

ХАРАКТЕР АДАПТИВНЫХ РЕАКЦИЙ ЯДЕРНО-ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ГИБРИДОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ НА ЗАСУХУ

**В.П. Холодова, Т.С. Бормотова, Вл.В. Кузнецов, НИИ физиологии растений,
О.Г. Семенов, Российский университет дружбы народов,
А.Ф. Яковлев, Российский государственный аграрный университет —
Московская сельскохозяйственная академия им. К.А. Тимирязева**

Стратегия адаптивного растениеводства направлена на обеспечение устойчивого роста урожайности сельскохозяйственных культур в условиях нестабильного климата. Один из путей реализации данной стратегии — адаптивная селекция, обеспечивающая функционирование у вновь создаваемых сортов механизмов стресс-толерантности.

Признак устойчивости к неблагоприятным природным факторам является мультигенным, а основные адаптивные реакции растений находятся под контролем коадаптивных генов и коадаптации генома в целом. Большое влияние на характер онтогенетической адаптации растений оказывают цитоплазматические детерминанты, то есть совокупность всех внехромосомных наследственных элементов клетки, так называемый плазмон. Генетические системы цитоплазмы контролируют наследование важных адаптивных признаков высших растений и обеспечивают значительный вклад в генотипическую изменчивость. По оценке японских исследователей, около 25% генотипической изменчивости обусловлено генами органелл, в то время как 75% приходится на долю ядерного генома [1]*. Тот факт, что менее 1% цитоплазматических генов обеспечивают четверть общей генотипической изменчивости, очевидно, объясняется важной ролью генов органелл в обеспечении энергетических процессов в жизни растения — фотосинтеза и дыхания, тесно связанных с различными функциями организма [2].

Хромосомные и цитоплазматические детерминанты представляют собой взаимодополняющие (комплементарные) генетические системы клетки, тесное взаимодействие которых в процессе реализации онтогенетической программы в изменяющихся условиях внешней среды определяет внутреннюю организацию и характер метаболических процессов. Цитоплазматическая наследственность у растений реализуется через ядерно-цитоплазматические взаимодействия [3], т.е. через тесную кооперацию и интеграцию систем генома и плазмона. Следует отметить, что с типом цитоплазмы связаны такие биологические функции растений, как иммунитет и устойчивость к неблагоприятным природным факторам.

Возможность практического использования цитоплазматических систем для воздействия на реализацию генетической программы адаптации организмов появилась при создании новых генетических систем пшеницы, у которых ядерно-цитоплазматические взаимодействия детерминируют ряд свойств, обеспечивающих более высокий адаптивный потенциал.

Такими системами являются самофертильные аллоцитоплазматические пшеницы (АЦПГ) *T. aestivum* L. на цитоплазме дикорастущих злаков (различные виды рода *Aegilops*), некоторых видов пшеницы (*T. timopheevi* Zhuk), а также на цитоплазме ржи зерновой — *Secale cereale* L. (озимый сорт Вятка). Подобные формы АЦПГ созданы О.Г. Семеновым путем беккроссирования доноров чужеродной цитоплазмы (виды, используемые в качестве

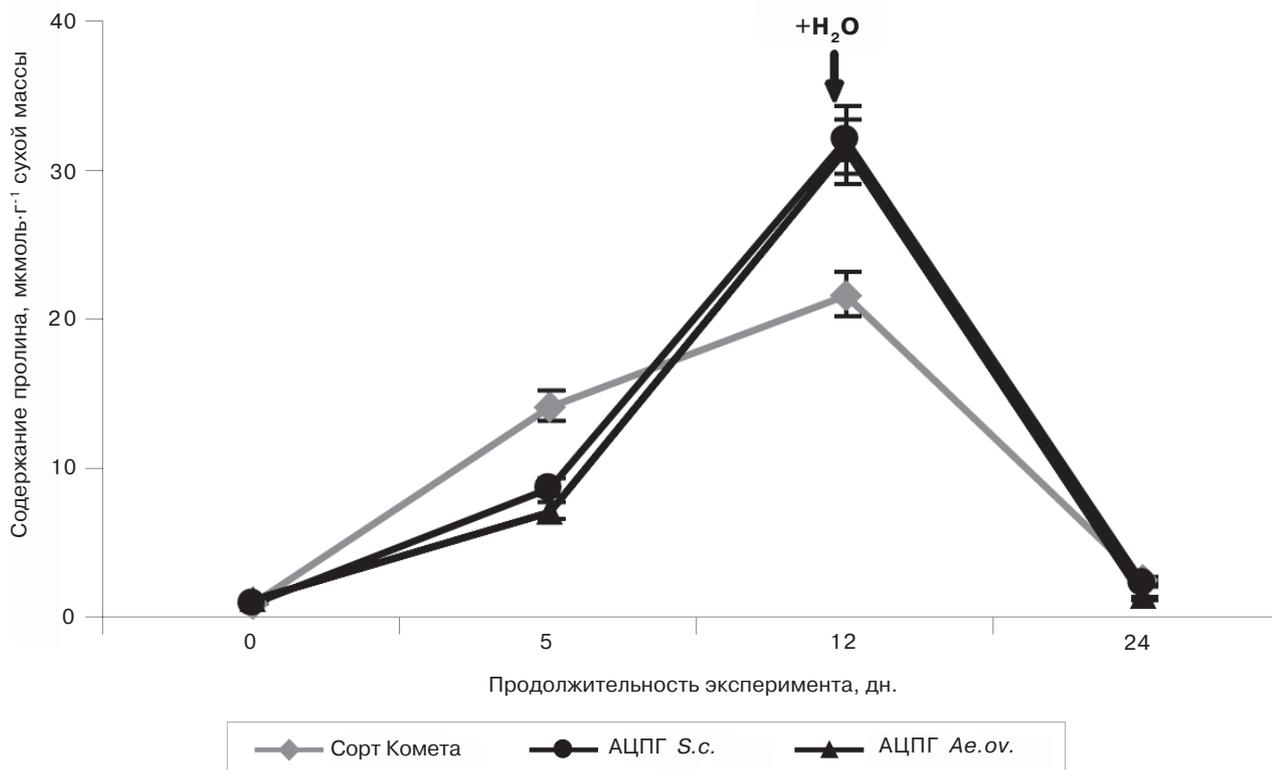
материнских форм) пылью мягкой пшеницы с одновременным отбором самофертильных форм и выбраковкой форм с ЦМС. Адаптивный потенциал и механизмы устойчивости АЦПГ в настоящее время недостаточно исследованы. Цель данной работы заключалась в изучении физиологических реакций на прогрессирующую засуху двух яровых форм АЦПГ на цитоплазме *Aegilops ovata* и *Secale cereale*, использованных в качестве модельных объектов, а также яровой пшеницы сорта Комета, использованного в качестве эталонного засухоустойчивого сорта.

Эксперименты проводили в камерах фитотрона РГАУ — МСХА и ИФР РАН. Растения подвергали воздействию прогрессирующей почвенной засухи, которую создавали путем прекращения полива, а также воздушной засухи благодаря циркуляции интенсивных потоков сухого воздуха. Влажность почвы в сосудах в оптимальных условиях составляла 65—70% от ПВ. Условия освещения и температурный режим для различных вариантов опыта были одинаковы (фотопериод — 16 ч, освещение — 10 тыс. люкс, дневная и ночная температуры — +20...+22° и +16...+18°С соответственно, относительная влажность воздуха — 40%). Дефицит влажности в опытах создавали в критический период развития растений, когда проходят наиболее важные органообразовательные процессы: период закладки колосков в колосе — в фазе начала выхода в трубку (IV этап органогенеза). Продолжительность почвенной засухи определялась целью проводимого эксперимента и колебалась от 5 до 12 дн. Для изучения интенсивности восстановления растений после перенесенного стрессорного воздействия в опытных вариантах возобновляли полив и оценивали протекания ряда физиологических процессов.

В качестве одного из основных биохимических критериев ответа растений на засуху является их способность аккумулировать свободный пролин — один из универсальных совместимых осмолитов высших растений. Он накапливается при стрессе, обладает выраженными антиоксидантными, стресс-протекторными и осморегуляторными свойствами [4].

Установлено, что в условиях оптимального увлажнения конститутивный (исходный) уровень свободного пролина был относительно невысоким и практически не различался у всех изученных форм, составляя в среднем 1—2 мкмоль пролина/г свежей массы. На 5-дн. почвенную засуху опытные растения реагировали 7—14-кратным увеличением уровня пролина по сравнению с контрольными растениями (табл. 1). В течение последующих 7 дн. засухи наблюдалось дальнейшее увеличение содержания пролина в листьях растений, максимальная концентрация которого у гибрида АЦПГ пшеницы на цитоплазме ржи составляла 32 мкмоль пролина/г свежей массы листьев.

В отличие от АЦПГ у растений сорта Комета наблюдалось значительно меньшее увеличение содержания пролина, тем не менее его уровень и в данном случае увели-



Содержание свободного пролина в листьях растений пшеницы при засухе и в период восстановления

чивался в 11 раз по сравнению с контрольными растениями того же возраста. Более интенсивная аккумуляция пролина в листьях растений АЦПГ, обладающего стресс-защитными свойствами, свидетельствует в пользу их более высокой способности адаптироваться к условиям водного дефицита.

В условиях прекращения засухи наблюдалось резкое снижение содержания пролина в листьях всех исследованных форм растений почти до их исходного уровня (рис.). При этом растения обоих АЦПГ использовали в ходе репарации практически одинаковое абсолютное количество пролина, равное 30 мг пролина/г свежей массы листьев, в то же время соответствующая величина у растений сорта Комета составила лишь 19 мг пролина/г свежей массы листьев. Это означает, что более интенсивное использование пролина растениями АЦПГ по сравнению с растениями сорта Комета на этапе восстановления облегчало репарацию их повреждений и переход к «нормальному» клеточному метаболизму.

Уровень адаптивного потенциала организма может также быть охарактеризован способностью растений АЦПГ формировать ассимиляционный (листовой) аппарат в условиях засухи. В условиях оптимального водообеспечения через 14 дн. эксперимента растения АЦПГ пшеницы на цитоплазме эгилопса несколько опережали в росте и развитии листовую поверхность растения АЦПГ пшеницы на цитоплазме ржи, а также сорта Комета (табл. 2). При этом под воздействием 7-дн. почвенной и воздушной засухи растения обоих изучаемых АЦПГ пшеницы обнаружили определенное преимущество по сравнению с растениями сорта Комета, тогда как различия между гибридами были менее выражены. Сходная ситуация наблюдалась и в период репарации после восстановления полива, хотя отставание растений сорта Комета было незначительным.

Для оценки уровня засухоустойчивости АЦПГ представлялось также важным изучить газообмен сравниваемых форм растений в оптимальных условиях, при засухе и в период восстановления. В условиях оптимального водообеспечения за период измерений интенсивность наблюдаемого фотосинтеза находилась в пределах 16—24 мг CO₂, поглощаемой 1 дм² листа в ч (табл. 2). В условиях жесткой почвенной и воздушной засухи отмечалось падение интенсивности фотосинтеза у растений всех изучаемых форм, особенно у сорта Комета, до 10,9 мг CO₂ (т.е. до 69% от контроля). Наиболее стабильным оказался фотосинтез у растений АЦПГ на цитоплазме ржи (падение менее 15%). Через 7 дн. после возобновления полива у растений сорта Комета произошло достоверное усиление интенсивности фотосинтеза и по абсолютной величине (до 13,9 мг CO₂), и по отношению к его уровню у контрольных растений того же возраста (до 78%). Сходная картина наблюдалась у растений АЦПГ пшеницы на цитоплазме эгилопса. Сравнительно с этими формами лучшую устойчивость к действию почвенной и воздушной засухи обнаружили растения

Таблица 1. Содержание свободного пролина в листьях растений пшеницы в условиях оптимального водообеспечения и при засухе, мкмоль/г свежей массы

Вариант	Продолжительность эксперимента, дн.		
	0	5	12
Оптимальное водообеспечение			
Сорт Комета	0,99	1,66	1,93
АЦПГ <i>T. aestivum</i> на цитоплазме <i>S. cereale</i>	0,93	1,72	2,14
АЦПГ <i>T. aestivum</i> на цитоплазме <i>Ae. ovata</i>	1,05	1,83	2,00
Действие засухи			
Сорт Комета	—	14,13	21,64
АЦПГ <i>T. aestivum</i> на цитоплазме <i>S. cereale</i>	—	8,75	32,04
АЦПГ <i>T. aestivum</i> на цитоплазме <i>Ae. ovata</i>	—	7,13	31,30
НСР ₀₅	0,13	2,62	3,81

АЦПГ пшеницы на цитоплазме ржи, у которых фотосинтез восстановился почти полностью.

Измерение интенсивности дыхания листьев растений, находившихся в условиях оптимального водообеспечения, не обнаружило существенных различий между растениями сорта Комета и двух исследованных АЦПГ (табл. 2). Ответная реакция на действие засухи состояла в активации дыхания в 1,5 раза и более по сравнению с контролем. После возобновления полива интенсивность дыхания снижалась, и в большинстве измерений опускалась ниже значений, характерных для растений того же возраста, не подвергавшихся действию стрессора (контрольный вариант). В целом, за весь период опыта наименьшие изменения интенсивности дыхания по отношению к растениям контрольного варианта наблюдались у растений АЦПГ пшеницы на цитоплазме ржи.

Таким образом, в условиях прогрессирующей засухи, вызываемой сочетанием дефицита почвенной и воздушной влаги с интенсивными потоками воздуха (ветра), судя по динамике формирования ассимиляционной поверхности, интенсивности наблюдаемого фотосинтеза и дыхания растений, а также способности аккумулировать стресс-протекторные метаболиты, АЦПГ пшеницы и, прежде всего, АЦПГ на цитоплазме ржи, обнаруживали более высокий адаптационный потенциал по сравнению с растениями сорта Комета. Очевидно, что АЦПГ

Таблица 2. Влияние засухи на формирование ассимиляционной поверхности, интенсивность фотосинтеза и дыхания					
Вариант	Контроль			Засуха	Восстановление
	0	7 дн.	14 дн.	7 дн.	14 дн.
Ассимиляционная поверхность, см ²					
Сорт Комета	15,1	26,9	32,2	18,2	22,6
АЦПГ <i>T. aestivum</i> на цитоплазме <i>S. cereale</i>	17,7	28,2	33,9	21,9	25,3
АЦПГ <i>T. aestivum</i> на цитоплазме <i>Ae. ovata</i>	18,9	25,6	37,3	20,2	26,8
НСР ₀₅	3,5	3,8	4,9	3,3	3,9
Интенсивность фотосинтеза, мг CO ₂ / дм ² в ч					
Сорт Комета	17,1	15,9	17,8	10,9	13,9
АЦПГ <i>T. aestivum</i> на цитоплазме <i>S. cereale</i>	16,3	17,2	23,4	14,7	22,3
АЦПГ <i>T. aestivum</i> на цитоплазме <i>Ae. ovata</i>	18,0	15,7	19,2	12,2	15,4
НСР ₀₅	1,8	1,9	2,7	1,8	1,4
Интенсивность дыхания, мг CO ₂ / дм ² в ч					
Сорт Комета	10,0	8,3	6,7	12,6	4,9
АЦПГ <i>T. aestivum</i> на цитоплазме <i>S. cereale</i>	8,9	7,8	7,1	9,4	7,6
АЦПГ <i>T. aestivum</i> на цитоплазме <i>Ae. ovata</i>	11,2	8,0	8,7	12,7	8,3
НСР ₀₅	2,1	1,3	0,9	3,2	2,2

пшеницы как новая форма растений с измененными ядерно-цитоплазматическими отношениями, полученными методом возвратных скрещиваний и последующим отбором, у которых ядро *T. aestivum* нормально (без ЦМС) функционирует в чужеродной цитоплазме (диких злаков или ржи), являются весьма перспективными формами для их выращивания в регионах с засушливым климатом. **W**

Литература

1. Tsunewaki K., Maekawa M., Tsujimoto H. Genetic diversity of the cytoplasm in *Triticum* and *Aegilops*. XX. The hexaploid *triticale* as an effective tester for plasma type distinction // *Jpn. J. Genet* — 1984 — Vol. 59 — P. 215—224.
2. Даниленко Н.Г., Давыденко О.Г. Миры геномов органелл / Мн.: Тэхналогія — 2003 — 494 с.
3. Семенов О.Г. Аллоцитоплазматическая пшеница. Биологические основы селекции. Монография — М.: Изд-во РУДН — 2000 — 208 с.
4. Кузнецов Вл.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция — *Физиология растений* — 1999 — т. 46, №2 — с. 321—336.