

СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКІ НАУКИ

УДК 631.811.93 : 632.91

*Холодняк Олександр Олегович,
завідувач відділу технології вирощування овочевих і багаторічних культур
Південної державної сільськогосподарської дослідної станції
Інституту водних проблем і меліорації НААН*

РОЛЬ І ЗНАЧЕННЯ КРЕМНІЮ ТА КРЕМНІЙВМІСНИХ РЕЧОВИН У ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН

Кремній має позитивні ефекти на рослини, полегшуючи різноманітні форми абіотичного та біотичного стресу. Дослідження цієї теми пришвидшились за останні роки і виявили багато позитивних наслідків використання кремнію у багатьох рослин. Доступна інформація щодо впливу кремнію на захист рослин, ріст і розвиток є фрагментована, специфічна, і, як правило, зосереджена на дистальних явищах ніж на основних ефектах. Відповідно, зростає потреба у дослідженнях, які стосуються основних метаболічних та регуляторних процесів, тим самим дозволяючи більшу уніфікацію та зосередженість поточних досліджень.

Ключові слова. Абіотичний стрес, біотичний стрес, патогени, обмін речовин, кремній.

Кремній другий за поширеністю елемент (Epstein, 1999); проте форми кремнію котрі доступні для рослин - обмежені (Savant et al., 1997). Ще в XIX столітті значення кремнію було очевидним для ботаніків (de Saussure, 1804; Hall and Morison, 1906; Guntzer et al., 2012)

Незважаючи на те, що кремній вважається корисною речовиною (IPNI, 2015) в той же час деякі дослідники вважають, що він не є важливим для росту рослин (Richmond and Sussman, 2003).

Недавні експерименти показали, що кремній демонструє надзвичайний вплив на ріст і розвиток рослин на відмінно від інших не основних речовин (Detmann et al., 2012; Van Bockhaven et al., 2015).

У 1969 році Lewin and Reimann припустили, що кремній відіграє важливу роль у метаболізмі живих організмів через його велику кількість у природі. Epstein (1994) стверджував, що кремній відіграє ключову роль у формуванні рослини, її механічній міцності та стійкості до патогенів.

Epstein (2009) відзначив, що більшість рослин містить значну кількість кремнію, навряд чи це є результатом стохастичного поглинання поживних речовин, так само як еволюційні процеси вибрали для поглинання інші елементарні поживні речовини, для прикладу такі як калій. Крім того, поглинання кремнію рослинами може бути адаптивною

відповіддю на несприятливі умови навколишнього середовища, будь то абіотичні або біотичні фактори (Hartley, 2015).

Хоча питання важливості цього елемента для рослин все ще залишається відкритим, відбувається значний прогрес. Було проведено низку досліджень поглинання кремнію рослинами: дослідження впливу кремнію на рослини рису (*Oryza sativa*) (Ma et al., 2006), кукурудзи (*Zea mays*) (Mitani et al., 2009), ячменю (*Hordeum vulgare*) (Chiba et al., 2009), пшениці (*Triticum aestivum*) (Montpetit et al., 2012), хвоща польового (*Equisetum arvense*) (Grégoire et al., 2012), сої (*Glycine max*) (Deshmukh et al., 2013; Deshmukh and Bélanger, 2015; Ma and Yamaji, 2015).

Були досліджені процеси поглинання і транспортування кремнію всередині тканин рослин та визначено що існує значна різниця в поглинанні кремнію між видами рослин, та й взагалі між сортами. Крім того, дослідження про позитивний ефект використання розчинних форм кремнію дали нові знання, щодо адаптивності рослин до стресу (Debona et al., 2017).

Дослідження впливу кремнію на стійкість рослин до абіотичних факторів (Cooke and Leishman, 2016) та біотичних (Fauteux et al., 2005; Reynolds et al., 2009, 2016) факторів збільшили наші знання впливу кремнію на молекулярному (Ma and Yamaji, 2015.), фізіологічному (Detmann et al., 2012) та екологічному (Cooke et al., 2016) рівні.

Інтерес до цієї теми дослідження проявляється в кількості опублікованих оглядових статей щодо впливу кремнію на адаптивність рослин до стресових умов (Cooke and Leishman, 2016; Coskun et al., 2016; Imtiaz et al., 2016; Reynolds et al., 2016; Debona et al., 2017; Kim et al., 2017; Luycckx et al., 2017; Sakr, 2017; Etesami and Jeong, 2018).

Досліджено, що застосування кремнію зменшує негативні ефекти абіотичних стресів, включаючи засолення, водний дефіцит, теплостійкість, холодостійкість, УФ-В, важкі метали і механічне напруження (рис.1). Недавній аналіз Cooke and Leishman (2016) про зниження абіотичного стресу за допомогою кремнію підкреслює, що більшість досліджень було зосереджено на одиночній моделі стресу.

Було визначено деякі механізми, пов'язані з зниженням стресу у рослин: зміцнення структурних клітин (Meunier et al., 2017), покращення фотосинтезу (Perez et al., 2013; Mihalicová Malcovská et al., 2014p.; Sanglard et al., 2014p.; Rahman et al., 2015; Kang et al., 2016), зміни прорихів (Hattori et al., 2005) і підвищення ефективності водокористування (Kurdali and Al-Chammaa, 2013). Інші механізми включають осмотичне коригування за рахунок збільшення водного потенціалу і водозбереження (Gong and Chen, 2012; Ming et al., 2012), скорочення окислювального стресу (Shen et al., 2010; Ali et al., 2016; Kim et al., 2017.), зміни в поглинанні і накопиченні мінералів (Li et al., 2015; Pavlovic et al., 2016) і концентрації фітогормонів (Намаюн et al., 2010 року; Kim et al., 2014 року). Що стосується останнього, то фітогормональні зміни беруть участь в полегшенні сольового стресу (Liang et al., 2015). Без етилену кремній не тільки не бере участь у підвищенні стійкості рослин до сольового стресу, але викликає збільшення пошкодження рослин.

Зниження окисного пошкодження за рахунок зниження виробництва активних форм кисню (АФК) або підвищеної активності обміну антиоксидантів відіграє важливу роль в зниженні абіотичного стресу (Zhu et al., 2004; Liang et al., 2008; Miao et al., 2010; Ali et al., 2016; Kim et al., 2017)

Важливо відзначити, що більш уражені рослинні тканини накопичують більш сильно

кремній (McNaughton and Tarrants, 1983; Massey et al., 2007a; Hartley and DeGabriel, 2016).

Кремній також впливає на концентрацію метаболітів пов'язаних із захистом рослин (Chérif et al., 1992; Rémus-Borel et al., 2005; Rahman et al., 2015; Debona et al., 2017), в тому числі підвищення активності захисних ферментів (наприклад, хітинази, β -1,3- глюканази, фенілаланін амміак-ліази, поліфенолоксидази), в ряді систем рослина - патоген, включаючи некротрофні, біотрофні і гемібіотрофні патогени (Chérif et al., 1994; Liang et al., 2005; Cai et al., 2008). Наприклад, кремній активує збільшення флавоноїдів, пероксидази і хітинази у відповідь на дію деяких некротрофних патогенів (Chérif et al., 1994; Fortunato et al., 2013.)

При пошкодженні або зараженні рослини зазвичай виробляють саліцилову кислоту (зазвичай пов'язана з біотрофними патогенами), жасмонову кислоту (яка пов'язана з некротрофними патогенами та шкідниками) і етилен (який зазвичай розглядається як «активатор» реакції жасмонової кислоти) (Glazebrook, 2005; Wu and Baldwin, 2010). Фітогормони - було досліджено, мають вирішальне значення для кремній-опосередкованих рослин, а саме збільшення стійкості до біотичного стресу

Кремній відіграє складну та критично важливу роль в полегшенні біотичного стресу рослин за допомогою впливу на фітогормони (Рис.1).

Кремній також може грати роль в подоланні деяких (Гемі) біотрофних патогенів і шкідників. Активація передачі сигналів для вироблення захисного фітогормону стимулювалися при розпізнаванні рослинами біотичної загрози. Це відбувається через розпізнавання молекулярних структур, які розрізняються залежно від біотичної загрози, наприклад, патоген-асоційовані молекулярні структури (PAMP), пов'язані з ушкодженнями молекулярні структури (DAMP) та молекулярні структури, пов'язані з шкідниками (HAMPs) (Dodds, Rathjen, 2010 року; Erb et al., 2012).

Vivancos et al. (2015) припустив, що відкладення кремнію в апопласті рослини може заважати біотрофним патогенам досягати їх цілі, тим самим запобігаючи інфікуванню патогеном. Ця гіпотеза також може відноситися до шкідників, оскільки вони продукують схожі білки (Hogenhout і Бос, 2011 р).

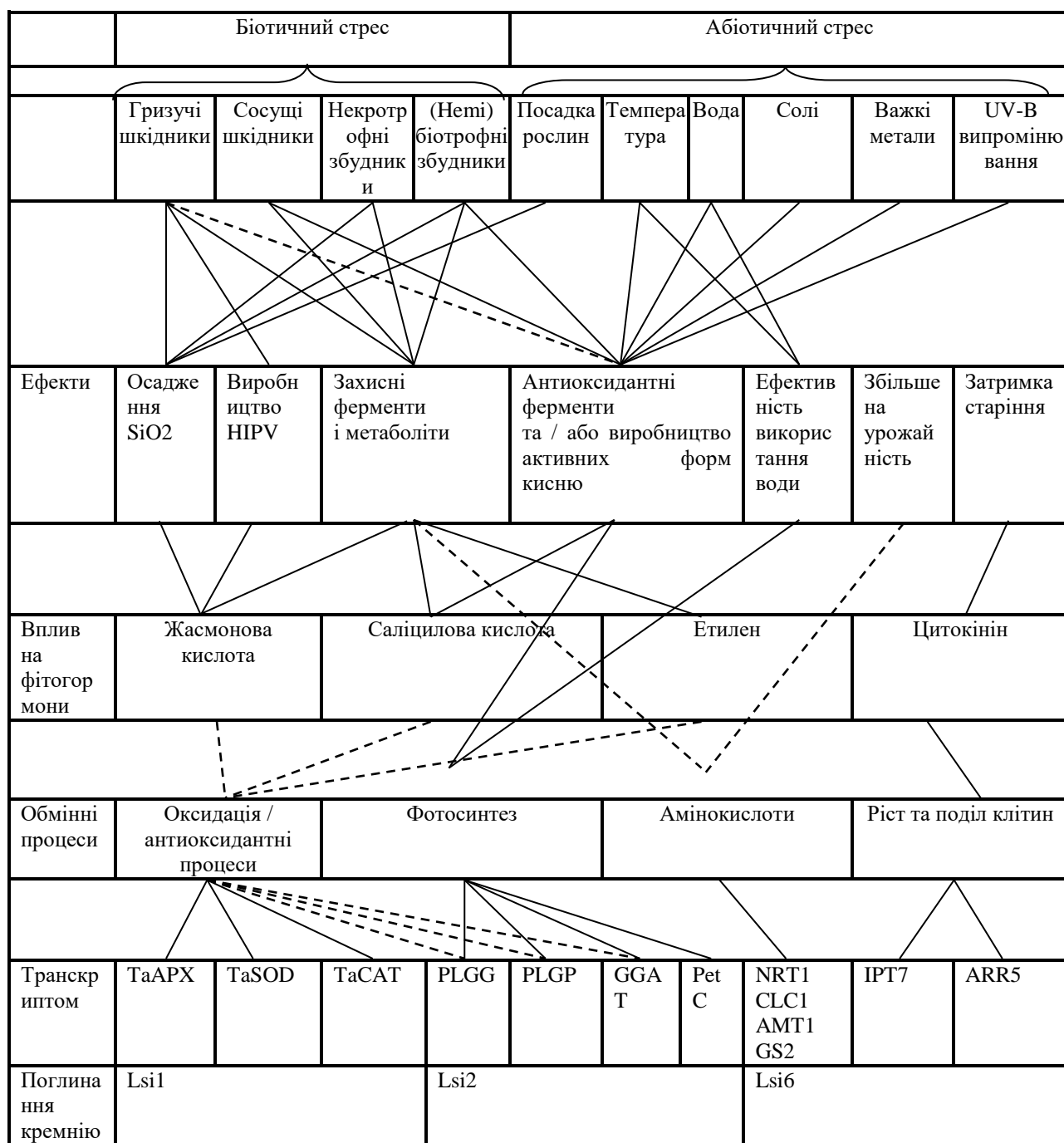


Рис.1 Ієрархічне зображення основних ефектів кремнію на абіотичні та біотичні стреси рослин. Суцільні лінії показують зв'язки, для яких існує емпірична підтримка та пунктирні лінії показують потенційні взаємодії. (Frew et al. 2016 - Зміна підходу до досліджень впливу кремнію на рослини)

Вплив кремнію на зменшення абіотичного та біотичного стресу в даний час добре визнані, але загалом вважається, що кремній мало чи майже не впливає на розвиток рослин у ненапружених ситуаціях (Ma, 2004). Враховуючи позитивну реакцію застосування кремнію не потрібно обмежуватися тільки рослинами, що перебувають під стресом. Прямий вплив кремнію поширюється на більш фундаментальні процеси у

рослинах Fauteux та ін. (2005) виявили, що за відсутності стресу застосування кремнію змінило регуляцію двох генів у Різушки Таля (Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.). Хоча цей вид не активно накопичує кремній (Vivancos et al., 2015), сприятливий вплив кремнію у цієї рослини відмічені (Ghanmi et al., 2004; Fauteux та ін., 2006). Останні експерименти щодо впливу кремнію на цукровий очерет (Saccharum officinarum

L.) виявили значний вплив на розвиток рослин їх ріст та захист від комах та шкідників (Frew et al., 2016).

У пшениці, Chain et al. (2009) встановили, що кремній вплинув на регулювання у 47 генів у рослинах, тоді як Brunings et al. (2009) повідомили про зміну регуляції 221 гена в рослинах рису, з яких 28 були пов'язані із захистом та стресом, тоді як решта були пов'язані з первинним обмінними процесами або мали невідомі функції. У рисі, Van Bockhaven et al. (2015b) встановили, що кремній змінив експресію генів пов'язаних з біосинтезом і гліколізом клітинної стінки, та регулювання метаболізму азоту та амінокислот, а також метаболізм етилену, захисних гормонів жасмонової та саліцилової кислоти.

Аналізуючи параметри фотосинтезу транс-криптомічним та метаболомічним профілюванням, дослідники дійшли висновку, що кремній підвищує ефективність фотосинтезу та в кінцевому підсумку змінює первинний метаболізм рису завдяки ремобілізації амінокислот (рис. 1) Fleck et al. (2011). Крім цього, нещодавно було доведено, що кремній затримує старіння листя шляхом активації цитокініну як у накопичувальній, так і в неаккумуляуючій рослині (Markovich et al., 2017).

Важливо зауважити, що немає середовищ, абсолютно без стресів. Саме поняття «стрес» може ввести в оману, оскільки навіть основні обмінні процеси можуть бути стресовими для рослин, наприклад окислювальний стрес як побічний продукт основних обмінних процесів, таких як фотосинтез або дихання (Apel and Hirt, 2004). Отже, здатність кремнію пом'якшувати стрес є, швидше за все, фундаментальним компонентом життєвого процесу рослини.

Таким чином, ми пропонуємо зміну парадигми у дослідницькому підході до розуміння ролі кремнію у рослинах. Поняття кремнію як "Неефективної поживної речовини" була оскаржена Takahashi et al., 1990; Epstein, 1994, 1999, 2009; Cooke and Leishman, 2011).

Зрозуміло, що кремній має помітний вплив на рослини, навіть ті, які не класифікуються як кремній-аккумуляуючі (Li et al., 2015), підкреслюючи, що природа та величина впливу кремнію не обов'язково залежить від його концентрації (Katz, 2014). Багатий спектр ефектів дії кремнію, включаючи змінену експресію захисних ферментів та метаболітів, посилене відкладення фітоліту, зміни транспірації, CO₂ засво-

ення та підвищення активності антиоксидантних ферментів, сприяє зменшенню стресу. Так в даний час збільшується кількість робіт, які відзначають важливу роль кремнію у рості рослин, метаболізмі та розвитку (Detmann et al., 2012; Van Bockhaven et al., 2013; Markovich та ін., 2017), але необхідні подальші дослідження.

Речовини, що містять в своєму складі кремній, поки відносяться саме до нетрадиційних добрив, оскільки в теоретичній агрохімії ще недостатньо точних кількісних даних про внесення і коефіцієнтів використання кремнію рослинами з ґрунту і добрив, про пролонгацію їх дії в часі, а також про реакцію ґрунтобіотичного комплексу на внесення кремнієвих речовин в ґрунт. Крім того, ступінь залучення в сільськогосподарське виробництво діатомових руд і подібних до них кремнійвмісних туків в даний час, на жаль, не займає такої ж першочергової позиції як, наприклад, застосування складних мінеральних добрив.

Відносно вивчення впливу діатомових і інших кремнійвмісних добрив на біологічну активність ґрунту і, зокрема, на зміну в ній чисельності цінних мікроорганізмів і її ферментативної активності, актуальність даних питань на сьогоднішній день можна відмітити дуже високо.

Подібні питання і по нинішній день визначають необхідність проведення мікробіологічних і біохімічних досліджень впливу кремнійвмісних природних і синтетичних речовин на систему «ґрунт - рослина» в різних ґрунтово-кліматичних умовах країни. До першочергових питань можна віднести:

- вивчення впливу біопрепаратів і їх сполучень з діатомітових порошком на агрохімічні показники та біологічну активність ґрунту;
- дослідження зміни в фотосинтетичної діяльності баштанних культур під впливом біопрепаратів і діатомітового порошку;
- дослідження впливу біопрепаратів і діатомітового порошку на врожайність і якість баштанних культур;
- дослідження баланс елементів живлення при вирощуванні баштанних культур з використанням для передпосівної обробки насіння біопрепаратів і діатомітового порошку;
- дати екологічну, економічну і біоенергетичну оцінку технології вирощування баштанних культур з використанням біопрепаратів і діатомітового порошку.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Ali A, Haq T ul, Mahmood R, Jaan M, Abbas MN. 2016. Stimulating the anti-oxidative role and wheat growth improvement through silicon under salt stress. *Silicon* 1–4. doi:10.1007/s12633-015-9378-4.
2. Apel K, Hirt H. 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology* 55: 373–399.
3. Van Bockhaven J, De Vleeschauwer D, Höfte M. 2013. Towards establishing broad-spectrum disease resistance in plants: silicon leads the way. *Journal of Experimental Botany* 64: 1281–1293.
4. Boller T, Felix G. 2009. A renaissance of elicitors: perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. *Annual Review of Plant Biology* 60: 379–406.
5. Brunings AM, Datnoff LE, Ma JF, et al. 2009. Differential gene expression of rice in response to silicon and rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*. *Annals of Applied Biology* 155: 161–170.
6. Cai K, Gao D, Luo S, Zeng R, Yang J, Zhu X. 2008. Physiological and cytological mechanisms of silicon-induced resistance in rice against blast disease. *Physiologia Plantarum* 134: 324–333.
7. Epstein E. 1994. The anomaly of silicon in plant biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 91: 11–17.
8. Epstein E. 2009. Silicon: its manifold roles in plants. *Annals of Applied Biology* 155: 155–160.
9. Ma D, Sun D, Wang C, et al. 2016. Silicon application alleviates drought stress in wheat through transcriptional regulation of multiple antioxidant defense pathways. *Journal of Plant Growth Regulation* 35: 1–10. doi:10.1007/s00344-015-9500-2