

СОДЕРЖАНИЕ ОРГАНИЧЕСКИХ КИСЛОТ В *TRITICUM AESTIVUM* L., *SECALE CEREALE* L. И *PISUM SATIVUM* L. ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ НА КИСЛОЙ И ЩЕЛОЧНОЙ ПОЧВАХ

К. И. Боталова, О. З. Еремченко

ФГБОУ ВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»

Поступила в редакцию 17.09.2020 г.

Аннотация. В растения с момента прорастания семян поступают растворы с определенной активностью H^+ ; в связи с этим, несомненный интерес представляет метаболизм органических кислот при их выращивании на почвах с неблагоприятной реакцией среды. Цель работы – изучить содержание некоторых органических кислот (яблочной, лимонной, янтарной, щавелевой) в листьях *Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L. и *Pisum sativum* L. при выращивании на кислой почве (рН=5.2), после нейтрализации ее кислотности (рН=7.3) и после ощелачивания (рН=8.4). В вариантах с кислой и, особенно, со щелочной почвой растения отличались меньшей высотой и массой, пониженным содержанием хлорофиллов и каротиноидов, по сравнению с растениями на нейтральной почве. При выращивании на кислой почве в листьях наблюдали тенденцию к снижению количества органических кислот – участниц цикла Кребса, что может быть следствием нарушения окислительного дыхания, перехода на альтернативный путь дыхания. Известно, что в энергетически затратных реакциях альтернативного гликолиза рН-чувствительные ферменты переключают системы с продуцирования протонов на потребление H^+ . Уникальность альтернативного пути дыхания заключается в его участии в рН-стате растений; вероятно, при неблагоприятной реакции корневой среды переход на этот путь дыхания вносит определенный вклад в поддержание метаболизма растений. На щелочной почве в растениях прослежена повышенная аккумуляция яблочной, лимонной и янтарной кислот. В листьях ржи изменения в содержании органических кислот – участниц цикла Кребса были, как правило, наибольшими, как на кислой, так и на щелочной почве; по-видимому, у этих растений участие органических кислот в поддержании рН цитозоля наиболее значительно. Отличительной особенностью растений ржи стало накопление щавелевой кислоты в варианте с кислой почвой, по сравнению с растениями на нейтральной почве, возможно, эта аккумуляция направлена на связывание избытка алюминия.

Ключевые слова: кислые и щелочные почвы, рН-регуляция клеточной среды, фотосинтетические пигменты, органические кислоты

Кислая и щелочная почвенная среда – распространённые неблагоприятные факторы для роста и развития растений. Растительным клеткам для поддержания нормальной физиологической функции необходим диапазон рН 7.0–7.5 в цитоплазме. По мнению ряда исследователей в кислых (или щелочных) условиях корневой среды эффективность процессов поддержания рН цитоплазмы может уменьшиться [1, 2]. Биохимическая регуляция клеточной среды связана с синтезом органических кислот, производство протонов зависит от перестройки рН-зависимых процессов карбоксилирования и декарбоксилирования органических кислот [3, 4]. При изучении стресса, вызванного воздействием растворов щелочных солей, накопление органических кислот

в пшенице и подсолнечнике рассматривали в качестве одной из основных защитных реакций к щелочности корневой среды [5]. Нами ранее при кислотном стрессе в листьях ржи и пшеницы прослежена относительно устойчивая тенденция (в течение суток) к уменьшению содержания органических кислот [6]. При выращивании на почве в растения с момента прорастания семян поступают растворы с определенной активностью H^+ . В связи с этим, несомненный интерес представляет метаболизм органических кислот и аккумуляция отдельных кислот в растениях на почвах с неблагоприятной реакцией среды.

Для приближения к реальным условиям обитания растений мы сформировали у почвы разную реакцию среды. Цель работы – изучить содержание некоторых органических кислот в листьях трех культурных растений, выращенных на кис-

лой почве, после нейтрализации ее кислотности и после ее ощелачивания. В опытах определена высота и масса проростков, содержание фотосинтетических пигментов, накопление яблочной, лимонной, янтарной и щавелевой кислот.

МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТА

Для эксперимента использовали дерново-подзолистую почву (слой 0-10 см) с pH=5.2. Нейтрализацию почвы (до pH=7.3) провели путем внесения CaCO₃. 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 внесения в почву NaCO₃ из расчета 0.45 г/100 г почвы. Реакцию почвенной среды контролировали путем измерения на ионномере «ЭКОТЕСТ»-120 (Россия).

В качестве объекта исследования использовали пшеницу мягкую 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 x 12 x 7 см. Пшеницу, рожь и горох выращивали при температуре 23°C и длине светового дня – 18 ч, злаки – в течение 8-ми дней, горох – в течение 18-ти дней. Полив проводили дистиллированной водой, поддерживая влажность около 60% от полной влагоемкости.

Фотосинтетические пигменты экстрагировали 80% ацетоном, количество хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов определяли при длине волны 665, 649, 440 нм соответственно на спектрофотометре («СФ-2000», Россия). Содержание хлорофиллов рассчитывали по формулам L.P. Vernon (1960) и каротиноидов – по формуле D.Wettstein (1957) [7] на единицу сырой массы листа.

Водный экстракт органических кислот исследовали методом обращенно-фазовой высокоэффективной жидкостной хроматографии с ультрафиолетовой детекцией на хроматографе («Dionex, Ultimate 3000», Thermo Scientific, USA). Тип колонки: «Polar Advantage II C18» 2.1×150 мм, 3 мкм, 120 Å. Подвижная фаза: элюент А – фосфатный буфер pH 2.5, 20 мМ, элюент Б – ацетонил ОСЧ сорт 0, скорость потока 0.19 мл/мин, режим элюирования градиентный: 0 – 3.0 мин элюент Б 5%; 3.0 – 3.5 мин элюент Б до 10%; 3.5 – 6.5 мин элюент Б 10%; 6.5 – 7.5 мин элюент Б до 25%;

7.5 – 10 мин элюент Б 25%; 10 – 12 мин элюент Б до 5%. Объем ввода пробы 20 мкл. Детекция при длине волны 263 нм.

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 ($P < 0.05$).

Высоту и массу растений замерили по вариантам опыта в 30-кратной повторности; значимость различий между вариантами оценили с помощью критерия Стьюдента ($P < 0.05$). В таблицах и рисунках приведены средние арифметические биологических повторностей и их стандартные ошибки.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Пшеница при выращивании на почвах с разной реакцией среды различалась по высоте. Растения на кислой почве были ниже на 8.5%, а на щелочной – на 36%, чем на нейтральной почве. Рожь также была выше на нейтральной почве; при выращивании на кислой почве ее высота снижена на 17%, а на щелочной – на 21%. Наибольшая высота гороха отмечена на нейтральной почве, на кислой она меньше на 19%, а на щелочной – на 75% (рис. 1).

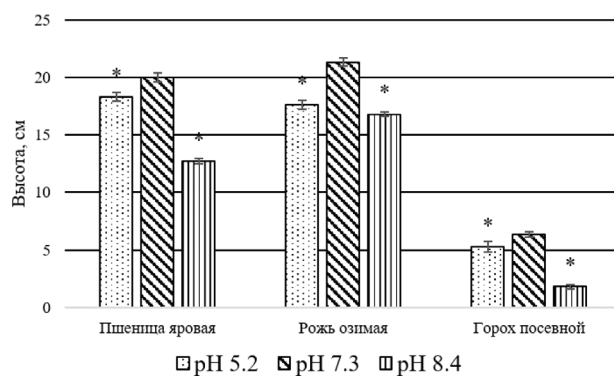


Рис. 1. Высота растений на почвах с разной реакцией среды, см; * – здесь и на рис. 2, 3 значимые различия с растениями на нейтральной почве, выявленные с помощью критерия Стьюдента при уровне $P < 0.05$

Сырая масса растений пшеницы на кислой почве была ниже на 50%, а на щелочной почве – на 80% по сравнению с растениями на нейтральной почве. В относительно меньшей степени изменялась средняя масса растений ржи; на кислой почве она ниже на 35%, а на щелочной – на 50% по

сравнению с растениями на нейтральной почве. Сырая масса гороха на кислой почве снизилась лишь на 14%, но на щелочной почве потери массы были максимальными – 84% (рис. 2).

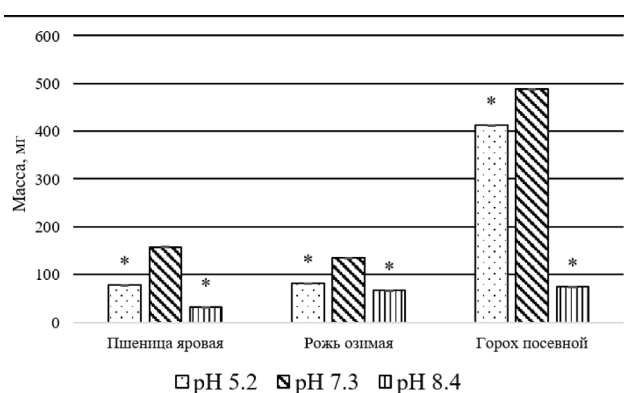


Рис. 2. Масса надземной части растений на почвах с разной реакцией среды, мг

Таким образом, результаты исследований показали, что все растения лучше адаптировались к кислой почве, чем к щелочной; наибольшее угнетение на щелочной почве отмечено у гороха.

За поглощение света и фотохимические реакции в растениях ответственными являются фотосинтетические пигменты – хлорофиллы и каротиноиды. Тонкая регуляция процесса биосинтеза хлорофиллов при адаптации к изменяющимся условиям среды жизненно важна для роста и развития растений. Попытки установить количественную связь между продуктивностью и содержанием хлорофиллов приводили к противоречивым результатам. Одни ученые не выявили связи между накоплением пигментов и продуктивностью растений [8]. Другие отмечали, что высокопродуктивные сорта пшеницы накапливали в листьях больше хлорофиллов [9, 10]. О.В. Дымова, Т.К. Головки [11] считают количественные и качественные изменения пигментной системы чувствительным показателем физиологического состояния растений и их фотосинтетического аппарата, направленности адаптив-

ных реакций при неблагоприятных воздействиях. Снижению содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях пшеницы способствовали засоление почвы и засуха [12].

По результатам проведенных исследований в листьях пшеницы на кислой и нейтральной почвах содержание хлорофилла *a* было в 2 раза больше, чем хлорофилла *b*, при этом суммарное количество хлорофиллов была наибольшим в растениях на нейтральной почве (табл. 1). При выращивании на щелочной почве в пшенице понижено содержание хлорофилла *a*, по сравнению с растениями на нейтральной почве, при этом количество хлорофилла *b* осталось без изменений. В листьях пшеницы на кислой и нейтральной почвах по количеству каротиноидов не выявлено значимых различий, но в растениях на щелочной почве содержание каротиноидов понижено.

В листьях ржи, выращенной на кислой почве, содержание хлорофилла *a* было ниже, а хлорофилла *b* выше, чем в растениях на нейтральной почве. В суммарном количестве хлорофиллов и содержании каротиноидов в растениях на кислой и нейтральной почвах не наблюдали значимых различий. На щелочной почве у ржи отмечено небольшое понижение суммарного количества хлорофиллов за счет уменьшения содержания хлорофилла *a*, по сравнению с растениями на нейтральной почве.

Горох в условиях кислой почвенной среды характеризовался более низким содержанием хлорофиллов и каротиноидов в листьях, чем на нейтральной почве. При выращивании на щелочной почве в листьях гороха количество всех пигментов понижено в несколько раз (табл. 1).

Таким образом, при выращивании на кислой и щелочной почвах в листьях злаков и гороха прослежено уменьшение содержания фотосинтетических пигментов. Снижение содержания хлорофилла *a* или суммы хлорофиллов соответствует

Таблица 1

Содержание фотосинтетических пигментов в листьях растений, мг/г сырой массы

Растение	pH почвы	Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i>	Сумма хлорофиллов	Каротиноиды
Пшеница	5.2	0.907 ± 0.012	0.403 ± 0.007	1.300 ± 0.017*	0.227 ± 0.003
	7.3	0.977 ± 0.023	0.457 ± 0.044	1.400 ± 0.035	0.247 ± 0.009
	8.4	0.877 ± 0.009*	0.500 ± 0.010	1.400 ± 0.015	0.213 ± 0.003*
Рожь	5.2	0.857 ± 0.013*	0.480 ± 0.042*	1.340 ± 0.040	0.200 ± 0.011
	7.3	1.050 ± 0.009	0.327 ± 0.012	1.370 ± 0.007	0.213 ± 0.033
	8.4	0.990 ± 0.017*	0.327 ± 0.014	1.33 ± 0.003*	0.220 ± 0.015
Горох	5.2	0.725 ± 0.082*	0.295 ± 0.011*	1.013 ± 0.046*	0.214 ± 0.036*
	7.3	1.266 ± 0.018	0.674 ± 0.015	1.940 ± 0.012	0.452 ± 0.004
	8.4	0.195 ± 0.015*	0.108 ± 0.006*	0.303 ± 0.011*	0.043 ± 0.003*

* – значимые различия в сравнении с растениями на нейтральной почве, выявленные с помощью критерия Краскела-Уоллиса при уровне $P < 0.05$

сведениям об уменьшении количества фотосинтетических пигментов у пшеницы в условиях кислотного и щелочного стрессов [2]. Ухудшение фотосинтеза и снижение биосинтеза хлорофиллов у культурных растений при стрессе, вызванном щелочным засолением, было более выражено, чем при засолении корневой среды нейтральными солями (NaCl, Na₂SO₄) [5, 13, 14]. О негативном влиянии гидролитически щелочных солей свидетельствует обратная зависимость содержания хлорофиллов от концентрации бикарбонатов в почве [15]. Уменьшение содержания фотосинтетических пигментов в листьях подсолнечника и кукурузы связывают с недоступностью железа в условиях щелочной среды [5].

По мнению М.И. Зеленского [16], содержание хлорофилла *a* лучше отражает фотосинтетическую продуктивность растений, чем сумма хлорофиллов (*a+b*). В нашем эксперименте установлено, что при неблагоприятной реакции почвенной среды в листьях злаков проявилась более отчетливая тенденция к уменьшению содержания хлорофилла *a*; одновременно количество хлорофилла *b* было без изменений или даже увеличивалось. В листьях ржи на кислой почве доля хлорофилла *b* в сумме пигментов возросла на 10% по сравнению с растениями на нейтральной почве. Ранее установлено, что мутанты, лишённые хлорофилла *b*, испытывают сильный окислительный стресс [17]. По-видимому, поддержание пула хлорофилла *b* в растениях, испытывающих неблагоприятное воздействие кислой и щелочной среды, является показателем адаптивных возможностей растений.

Одним из фотозащитных механизмов растений, выработанных в процессе эволюции, является перенос энергии от триплетно возбужденного хлорофилла на каротиноиды, которые рассеивают энергию в виде тепла [18, 19]. Каротиноиды, кроме участия в процессе светосбора, обладают дополнительными функциями: стабилизируют мем-

бранные структуры и защищают их от стрессовых факторов. Каротиноиды рассматривают в качестве важного компонента антиоксидантной системы растений [20]. В ряде научных экспериментов наблюдали накопление каротиноидов в растениях под воздействием неблагоприятных факторов среды [21, 22, 23].

В наших опытах возможное участие каротиноидов в адаптации растений к почвам с кислой и щелочной реакцией среды не подтвердилось (табл. 1), т.к. их количество не увеличивалось или даже снижалось по сравнению с растениями на нейтральной почве.

Согласно современным представлениям, органические кислоты имеют потенциальное значение в качестве метаболически активных растворимых веществ в осмотической регуляции, в балансе избытка катионов и рН-гомеостазе [24]. Исследуемые растения заметно отличались по содержанию органических кислот (табл. 2). Меньше всего их количество было в пшенице; в горохе накопление органических кислот в несколько раз больше, чем у злаков, особенно много в нем щавелевой, яблочной и лимонной кислот.

Пшеница, выращенная на кислой почве, содержала меньше щавелевой (на 34%) и янтарной кислоты (на 58%) по сравнению с растениями на нейтральной почве (табл. 2). Но количество яблочной и лимонной кислоты в листьях было повышено на 21% и 28% соответственно. На щелочной почве пшеница аккумулировала больше яблочной (на 22%) и лимонной кислот (на 142%), но содержала меньше янтарной кислоты (на 57%), чем на нейтральной почве.

В листьях ржи на кислой почве существенно снизилось количество яблочной (на 41%), лимонной (44%) и янтарной (на 22%) кислот; но содержание щавелевой кислоты было повышено почти в 3 раза относительно растений на нейтральной почве. В условиях щелочной реакции почвенной

Таблица 2

Содержание органических кислот в листьях растений, мг/10 г сухой массы

Растение	рН почвы	Щавелевая	Яблочная	Лимонная	Янтарная
Пшеница	5.2	8.2 ± 0.2*	161.0 ± 3.4*	7.3 ± 0.2*	20.4 ± 2.3*
	7.3	12.5 ± 0.8	133.0 ± 0.7	5.7 ± 0.2	48.1 ± 1.7
	8.4	12.3 ± 0.5	163.0 ± 1.5*	13.8 ± 0.3*	20.8 ± 0.8*
Рожь	5.2	34.0 ± 1.5*	142.0 ± 3.6*	45.1 ± 2.2*	34.5 ± 1.6*
	7.3	11.5 ± 0.2	241.0 ± 5.9	81.3 ± 0.8	44.5 ± 0.2
	8.4	14.7 ± 1.2*	165.0 ± 3.5*	104.0 ± 2.1*	73.3 ± 1.1*
Горох	5.2	52.2 ± 2.8*	510.0 ± 14.6*	111.0 ± 6.1*	20.1 ± 0.7*
	7.3	71.0 ± 2.0	451.0 ± 6.3	131.0 ± 3.0	23.4 ± 0.9
	8.4	119.0 ± 2.8*	617.0 ± 7.0*	185.0 ± 3.2*	25.3 ± 0.65

* – значимые различия в сравнении с растениями на нейтральной почве, выявленные с помощью критерия Краскела-Уоллиса при уровне P < 0.05

среды в растениях ржи отмечено накопление щавелевой (на 28%), лимонной (на 28%) и янтарной (на 65%) кислот, но одновременно уменьшилось (на 31%) количество яблочной кислоты (табл. 2).

Горох, выращенный на кислой почве, содержал в листьях меньше щавелевой (на 26%), лимонной (на 15%) и янтарной кислот (на 14%) по сравнению с растениями на нейтральной почве. Но количество яблочной кислоты было несколько выше (на 13%). На щелочной почве горох характеризовался накоплением 3-х органических кислот, в том числе, щавелевой кислоты – на 68%, яблочной – на 37%, лимонной – на 41%.

Суммарное количество исследуемых кислот в пшенице и горохе, выращенных на кислой почве, не отличалась от количества в растениях на нейтральной почве. Однако при сравнении растений на почвах с неблагоприятной реакцией среды установлено, что накопление органических кислот в листьях на щелочной почве было заметным: в пшенице их количество повышено на 7%; в листьях ржи – на 40%, а в горохе – на 36%, чем в растениях на кислой почве (рис. 3).

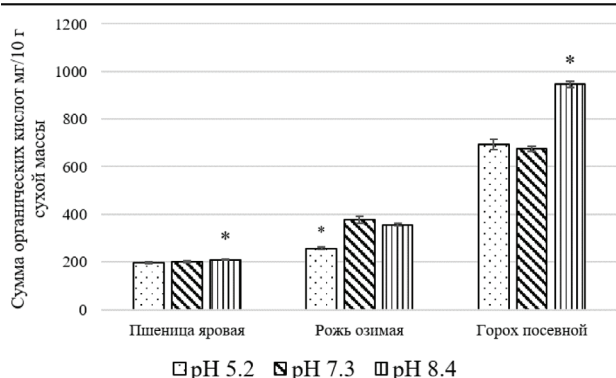


Рис. 3. Сумма органических кислот в листьях растений, мг/10 г сухой массы

Таким образом, результаты эксперимента показали определенные отличия в количестве органических кислот у растений, выращенных на почвах с разной реакцией почвенной среды. На кислой почве в листьях отмечали тенденцию к уменьшению содержания органических кислот – участниц цикла Кребса. Установленное нами пониженное содержание янтарной, лимонной, яблочной кислот в листьях на кислой почве, особенно, у растений ржи может быть обусловлено переходом на альтернативный путь дыхания. В энергетически затратных реакциях альтернативного гликолиза рН-чувствительные ферменты переключают системы с продуцирования протонов на потребление H^+ . Уникальность альтернативного пути дыхания

заключается в его участии в рН-стате растений [3, 4]. В неблагоприятных условиях переход на альтернативный путь дыхания вносит определенный вклад в поддержание метаболизма растений.

В наших наблюдениях в листьях ржи, выращенной на кислой почве, на фоне пониженного содержания 3-х кислот – участниц цикла Кребса, отмечено увеличение в 3 раза количества щавелевой кислоты по сравнению с растениями на нейтральной почве. Это явление можно рассматривать в качестве адаптивной реакции к избытку алюминия, т.к. токсичность алюминия считают одним из основных факторов угнетения растений на кислых почвах, которая устраняется путем образования металлорганических комплексов с кислотами. Такое связывание называют ключевым процессом в снижении токсичности Al; в роли лигандов могут выступать оксалат, цитрат, малат [25].

Аккумуляция отдельных кислот при щелочном засолении существенно отличается у разных видов растений, в галофитах накапливался оксалат – до 90 % от суммы кислот, а в подсолнечнике – цитрат, малат и оксалат [5]. В наших экспериментах на щелочной почве пшеница содержала больше яблочной и лимонной, рож – щавелевой, лимонной и янтарной, горох – щавелевой, яблочной и лимонной кислот, по сравнению с растениями на нейтральной почве. Эти данные по аккумуляции кислот в растениях на щелочной почве соответствуют результатам изучения стресса, вызванного растворами щелочных солей. В проростках пшеницы при стрессе, вызванном воздействием щелочных солей, прослежено накопление органических кислот, связанное с повышением продуктивности цикла Кребса и направленное на регулирование осмотического и ионного баланса в клетке [26]. Изменения в метаболизме органических кислот предложено рассматривать в качестве важнейшей ответной реакции растений на щелочной стресс [5].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлена связь между накоплением фотосинтетических пигментов и показателями развития растений, выращенных на почвах с неблагоприятной реакцией среды. На кислой и, особенно, на щелочной почве растения при пониженной высоте и массе характеризовались меньшим содержанием хлорофиллов и каротиноидов, по сравнению с растениями на нейтральной почве.

Результаты исследований показали, что метаболизм органических кислот имеет особое значе-

ние в адаптации культурных растений к кислым почвам. В листьях пшеницы, гороха и, особенно, ржи на кислой почве наблюдалась тенденция к снижению содержания органических кислот – участниц цикла Кребса.

В листьях ржи, выращенной на кислой почве, в несколько раз повышено количество щавелевой кислоты, возможно, это обусловлено необходимостью нейтрализации избытка алюминия.

Отмеченная аккумуляция органических кислот в листьях пшеницы, ржи и гороха на щелочной почве, по-видимому, связана с их участием в рН-регуляции клетки.

Выражаем глубокую благодарность доценту кафедры физиологии растений и экологии почв ПГНИУ Кайгородову Р.В. за определение содержания органических кислот методом ВЭЖХ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Shavrukov Y., Hirai Y. // Journal of experimental botany. 2016. V. 67. № 1, pp. 15–30.
2. Borhannuddin B., Mirza H., Jubayer A.M., Shahadat Md.H., Bhuiyan T.F., Masayuki F. // Plants. 2019. V. 8. № 1. DOI: 10.3390/plants8010024 Available at: <https://www.mdpi.com/2223-7747/8/1/24/html#>
3. Reid R.J., Smith F.A. // Handbook of plant growth pH as the master variable. 2002, pp. 47–67.
4. Van Dongen J.T., Gupta K.J., Ramirez-Aguilar S.J., Nunes-Nesi A., Fernie A.R. // Journal of Plant Physiology. 2011. V. 168. № 12, pp. 1434–1443.
5. Liu J., Shi D.C. // Photosynthetica. 2010. V. 48. № 1, pp. 127–134.
6. Четина О. А., Боталова К. И., Кайгородов Р. В. // Физиология растений. Т.67. 2020. С. 177–187.
7. Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практикум по фотосинтезу. М.: Академия, 2003. 254 с.
8. Шимко В.Е., Кульминская И.В., Калитухо Л.Н., Гордей И.А. // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 1. С. 139–146.
9. Lu C., Lu Q., Zhang J., Kuang T. // Journal of experimental botany. 2001. V.52, pp. 1805–1810.
10. Шадчина Т.М. // Физиология и биохимия культурных растений. 2010. Т. 42. № 4. С. 339–347.
11. Дымова О.В., Головкин Т.К. // Изв. Уфим. центра РАН. 2018. Т. 4. № 3. С. 5–16.
12. Атоев М.Х., Эргашев А.Е., Абдуллаев А.А., Джумаев Б.Б. // Изв. АН республики Таджикистан. 2011. № 3. С. 13–20.
13. Abeer A. Radi, Dalia A. Abdel-Wahab, Afaf M. H. // Journal of Biology and Earth Sciences. 2012. V. 2, pp. 18–27.
14. Guo R, Shi L, Yan C, Zhong X, Gu F, Liu Q, Xia X, Li H. // BMC Plant Biology. 2017. V. 17. № 1, pp. 41–54.
15. Магомедова М.Х.-М., Алиева М.Ю., Бирсланов А.Б. // Вестник Дагестанского научного центра. 2014. № 52. С. 27–30.
16. Зеленский М.И. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1980. Т. 67. Вып. 2. С. 38–47.
17. Tyutereva E.V., Evkaikina A.I., Ivanova A.N., Voitsekhovskaja O.V. // Photosynthesis Researchers. 2017. V. 113, pp. 357–370.
18. Pogson B.J., Rissler H.M., Frank H.A., Wydrzynski T., Satoh, K. // Springer Verlag. 2005, pp. 515–537.
19. Маслова Т.Г., Марковская Е.Ф. // Физиология растений. 2012. Т. 59. №3. С. 472–480.
20. Прадедова Е.В., Ишеева О.Д., Салеев Р.К. // Физиология растений. 2011.Т. 58. № 2. С. 177–185.
21. Курганова Л.Н., Веселов А.П., Гончарова Т.А., Синицына Ю.В. // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 5. С. 725–730.
22. Радюк М.С., Доманская И.Н., Щербаков Р.А., Шалыго Н.В. // Физиология растений. 2009. Т.56. № 2. С. 193–199.
23. Ситников И.А., Шаихова Д.Р., Чукина Н.В., Кисилева И.С. // Ученые записки Петрозаводского гос. ун-та. 2016. № 8 (161). С. 84–90.
24. Yang C.W., Wang P., Li C.Y., Shi D.C., Wang D.L // Photosynthetica. 2008. V. 46, pp. 107–114.
25. Kopittke P.M., Menzies N.W., Wang P., Blamey F.P. // Journal of Experimental Botany. 2016. V. 67. № 15, pp. 4451–4467.
26. Guo R., Tian S.Y., Yan D.F., Gao Y., Yang Y.F., Shi L.X., Shao S., Liu R., Ding X.M., Hu Y // Agronomy Journal. 2010. V. 102. № 4, pp. 1252–1260.

ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»

Боталова К. И., аспирант

E-mail: botalova.ksyu@list.ru

Perm State University

Botalova K. I., post-graduate student

E-mail: botalova.ksyu@list.ru

Еремченко О. З., доктор биологических наук,
профессор, зав. кафедрой физиологии растений
и экологии почв

E-mail: eremch@psu.ru

Eremchenko O. Z., PhD., DSci., professor, head of
the Department of plant physiology and soil ecology
E-mail: eremch@psu.ru

CONTENT OF ORGANIC ACIDS IN *TRITICUM AESTIVUM* L., *SECALE CEREALE* L. AND *PISUM SATIVUM* L. GROWING ON ACIDIC AND ALKALINE SOIL

K. I. Botalova, O. Z. Eremchenko

Perm State University

Abstract. Solutions with a certain activity of H^+ come to plants from the moment of germination of seeds; in this regard, metabolism of organic acids at their cultivation on soils with adverse reaction of the environment is of undoubted interest. The purpose of work is to study the content of some organic acids (apple, lemon, amber, oxalic) in leaves of *Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L. and *Pisum sativum* L. at cultivation on the sour soil (pH =5.2), after neutralization of its acidity (pH =7.3) and after alkalization (pH =8.4). In options with sour and, especially, with the alkaline soil of a plant differed in the smaller height and mass, the lowered maintenance of a chlorophyll and carotinoids, in comparison with plants on the neutral soil. At cultivation on the sour soil in leaves observed a tendency to decrease in amount of organic acids – participants of a cycle of Krebs that can be a consequence of violation of oxidizing breath, transition to an alternative way of breath. It is known that in energetically expensive reactions of alternative glycolysis pH-sensitive enzymes switch systems from producing protons to consumption of H^+ . The uniqueness of an alternative way of breath consists in his participation in a pH-stata of plants; possibly, at adverse reaction of the root environment the transition to this way of breath makes a certain contribution to maintenance of metabolism of plants. On the alkaline soil in plants the increased accumulation of apple, lemon and amber acids is tracked. In leaves of a rye of change in the content of organic acids – participants of a cycle of Krebs were the greatest, both on sour, and on the alkaline soil; apparently, at these plants participation of organic acids in maintenance pH cytosol most considerably. Accumulation of oxalic acid in option with the sour soil, in comparison with plants on the neutral soil, perhaps became distinctive feature of plants of a rye, this accumulation is directed to binding of excess of aluminum.

Keywords: acidic and alkaline soils, pH-regulation of cell medium, photosynthetic pigments, organic acids

REFERENCES

1. Shavrukov Y., Hirai Y., Journal of experimental botany, 2016, V. 67, No. 1, pp. 15–30.
2. Borhannuddin B., Mirza H., Jubayer A.M., Shahadat Md.H., Bhuiyan T.F., Masayuki F., Plants, 2019, Vol. 8, No. 1. DOI: 10.3390/plants8010024 Available at: <https://www.mdpi.com/2223-7747/8/1/24/htm#>
3. Reid R.J., Smith F.A., Handbook of plant growth pH as the master variable, 2002, pp. 47–67.
4. Van Dongen J.T., Gupta K.J., Ramirez-Aguilar S.J., Nunes-Nesi A., Fernie A.R., Journal of Plant Physiology, 2011, Vol. 168, No. 12, pp. 1434–1443.
5. Liu J., Shi D.C., Photosynthetica, 2010, Vol. 48, No. 1, pp. 127–134.
6. Chetina O. A., Botalova K. I., Kaigorodov R. V., Fiziologiya rastenii, 2020, Vol. 67, pp. 177–187.
8. Gavrilenko V.F., Zhigalova T.V. Bol'shoi praktikum po fotosintezu, Moskow, Akademiya Publ., 2003, 254 p.
9. Shimko V.E., Kul'minskaya I.V., Kalitukho L.N., Gordei I.A., Fiziologiya rastenii, 2009, Vol. 56, No. 1, pp. 139–146.
10. Lu C., Lu Q., Zhang J., Kuang T., Journal of experimental botany, 2001, Vol. 52, pp. 1805–1810.
11. Shadchina T.M., Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenii, 2010, Vol. 42, No. 4, pp. 339–347.
12. Dymova O.V., Golovko T.K., Izv. Ufim. tsentra RAN, 2018, Vol. 4, No. 3, pp. 5–16.
13. Atoev M.Kh., Ergashev A.E., Abdullaev A.A., Dzhumaev B.B., Izv. AN respubliki Tadzhikistan, 2011, No. 3, pp. 13–20.
13. Abeer A. Radi, Dalia A. Abdel-Wahab, Afaf M. H., Journal of Biology and Earth Sciences, 2012, Vol. 2, pp. 18–27.

14. Guo R, Shi L, Yan C, Zhong X, Gu F, Liu Q, Xia X, Li H., *BMC Plant Biology*, 2017, Vol. 17, No. 1, pp. 41–54.
15. Magomedova M.Kh.-M., Alieva M.Yu., BiarslaNo.v A.B., *Vestnik Dagestanskogo nauchnogo tsentra*, 2014, No. 52, pp. 27–30.
16. Zelenskii M.I., *Tr. po prikl. bot., gen. i sel*, 1980, Vol. 67 – 2, pp. 38–47.
17. Tyutereva E.V., Evkaikina A.I., Ivanova A.N., Voitsekhovskaja O.V., *Photosynthesis Researchers*, 2017, Vol. 113, pp. 357–370.
18. Pogson B.J., Rissler H.M., Frank H.A., Wydrzynski T., Satoh, K., Springer Verlag, 2005, pp. 515–537.
19. Maslova T.G., Markovskaya E.F., *Fiziologiya rastenii*, 2012, Vol. 59, No. 3, pp. 472–480.
20. Pradedova E.V., Isheeva O.D., Salyaev R.K., *Fiziologiya rastenii*, 2011, Vol. 58, No 2, pp. 177–185.
21. Kurganova L.N., Veselov A.P., Goncharova T.A., Sinitsyna Yu.V., *Fiziologiya rastenii*, 1997, Vol. 44, No 5, pp. 725–730.
22. Radyuk M.S., Domanskaya I.N., Shcherbakov R.A., Shalygo N.V., *Fiziologiya rastenii*, 2009, Vol. 56, No. 2, pp. 193–199.
23. Sitnikov I.A., Shaikhova D.R., Chukina N.V., Kisileva I.S., *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gos. un-ta*, 2016, No. 8 (161), pp. 84–90.
24. Yang C.W., Wang P., Li C.Y., Shi D.C., Wang D.L., *Photosynthetica*, 2008, Vol. 46, pp. 107–114.
25. Kopittke P.M., Menzies N.W., Wang P., Blamey F.P., *Journal of Experimental Botany*, 2016, Vol. 67, No. 15, pp. 4451–4467.
26. Guo R., Tian S.Y., Yan D.F., Gao Y., Yang Y.F., Shi L.X., Shao S., Liu R., Ding X.M., Hu Y., *Agronomy Journal*, 2010, Vol. 102, No. 4, pp. 1252–1260.