10. P. 798-802.
34. *Saniewski M., Kawa-Miszczak L., Wegrzynowicz-Lesiak E.* Hormonalna regulacja wzrostu i rozwoju ozdobnych roslin cebulowych // *Zeszyty nauk. Inst. Sadown. Kwiac. Skierniewice.* 2000. T. 7. S. 37-48.
35. *Курсанов А.Л., Кулаева О.Н., Микулович Т.П.* Взаимодействие фитогормонов и их влияние на рост изолированных семядолей // *Физиология растений.* 1969. Т. 16. В. 4. С. 680-686.
36. *Климов Ю.Н.* Исследование содержания и соотношения фитогормонов в органах картофеля на основе степенных моделей в зависимости от исходных и прогнозируемых фаз онтогенеза // *Регуляторы роста и развития растений в биотехнологиях.* М.: МСХА, 2001. С. 37.
37. *Burrows W.T.* Cytokinins // *Biochem. Soc. Trans.* 1978. V. 60. № 6. P. 1395-1400.
38. *Кефели В.И.* Торможение роста и развития в онтогенезе растений // *Гормональная регуляция онтогенеза растений* М., 1984. С. 101-116.

CHANGE OF POTATOES PLANTS HORMONAL BALANCE UNDER PREPLANTING TREATMENT OF MOTHER TUBERS BY COPPER SULPHATE

A.S.Gurevich

The influence of preplanting treatment of tubers by copper sulphate on the potatoes plants hormonal balance in ontogenesis was researched. It was showed, that under copper action the support of gibberellins decrease, and the support of abscisins and cytocinins increase in potatoes plants leafs on the opening stages of ontogenesis. But then the support of abscisins decrease, and the support of gibberellins increase. The role of hormones in the promotion of plants production under copper action, and the role of stress in investigated phenomenons is discussing.

potatoes, micronutrients, hormones, stress, productivity

Сведения об авторе

А.С. Гуревич, кандидат биологических наук.
Калининградский государственный технический университет.
Тел. раб.: 21-08-47. Адрес: 236013, г. Калининград, ул. Славянская, д. 59, кв. 2.
E-mail: agro@klgtu.ru.

A.S.Gurevich, Candidate of Biological Sciences.
The Kaliningrad state technical university
Phone: 21-08-47. Address: 236013, Russian Federation, Kaliningrad, Slavianskaya st.
59-2.
E-mail: agro@klgtu.ru.