

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.1 + 585.5

doi:10.21685/2307-9150-2021-1-1

Изменение содержания ионов K^+ , Ca^{2+} , Na^+ в листьях и корнях растений при смене реакции почвенной среды

О. З. Еремченко¹, О. А. Четина², А. К. Арисова³, Н. Д. Ванышева⁴

^{1,2,3,4}Пермский государственный национальный исследовательский университет,
Пермь, Россия

¹eremch@psu.ru, ²chetoks@gmail.com, ³nast483@bk.ru, ⁴nata98van@gmail.com

Аннотация. *Актуальность и цели.* Устойчивость растений к неблагоприятным условиям определяется их биологическими особенностями и зависит от свойств почвы. Влияние pH почвенной среды на минеральное питание растений остается актуальной проблемой в связи с подкислением ранее известкованных почв и техногенным подщелачиванием. Цель исследований – определить содержание ионов Ca^{2+} , K^+ , Na^+ в корнях и листьях пшеницы яровой (*Triticum aestivum* L.), ржи посевной (*Secale cereale* L.) и гороха посевного (*Pisum sativum* L.) при изменении реакции среды в дерново-подзолистой почве. *Материалы и методы.* Для эксперимента использовали дерново-подзолистую почву (слой 0–10 см) с pH = 5,2. Нейтрализацию почвы (до pH = 7,3) провели путем внесения $CaCO_3$. Для формирования щелочной среды (до pH = 8,4) добавили Na_2CO_3 , после этого относительное содержание натрия в почве составило 0,2 %. Предварительно замоченные семена растений высадили в контейнеры с умеренно увлажненной почвой. Пшеницу и рожь выращивали в течение 8 дней, горох – в течение 18 дней. Концентрацию ионов Ca^{2+} , K^+ , Na^+ определяли методом пламенной фотометрии после озоления сухой навески листьев и корней растений. *Результаты.* При выращивании на кислой почве в листьях пшеницы и гороха установлено пониженное содержание ионов K^+ , возможно, это обусловлено блокировкой алюминием транспортных каналов в корневой системе. В опыте на щелочной слабозасоленной почве в пшенице и горохе также наблюдается уменьшение содержания ионов K^+ , связанное, по-видимому, с нарушениями процессов селективного поглощения ионов корнями. В листьях и корнях злаков на кислой и особенно на щелочной почве отмечается усиленное накопление ионов Ca^{2+} , которое можно рассматривать как реакцию приспособления к неблагоприятной среде. На фоне общего накопления ионов Na^+ в листьях и корнях растений, выращенных на щелочной слабозасоленной почве, проростки ржи отличаются меньшими нарушениями Na/K обмена. *Выводы.* При смене реакции среды в дерново-подзолистой почве отмечены изменения в содержании катионов, обусловленные как нарушениями минерального питания, так и адаптивными процессами в растениях. Избирательное накопление катионов свидетельствует об особенностях функционирования у растений высокоселективных каналов и переносчиков ионов.

© Еремченко О. З., Четина О. А., Арисова А. К., Ванышева Н. Д., 2021. Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 License / This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License.

Ключевые слова: пшеница, рожь, горох, кислые и щелочные почвы, селективное поглощение катионов

Для цитирования: Еремченко О. З., Четина О. А., Арисова А. К., Ванышева Н. Д. Изменение содержания ионов K^+ , Ca^{2+} , Na^+ в листьях и корнях растений при смене реакции почвенной среды // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2021. № 1. С. 3–15. doi:10.21685/2307-9150-2021-1-1

Changes of K^+ , Ca^{2+} , Na^+ ions content in plant leaves and roots during change of soil medium reaction

O.Z. Eremchenko¹, O.A. Chetina², A.K. Arisova³, N.D. Vanysheva⁴

^{1,2,3,4}Perm State University, Perm, Russia

¹eremch@psu.ru, ²chetoks@gmail.com, ³nast483@bk.ru, ⁴nata98van@gmail.com

Abstract. Background. The resistance of plants to adverse conditions is determined by their biological characteristics and depends on the properties of the soil. The effect of the soil environment pH on the mineral nutrition of plants remains an urgent problem due to acidification of previously calcined soils and man-made alkalization. The purpose of the studies is to determine the content of Ca^{2+} , K^+ , Na^+ ions in the roots and leaves of spring wheat (*Triticum aestivum* L.), sown rye (*Secale cereale* L.) and sown peas (*Pisum sativum* L.) when the reaction of the medium in sod-podzolic soil changes. **Materials and methods.** For the experiment, sod-podzolic soil (layer 0–10 cm) with pH = 5,2 was used. Soil neutralization (to pH = 7,3) was carried out by adding $CaCO_3$. To form an alkaline medium (up to pH = 8,4), Na_2CO_3 was added, after which the relative sodium content in the soil was 0,2 %. Soaked plant seeds were planted in containers with moderately humid soil. Wheat and rye were grown for 8 days, peas for 18 days. The concentration of Ca^{2+} , K^+ , Na^+ was established by flame photometry after the dry suspension of leaves and roots of plants. **Results.** When growing on acidic soil in wheat and pea leaves, a reduced content of K^+ ions was established. Perhaps this is due to the blocking of transport channels in the root system by aluminum. A decrease in K^+ ion content is also observed in the alkaline low saline soil test in wheat and peas. This is most likely due to disruptions in the processes of selective absorption of ions by the roots. In the leaves and roots of cereals on acidic and, especially, on alkaline soil, there is an increased accumulation of Ca^{2+} ions. This can be seen as a reaction of adapting to an unfavourable environment. Against the background of the general accumulation of Na^+ ions in the leaves and roots of plants grown on alkaline slightly saline soil, rye seedlings are characterized by less disorders of Na/K exchange. **Conclusions.** When changing the reaction of the medium in sod-podzolic soil, changes in the content of cations were noted, due to both disturbances in mineral nutrition and adaptive processes in plants. Selective accumulation of cations indicates the peculiarities of functioning in plants of highly selective channels and ion transporters.

Keywords: wheat, rye, peas, acidic and alkaline soils, selective absorption of cations

For citation: Eremchenko O.Z., Chetina O.A., Arisova A.K., Vanysheva N.D. Changes of K^+ , Ca^{2+} , Na^+ ions content in plant leaves and roots during change of soil medium reaction. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2021;1:3–15. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2021-1-1

Введение

К наиболее актуальным проблемам физиологии растений относится понимание механизмов устойчивости растений к факторам окружающей среды.

Для возделывания большинства сельскохозяйственных растений неблагоприятны почвы с кислой и щелочной реакцией среды. Нейтрализация кислых почв путем известкования – основной прием повышения их плодородия. Но за последние два десятилетия в пахотном фонде страны доля кислых почв увеличилась на 2 %, что связано с резким уменьшением площади известкования, восстановлением кислотности ранее известкованных почв, а также с возвратом в сельскохозяйственный оборот части залежных кислых почв [1].

Техногенные выбросы предприятий и автотранспорта могут смещать реакцию почвенной среды в щелочную сторону [2]. Масштабы ощелачивания почв в мире будут увеличиваться в связи с глобальным потеплением, аридизацией климата, процессами опустынивания ландшафтов и развитием вторичного засоления почв.

В классических трудах по минеральному питанию растений отмечено, что подкисление корневой среды приводит к увеличению поглощения анионов, а подщелачивание стимулирует поглощение катионов [3]. В то же время известно, что устойчивость зависит от вида растений и свойств почвы. По этой причине является актуальной оценка последствий влияния разной реакции почвенной среды на минеральное питание сельскохозяйственных растений. Цель исследований – определить содержание ионов Ca^{2+} , K^+ , Na^+ в корнях и листьях пшеницы яровой (*Triticum aestivum* L.), ржи посевной (*Secale cereale* L.) и гороха посевного (*Pisum sativum* L.) при изменении реакции среды в дерново-подзолистой почве. Выбор изучаемых показателей обусловлен сложными взаимоотношениями катионов при поглощении корневой системой и разной их доступностью для растений в почвах с неблагоприятной реакцией среды.

Материалы и методы

Для эксперимента использовали дерново-подзолистую почву (слой 0–10 см) с pH = 5,2. Нейтрализацию почвы (до pH = 7,3) провели путем внесения карбоната кальция CaCO_3 . Дозу внесения (1,5 г/100 г почвы) рассчитали по величине насыщенности почвы водородом и алюминием (гидролитическая кислотность). Формирование щелочной среды (до pH = 8,4) провели путем добавления в почву карбоната натрия Na_2CO_3 из расчета 0,45 г/100 г почвы. После внесения соды относительное содержание натрия составило 0,2 %, что позволяет считать почву слабозасоленной. Реакцию почвенной среды контролировали путем измерения на иономере «ЭКОТЕСТ-120» (Россия).

В качестве объекта исследования использовали пшеницу яровую (*Triticum aestivum* L.) сорта Горноуральский, рожь посевную (*Secale cereale* L.) сорта Фаленская-4 и горох посевной (*Pisum sativum* L.) сорта Ямальский РС I.

Предварительно замоченные семена растений высадили в умеренно увлажненную почву (влажность 60 % от полной влагоемкости) в контейнеры размером 16 × 12 × 7 см. Исследуемые культуры выращивали при температуре 23 °C и длине светового дня – 18 ч; пшеницу и рожь в течение – 8 дней, горох – в течение 18 дней. Полив проводили дистиллированной водой, поддерживая влажность около 60 % от полной влагоемкости почвы.

Для определения ионов Ca^{2+} , K^+ , Na^+ сухую навеску листьев и корней растений озолили при температуре 500 °C; золу растворили соляной кислотой,

концентрацию катионов установили методом пламенной фотометрии на ФПА-2.

Биологическая и аналитическая повторность определения показателей – трехкратная. Сравнение выборок провели дисперсионным методом с применением критерия Краскела – Уоллиса; значимыми считали различия между сравниваемыми средними величинами с доверительной вероятностью 95 % и выше ($P < 0,05$). В тексте статьи результаты сравнения содержания ионов (%) приведены только в случае достоверных различий.

Результаты

Содержание катионов в листьях растений

Пшеница. При выращивании на нейтральной почве листья пшеницы содержали наибольшее количество K^+ (рис. 1). В варианте опыта с кислой почвой среднее количество K^+ меньше на 23 %, а на щелочной почве – на 44 %, чем в листьях пшеницы на нейтральной почве.

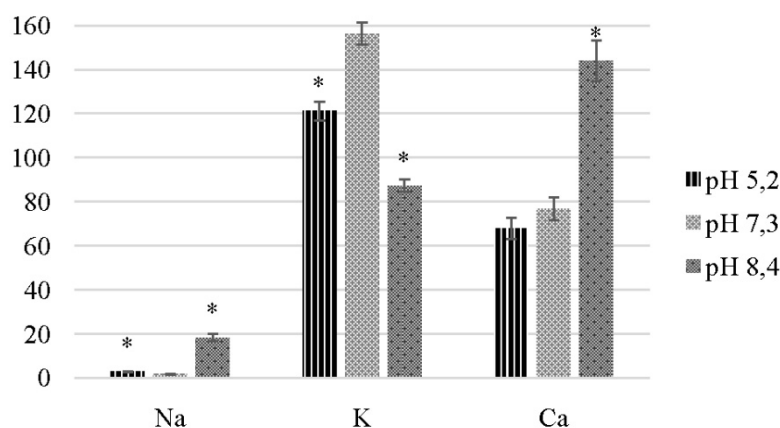


Рис. 1. Содержание катионов в листьях пшеницы, мг/100 г сухой массы:

* – значимые различия с содержанием катиона в растениях на нейтральной почве, выявленные с помощью критерия Краскела – Уоллиса при уровне $P < 0,05$

В листьях пшеницы, выращенной на кислой и нейтральной почве, в содержании Ca^{2+} не выявлено значимых различий. На щелочной почве аккумуляция этих ионов у пшеницы возросла и стала выше в среднем почти на 50 %, по сравнению с растениями на нейтральной почве.

Листья пшеницы аккумулировали меньше всего Na^+ в эксперименте с нейтральной почвой; на кислой почве они содержали немного Na^+ , но все же его среднее количество превысило (на 61 %) уровень содержания в листьях на кислой почве. В варианте опыта со щелочной слабозасоленной почвой пшеница накапливала Na^+ в 6,7 раза больше, чем при выращивании на нейтральной почве.

Рожь. В листьях ржи, выращенной на кислой почве, наблюдалось наибольшее накопление K^+ (рис. 2); среднее содержание было выше на 27 %, по сравнению с растениями на нейтральной почве. У растений на нейтральной и щелочной почвах значимых различий в содержании K^+ не установлено.

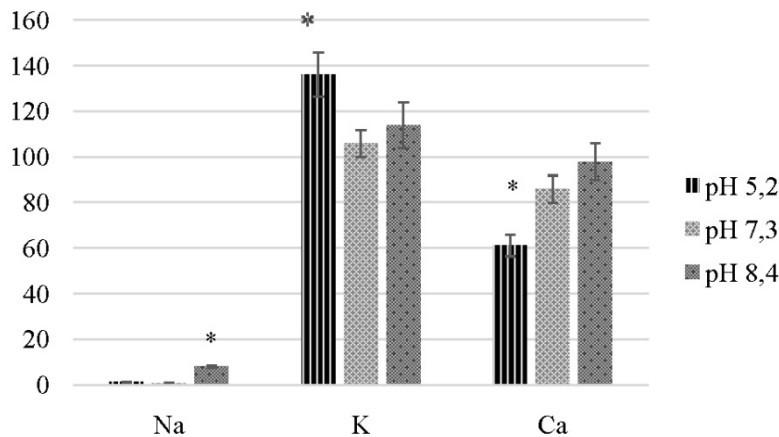


Рис. 2. Содержание катионов в листьях ржи, мг/100 г сырой массы:

* – значимые различия с содержанием катиона в растениях на нейтральной почве, выявленные с помощью критерия Краскела – Уоллиса при уровне $P < 0,05$

Наименьшее количество Ca^{2+} отмечено в листьях ржи, выращенной на кислой почве; среднее содержание ниже на 29 %, чем в растениях на нейтральной почве. В вариантах опыта с нейтральной и щелочной почвой у растений ржи значимых различий в содержании Ca^{2+} не установлено.

Растения ржи на кислой и нейтральной почве не отличались по количеству Na^+ в листьях. Аккумуляция Na^+ существенно возросла у ржи в варианте со щелочной слабозасоленной почвой, среднее содержание натрия в 11 раз превысило его накопление в листьях на нейтральной почве.

Горох. В листьях гороха наибольшее количество K^+ отмечено на нейтральной почве (рис. 3). При выращивании на кислой почве среднее содержание K^+ снижено на 20 %, а на щелочной почве – на 41 %, по сравнению с растениями в опыте с нейтральной почвой.

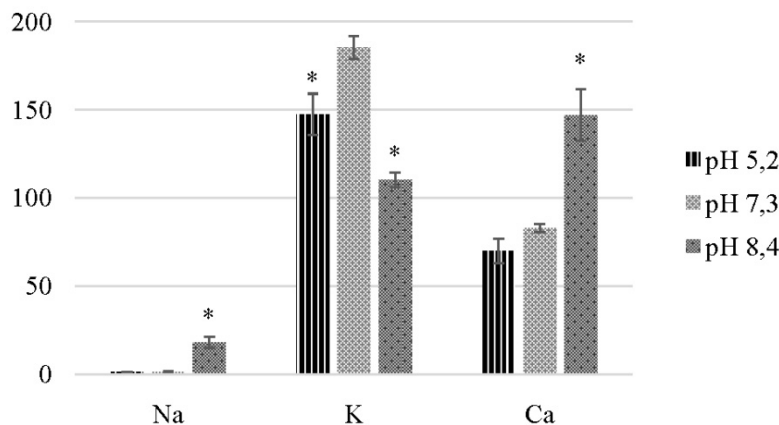


Рис. 3. Содержание катионов в листьях гороха, мг/100 г сырой массы:

* – значимые различия с содержанием катиона в растениях на нейтральной почве, выявленные с помощью критерия Краскела – Уоллиса при уровне $P < 0,05$

В листьях гороха, выращенного на кислой и нейтральной почвах, в накоплении Ca^{2+} значимых различий не установлено. Но растения на щелочной

почве аккумулировали в листьях в среднем на 79 % больше Ca^{2+} , чем растения на нейтральной почве.

У растений в варианте опыта с кислой и нейтральной почвой значимых различий в количестве Na^+ не отмечено. На щелочной слабозасоленной почве в листьях гороха среднее содержание Na^+ в 13 раз выше, чем у растений на нейтральной почве.

Содержание катионов в корнях растений

Пшеница. В корнях пшеницы больше всего ионов K^+ аккумулировалось в варианте опыта с кислой почвой (рис. 4), в среднем на 20 % выше, чем в варианте с нейтральной почвой. При выращивании на щелочной почве количество K^+ было наименьшим, на 49 % ниже содержания в корнях на нейтральной почве.

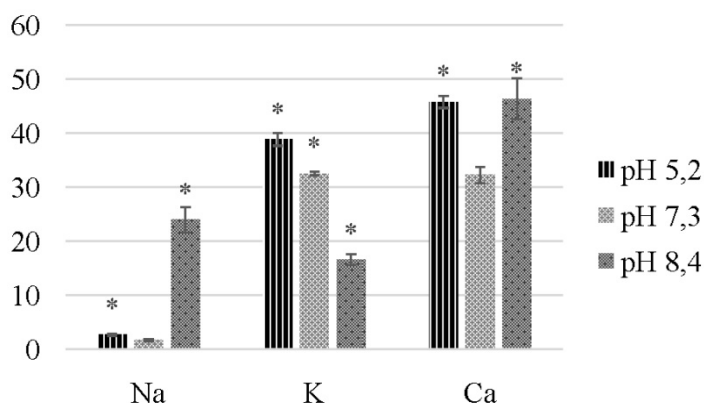


Рис. 4. Содержание катионов в корнях пшеницы, мг/100 г сырой массы:

* – значимые различия с содержанием катиона в растениях на нейтральной почве, выявленные с помощью критерия Краскела – Уоллиса при уровне $P < 0,05$

Наименьшее количество ионов Ca^{2+} в корнях пшеницы наблюдали при выращивании на нейтральной почве. По сравнению с этим уровнем в вариантах опыта с кислой и щелочной почвой среднее накопление Ca^{2+} выше на 42–44 %.

Пониженной аккумуляцией ионов Na^+ характеризовались корни пшеницы на нейтральной почве; на кислой почве среднее количество этих ионов выше на 68 %, а на щелочной слабозасоленной почве возросло в 14 раз.

Рожь. В корнях ржи наибольшее содержание ионов K^+ отмечено при выращивании на кислой почве (рис. 5), в среднем на 90 % выше, чем в растениях на нейтральной почве. В варианте опыта со щелочной почвой растения накапливали K^+ на 19 % больше, чем растения на нейтральной почве.

Наименьшее количество ионов Ca^{2+} в корнях ржи наблюдали при выращивании на нейтральной почве. По сравнению с этим уровнем в вариантах опыта с кислой и щелочной почвой среднее накопление Ca^{2+} выше на 42–43 %.

Аккумуляция ионов Na^+ понижена в корнях ржи на нейтральной почве; при выращивании на кислой почве их количество увеличилось в 2 раза, а на щелочной слабозасоленной почве – в 12 раз.

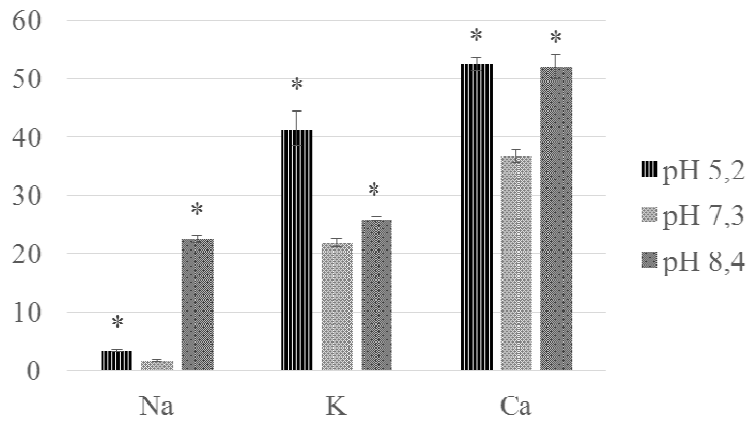


Рис. 5. Содержание катионов в корнях ржи, мг/100 г сырой массы:

* – значимые различия с содержанием катиона в растениях на нейтральной почве, выявленные с помощью критерия Краскела – Уоллиса при уровне $P < 0,05$

Горох. Наименьшее количество K^+ содержали корни гороха на кислой почве (рис. 6), в среднем на 87 % ниже, чем растения на нейтральной почве. По содержанию ионов калия в корнях на нейтральной и щелочной почвах значимых различий не выявлено.

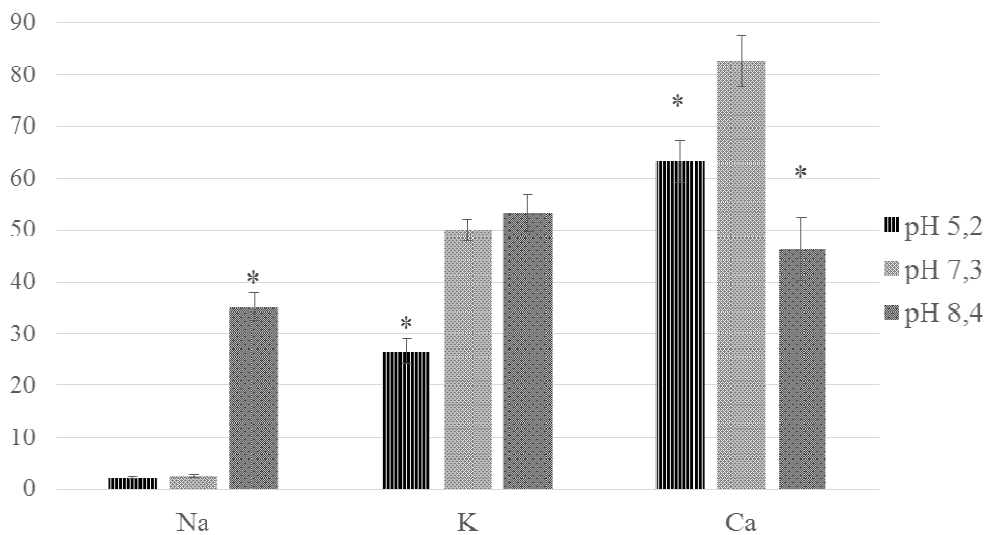


Рис. 6. Содержание катионов в корнях гороха, мг/100 г сырой массы:

* – значимые различия с содержанием катиона в растениях на нейтральной почве, выявленные с помощью критерия Краскела – Уоллиса при уровне $P < 0,05$

Больше всего ионов Ca^{2+} аккумулировали корни гороха на нейтральной почве. На кислой почве их среднее количество снижено на 23 %, а на щелочной почве – на 44 %, по сравнению с содержанием в корнях на нейтральной почве.

В корнях гороха, выращенного на кислой и нейтральной почвах, по количеству ионов Na^+ не установлено значимых различий. На щелочной слабозасоленной почве аккумуляция Na^+ в среднем возросла почти в 14 раз, по сравнению с растениями на нейтральной почве.

Проведенные эксперименты показали некоторые изменения в соотношении катионов в листьях и корнях растений в зависимости от реакции почвенной среды. В листьях исследуемых растений в вариантах опыта с кислой почвой катионы по степени накопления распределяются в ряд: $K^+ > Ca^{2+} \gg Na^+$; в эксперименте после известкования почвы этот ранжированный ряд сохраняется.

Выращенные на щелочной слабозасоленной почве растения усиленно накапливали в листьях Ca^{2+} ; в листьях пшеницы и гороха ионов Ca^{2+} содержалось больше, чем K^+ ($Ca^{2+} > K^+ > Na^+$). Следует отметить, что в листьях ржи на щелочной почве количество Na^+ было в 2 раза ниже по сравнению с остальными двумя видами растений, а между количеством K^+ и Ca^{2+} не было выявлено значимых различий ($K^+ = Ca^{2+} > Na^+$).

В корнях пшеницы, произрастающей на кислой почве, исследуемые катионы по уровню накопления распределяются в следующий ряд: $Ca^{2+} > K^+ \gg Na^+$. После нейтрализации почвенной кислотности этот ранжированный ряд изменяется: $K^+ = Ca^{2+} \gg Na^+$. После ошелачивания почвы в корнях пшеницы содержание Na^+ превышает количество ионов калия: $Ca^{2+} > Na^+ > K^+$.

В корнях ржи в вариантах с кислой и нейтральной почвой накапливается больше ионов Ca^{2+} ($Ca^{2+} > K^+ \gg Na^+$), на щелочной слабозасоленной почве значения количества одновалентных катионов в ранжированном ряду сближаются: $Ca^{2+} > K^+ \geq Na^+$.

В корнях гороха, выращенного на кислой и нейтральной почвах, катионы по содержанию образуют ранжированный ряд: $Ca^{2+} > K^+ \gg Na^+$. На щелочной почве из-за снижения количества кальция отмечаются следующие изменения: $K^+ > Ca^{2+} \geq Na^+$.

Обсуждение

В наших экспериментах при смене реакции почвенной среды изменилось количество ионов калия, натрия и кальция в листьях и корнях растений. На кислой почве в листьях пшеницы, в листьях и корнях гороха содержалось меньшее количество ионов K^+ , по сравнению с таковым в растениях на нейтральной почве. Кислые почвы характеризуются большим содержанием подвижного алюминия, который снижает эффективность работы K^+ -каналов в мембранах растительных клеток [5]. Однако в листьях ржи, выращенной на кислой почве отмечается усиленное накопление ионов K^+ . Стимулирующее воздействие кислой среды, возможно, обусловлено изменением поглощательной способности корневой системы. Так, например, в корнях ячменя при уменьшении pH возрастала проводимость калиевых селективных каналов клеточных мембран [6]. Разная реакция исследуемых растений на подкисление почвы, прежде всего, связана с их биологическими особенностями. Сельскохозяйственные культуры отличаются не только по своей толерантности к кислой реакции среды, но и по специфической толерантности к ионам алюминия [7].

Несмотря на то, что в почву с нейтральной реакцией среды был внесен карбонат кальция, усиленное накопление ионов Ca^{2+} в этом эксперименте нами не установлено. Только в листьях ржи и корнях гороха, по сравнению с выращиванием на кислой почве, выявлено некоторое повышение. В корнях злаков на кислой почве наблюдается повышенное накопление ионов Ca^{2+} ,

по сравнению с экспериментом на нейтральной почве. Цитозольный кальций содействует формированию сигнальной сети растительной клетки. На многих растительных объектах показано повышение устойчивости тканей и интактных растений к неблагоприятным факторам под действием экзогенного кальция [8]. Вероятно, выявленное в нашем эксперименте усиленное накопление кальция в корнях пшеницы и ржи указывает на существование адаптивных реакций растений к условиям кислой почвенной среды.

В эксперименте с кислой и нейтральной почвой у всех растений в листьях и корнях выявлено низкое содержание ионов натрия, что, на наш взгляд, связано с известной низкой физиологической потребностью растений в этом элементе. Однако листья и корни пшеницы и корни ржи, выращенные на кислой почве, отличаются повышенной аккумуляцией ионов Na^+ , по сравнению с растениями, выращенными на нейтральной почве. Возможно, в условиях недостатка катионов избирательное поглощение ионов Na^+ необходимо растениям для pH-регуляции внутренней среды.

Сравнительно более значимые изменения в содержании катионов установлены при выращивании растений на щелочной слабозасоленной почве. В листьях и корнях пшеницы и в листьях гороха существенно снизилось содержание ионов K^+ в эксперименте со щелочной почвой. Известно, что в цитоплазме клеток растений благодаря высокой селективности калиевых каналов концентрация ионов K^+ существенно превышает концентрацию ионов Na^+ . Имеются сведения о том, что щелочное засоление корневой среды нарушает проницаемость мембран, ионный баланс и селективную абсорбцию K^+/Na^+ [9, 10].

Растения ржи характеризуются меньшими нарушениями поглотительной способности в отношении калия на щелочной слабозасоленной почве, количество K^+ в листьях не отличается у растений, выращенных на щелочной слабозасоленной и нейтральной почве. В исследованиях Liu, Shi [11] отмечено, что при воздействии щелочных солей калий вносил основной вклад в регуляцию осмотического давления в клетках подсолнечника. Возможно, рожь характеризуется наличием калиевых каналов и калиевых переносчиков, селективность которых нарушается только при высокой концентрации Na^+ в окружающей среде [12].

На положительную роль кальция в адаптации не только к кислым, но и к щелочным почвам указывают данные по усиленному накоплению Ca^{2+} в органах злаков. Ионы кальция способны ингибировать неселективные ионные каналы [13]. Избирательное накопление Ca^{2+} злаками из кислой и щелочной дерново-подзолистой почвы, обедненной этим элементом, идет с затратами энергии. Эти данные соотносятся с результатами по ростовым показателям растений [4], когда более медленный рост позволяет освободить ресурсы (строительные блоки и энергию), необходимые для реализации защитной программы. Горох, выращенный на щелочной почве, отличается от злаков отсутствием общего накопления ионов Ca^{2+} , однако наблюдается их перераспределение в органах, а именно: снижение содержания в корнях и увеличение в листьях.

Внесение карбоната натрия Na_2CO_3 и ощелачивание дерново-подзолистой почвы способствуют значительному увеличению содержания ионов

Na^+ в органах пшеницы, ржи и гороха. При засолении корневой среды транспорт ионов Na^+ идет по электрохимическому градиенту через ионные каналы и (или) при участии переносчиков [12, 14]. В нашем эксперименте не представляется возможным отделить влияние слабого натриевого засоления от щелочности, однако имеются сведения о том, что щелочной стресс у растений развивается сильнее солевого стресса [15]. По этой причине мы не исключаем влияния щелочной реакции почвенной среды на баланс исследуемых катионов.

В отличие от галофитов [16] все три растения накапливали больше ионов Na^+ в корнях, чем в листьях. Рожь отличилась значительно меньшим содержанием ионов Na^+ в листьях, что, по-видимому, связано с более эффективным механизмом Na^+/K^+ транспорта, ограничивающего накопление токсичного натрия в надземной части растений. Способность некоторых сортов ячменя сдерживать поток ионов Na^+ из корней в надземную часть, ответственную за репродукцию, связывают с солеустойчивостью растений [17]. При засолении прикорневой среды в клетках корня растений может снижаться активность каналов для пассивного движения избыточных ионов и увеличиваться активность каналов (переносчиков), выводящих ионы из клетки [14].

При выращивании на кислой и щелочной почве потери надземной массы проростков ржи были ниже, чем у пшеницы и гороха [4]. Повышенная устойчивость ржи к неблагоприятной реакции прикорневой среды, вероятно, в некоторой степени связана с высокоселективным поглощением катионов.

Заключение

При смене реакции почвенной среды отмечены изменения в содержании и соотношении ионов K^+ , Ca^{2+} , Na^+ в листьях и корнях растений, обусловленные как нарушениями минерального питания, так и адаптивными процессами растений.

Пониженное содержание ионов K^+ в листьях пшеницы, в листьях и корнях гороха в эксперименте с кислой почвой, возможно, обусловлено блокировкой алюминием транспортных каналов клеток корня. При выращивании на щелочной слабозасоленной почве у пшеницы и гороха на фоне накопления ионов Na^+ наблюдается уменьшение содержания ионов K^+ , связанное, по-видимому, с нарушениями селективного поглощения этих катионов корнями.

Усиленное накопление ионов Ca^{2+} в органах злаков рассматривается нами как адаптивная реакция в процессе приспособления к кислым и особенно к щелочным почвам. Проростки ржи на щелочной слабозасоленной почве характеризовались наименьшими нарушениями Na/K обмена.

Процесс избирательного накопления катионов при смене реакции почвенной среды свидетельствует о существовании у растений высокоселективных каналов и переносчиков ионов.

Список литературы

1. Иванов А. Л., Столбовой В. С., Гребенников А. М. [и др.]. Ранжирование кислых почв по приоритетности проведения известкования в Российской Федерации // Бюллетень Почвенного института имени В. В. Докучаева. 2020. Вып. 103. С. 168–187.

2. Ларионов М. В. Агрохимическая характеристика почв в пределах урбанизированных территорий Поволжья // Современные проблемы науки и образования. 2012. № 3. С. 307.
3. Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М. : Изд-во АН СССР, 1955. 512 с.
4. Боталова К. И., Еремченко О. З. Содержание органических кислот в *Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L. и *Pisum sativum* L. при выращивании на кислой и щелочной почвах // Вестник Воронежского государственного университета. Сер.: Химия. Биология. Фармация. 2020. № 4. С. 35–40.
5. Gassmann W., Schroeder J. I. Inward-rectifying K⁺-channels in root hairs of wheat (a mechanism of aluminium-sensitive low-affinity K⁺ uptake and membrane potential control // Plant Physiol. 1994. № 105. P. 1399–1408.
6. Amtmann A., Jelitto T. C., Sanders D. K⁺-Selective Inward-Rectifying Channel and Apoplastic pH in Barley Roots // Journal of Plant Physiology. 1999. Vol. 119. P. 331–338.
7. Пухальская Н. В. Проблемные вопросы алюминиевой токсичности // Агрохимия. 2005. № 8. С. 70–82.
8. Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. Киев : Основа, 2010. 352 с.
9. Guo R., Yang Z., Li F. [et al.]. Comparative metabolic responses and adaptive strategies of wheat (*Triticum aestivum*) to salt and alkali stress // BMC Plant Biology. 2015. T. 15, № 170. URL: bmcplantbiol.biomedcentral.com
10. Latef A. A. A., Tran L. S. Impacts of Priming with Silicon on the Growth and Tolerance of Maize Plants to Alkaline Stress // Front. Plant Sci. 2016. Vol. 7.
11. Liu J., Shi D.-C. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, inorganic ion and organic acid accumulations of sunflower in responses to salt and salt-alkaline mixed stress // Photosynthetica. 2010. Vol. 48 (1). P. 127–134.
12. Chen Z., Pottosin I. I., Cuin T. A. [et al.]. Root Plasma Membrane Transporters Controlling K⁺/Na⁺ Homeostasis in Salt-Stressed Barley // Plant Physiology. 2007. Vol. 145. P. 1714–1725.
13. Bressan R. A., Hasegawa P. M., Pardo J. M. Plants use calcium to resolve salt stress // Trends Plant Sci. 1998. Vol. 3. P. 411, 412.
14. Веселов Д. С., Маркова И. В., Кудоярова Г. Р. Реакция растений на засоление и формирование устойчивости // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127, № 5. С. 482–493.
15. Lv B. S., Li X. W., Ma H. Y. [et al.]. Differences in Growth and Physiology of Rice in Response to Different Saline-Alkaline Stress Factors // Agron. J. 2013. Vol. 105. P. 1119–1128.
16. Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С. Структурные и физиолого-биохимические аспекты солеустойчивости галофитов // Физиология растений. 2017. Т. 64, № 4. С. 251–265.
17. Леонова Т. Г., Гончарова Э. А., Ходоренко А. В., Бабаков А. В. Солеустойчивые и солечувствительные сорта ячменя и их характеристика // Физиология растений. 2005. Т. 52, № 6. С. 876–881.

References

1. Ivanov A.L., Stolbovoy V.S., Grebennikov A.M. [et al.]. Ranking of acidic soils according to the priority of liming in the Russian Federation. *Byulleten' Pochvennogo instituta imeni V. V. Dokuchaeva* = Bulletin of V. V. Dokuchaev Soil Science Institute. 2020;103:168–187. (In Russ.)
2. Larionov M.V. Agrochemical characteristics of soils within the urbanized territories of the Volga region. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya* = Contemporary issues of science and education. 2012;3:307. (In Russ.)

3. Sabinin D.A. *Fiziologicheskie osnovy pitaniya rasteniy* = Physiological bases of plant nutrition. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1955:512. (In Russ.)
4. Botalova K.I., Eremchenko O.Z. The content of organic acids in *Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L. and *Pisum sativum* L. growing on acidic and alkaline soils. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Khimiya. Biologiya. Farmatsiya* = Bulletin of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy. 2020;4: 35–40. (In Russ.)
5. Gassmann W., Schroeder J.I. Inward-rectifying K^+ -channels in root hairs of wheat (a mechanism of aluminium-sensitive low-affinity K^+ uptake and membrane potential control. *Plant Physiol.* 1994;105:1399–1408.
6. Amtmann A., Jelitto T.C., Sanders D. K^+ -Selective Inward-Rectifying Channel and Apoplastic pH in Barley Roots. *Journal of Plant Physiology.* 1999;119:331–338.
7. Pukhal'skaya N.V. Issues of aluminum toxicity. *Agrokhimiya* = Agrochemistry. 2005;8: 70–82. (In Russ.)
8. Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V. *Formirovanie adaptivnykh reaktsiy rasteniy na deystvie abioticheskikh stressorov* = Formation of adaptive plant responses to the action of abiotic stressors. Kiev: Osnova, 2010:352.
9. Guo R., Yang Z., Li F. [et al.]. Comparative metabolic responses and adaptive strategies of wheat (*Triticum aestivum*) to salt and alkali stress. *VMS Plant Biology.* 2015; 15(170). Available at: bmcplantbiol.biomedcentral.com
10. Latef A.A.A., Tran L.S. Impacts of Priming with Silicon on the Growth and Tolerance of Maize Plants to Alkaline Stress. *Front. Plant Sci.* 2016;7.
11. Liu J., Shi D.-C. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, inorganic ion and organic acid accumulations of sunflower in responses to salt and salt-alkaline mixed stress. *Photosynthetica.* 2010;48(1):127–134.
12. Chen Z., Pottosin I.I., Cuin T.A. [et al.]. Root Plasma Membrane Transporters Controlling K^+/Na^+ Homeostasis in Salt-Stressed Barley. *Plant Physiology.* 2007;145: 1714–1725.
13. Bressan R.A., Hasegawa P.M., Pardo J.M. Plants use calcium to resolve salt stress. *Trends Plant Sci.* 1998;3:411,412.
14. Veselov D.S., Markova I.V., Kudoyarova G.R. Plant response to salinity and resistance formation. *Uspekhi sovremennoy biologii* = Advances in modern biology. 2007;127(5): 482–493. (In Russ.)
15. Lv B.S., Li X.W., Ma H.Y. [et al.]. Differences in Growth and Physiology of Rice in Response to Different Saline-Alkaline Stress Factors. *Agron. J.* 2013;105:1119–1128.
16. Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S. Structural and physiological, biological and chemical aspects of salt tolerance of halophytes. *Fiziologiya rasteniy* = Plant physiology. 2017;64(4):251–265. (In Russ.)
17. Leonova T.G., Goncharova E.A., Khodorenko A.V., Babakov A.V. Salt tolerance and salt sensitive barley varieties and their characteristics. *Fiziologiya rasteniy* = Plant physiology. 2005;52(6):876–881. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Ольга Зиновьевна Еремченко

доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой физиологии растений и экологии почв, Пермский государственный национальный исследовательский университет (Россия, г. Пермь, ул. Букирева, 15)

E-mail: eremch@psu.ru

Olga Z. Eremchenko

Doctor of biological sciences, professor, head of the sub-department of plant physiology and soil ecology, Perm State University (15 Bukireva street, Perm, Russia)

Оксана Александровна Четина

кандидат биологических наук, доцент
кафедры физиологии растений
и экологии почв, Пермский
государственный национальный
исследовательский университет
(Россия, г. Пермь, ул. Букирева, 15)

E-mail: chetoks@gmail.com

Oksana A. Chetina

Candidate of biological sciences, associate
professor of the sub-department of plant
physiology and soil ecology, Perm State
University (15 Bukireva street, Perm,
Russia)

Анастасия Каримовна Арисова

аспирант, Пермский государственный
национальный исследовательский
университет (Россия, г. Пермь,
ул. Букирева, 15)

E-mail: nast483@bk.ru

Anastasia K. Arisova

Postgraduate student, Perm State
University (15 Bukireva street, Perm,
Russia)

Наталья Дмитриевна Ванышева

магистрант, Пермский государственный
национальный исследовательский
университет (Россия, г. Пермь,
ул. Букирева, 15)

E-mail: nata98van@gmail.com

Natalya D. Vanysheva

Master degree student, Perm State
University (15 Bukireva street, Perm,
Russia)

Поступила в редакцию / Received 17.12.2020

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 18.01.2021

Принята к публикации / Accepted 19.01.2021