

УДК 581.1:631.52:633.11

О. И. КЕРШАНСКАЯ, И. О. БАЙТУЛИН, Е. В. НИСТОР, С. Л. АЛДАКАЕВА

МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ПШЕНИЦЫ К СТРЕССУ ЗАСУХИ

Исследованы механизмы адаптации фотосинтетического аппарата пшеницы к засухе в трех направлениях: 1. Поддержание высокого водного статуса в растении и тем самым сохранение высокой фотосинтетической активности (механизм поддержания фотосинтеза – линия 3, например); 2. Сохранение функции растений и высокой фотосинтетической активности при низком (неблагоприятном) водном статусе (механизм избежания стресса за счет изменения продолжительности фаз вегетации, наиболее чувствительных к действию стресса засухи – линия 1; концентрация ассимилятов в наиболее важных для репродукции органах, др.); 3. Восстановление водного статуса и фотосинтетической функции после действия стресса (механизм восстановления) линии 2, 5.

Выявлены формы пшеницы с высокой адаптационной способностью фотосинтетического аппарата к действию засухи: у форм Гостиганум-88, Прогресс, Омская-изо доминировал высокий уровень фотосинтеза, а форма Эритроспермум-350 с самым высоким уровнем фотосинтеза содержала в генотипе достаточно много рецессивных генов, в результате чего ее гибриды уступали родительской форме по интенсивности фотосинтеза. Линия Омская-изо – донор высокой фотохимической активности, сохраняющейся в условиях необеспеченной богары.

Проблема засухоустойчивости представляет наиболее значительной в производстве зерна пшеницы в Казахстане, где более половины территории представлена аридными и полупустынными зонами. Водные ресурсы развивающегося государства Казахстан, большинство посевных площадей зерновых злаковых культур которого расположены в пустынной и полупустынной зонах, ограничены. Исследование и создание форм пшеницы, которые наилучшим образом адаптированы к засухе, является важнейшей задачей сельскохозяйственного производственного сектора в последние десятилетия. Проблема засухоустойчивости пшеницы становится еще более актуальной в условиях глобального изменения климата, возрастающей засухи и опустынивания, связанных с изменением и отсутствием должного регулирования землепользования в результате экологических, социальных, хозяйственных и экономических причин в развивающемся государстве [1-7].

Засуха представляет собой наиболее важный стрессовый фактор окружающей среды обитания растений, лимитирующий фотосинтез, и, следовательно, биологическую и зерновую продуктивность. Принципиальное значение в исследовании механизмов устойчивости растения к засухе представляют генотипическая характеристика функционирования фотосинтетических процессов в условиях засухи, изучение стратегии адаптации фотосинтетического аппарата к стрес-

су и генетические модификации фотосинтезом. Исследование физиолого-генетических механизмов адаптации пшеницы в засушливых условиях региона Казахстана и разработка научных основ повышения ее продуктивности требует ясного понимания механизмов устойчивости фотосинтетического аппарата к стрессам внешней среды, что обуславливает чрезвычайную актуальность исследований.

Процесс фотосинтеза – основной метаболический процесс в зеленом растении, обеспечивающий накопление биомассы и энергии, лежит в основе продукционного процесса, а биологическая и зерновая продуктивность зависят, в первую очередь, от состояния фотосинтетического аппарата и активности фотосинтетических процессов на разных уровнях его организации. Проблема исследования фотосинтетических основ продукционного процесса привлекает все возрастающее внимание биологов, биотехнологов и селекционеров [6, 8-11]. Исследование физиолого-генетических механизмов адаптации пшеницы в засушливых условиях региона Казахстана и разработка научных основ повышения ее продуктивности требует ясного понимания механизмов устойчивости фотосинтетического аппарата к стрессам внешней среды [12-13].

Эффективным подходом к исследованию физиолого-генетических основ адаптации фотосинтетического аппарата к засухе может являться использование контрастных генотипических

объектов, таких как высокопродуктивные адаптивные гетерозисные гибриды в сравнении с родительскими формами или форм, обладающих генами свертываемости листьев в условиях засухи [8, 14]. Моделирование и генетические манипуляции фотосинтезом методами традиционной селекции и биотехнологии могут быть использованы как эффективное средство повышения засухоустойчивости и продуктивности сельскохозяйственных культур, и пшеницы в частности в ближайшем будущем [16-18].

Цель: Определить механизмы функционирования фотосинтетического аппарата пшеницы в условиях засухи (механизмы избежания абиотического стресса, редукции и/или восстановления фотосинтетических процессов). Выявить перспективные формы пшеницы с высокой адаптационной способностью фотосинтетического аппарата к действию засухи.

Объекты, условия, методы исследования. В качестве объектов исследования использованы 5 Казахстанских линий пшеницы, различающихся по числу и экспрессии генов свертываемости листа и засухоустойчивости, условно обозначенные: 1 (Грекум-476), 2 (BC₆ - Отан, от скрещивания Грекум-476 x Омская-9), 3 (линия Омская-9), 4 (BC₃ от скрещивания Грекум-476 x Омская-9) и 5 (дигиплоид КГ-1 из BC₆).

В полевых экспериментах использованы гетерозисные и диаллельные гибриды озимой пшеницы 9–10-го поколений, созданные на их основе константные линии и их родительские формы, условно обозначенные: ДФА-1 (доноры признаков высокой фотосинтетической активности) – Прогресс, ДФА-2 – Гостианум-88, ДФА-3 – Эритроспермум-350, ДФА-4 – Омская-изо-15, ДФА-5 – Омская стандарт, ДФА-6 – Грекум-476; НФА-1а, НФА-1б НФА-1в – (линии – разновидности – носители признаков высокой фотосинтетической активности) – Прогресс x Гостианум-88; НФА 2а, НФА 2б, НФА 2в, НФА 2г – Прогресс x Эритроспермум-350; НФА 3а, НФА 3б – Прогресс x Омская-изо-15; НФА 4а, НФА 4б – Гостианум-88 x Прогресс; НФА 5, НФА 5б, НФА 5в – Гостианум-88 x Эритроспермум-350; НФА 6а, НФА 6б – Гостианум-88 x Омская-изо-15; НФА 7а, НФА 7б – Омская-изо-15 x Гостианум-88; НФА 8а, НФА 8б – Омская-изо-15 x Прогресс; НФА 9а, НФА 9б – Омская-изо-15 x Эритроспермум-350; НФА 10а, НФА 10б, НФА 10в – Эритроспермум-350 x Гостианум-88; НФА 11а – Эрит-

роспермум-350 x Прогресс; НФА 12а, НФА 12б – Эритроспермум-350 x Омская-изо-15.

Контрольные растения выращивали в сосудах при влажности почвы, близкой к полевой влагоемкости – 50% по объему, а опытные растения подвергали воздействию нарастающего стресса засухи до 10% полевой влагоемкости. В поле растения выращивали с влажностью почвы, близкой к уровню полевой влагоемкости, что составляет около 50% от полной полевой влагоемкости, с возможным высушиванием почвы примерно до 20% в течение вегетационного периода, вызывающим воздействие стресса засухи на растения.

Проведены вегетационные измерения влажности почвы в экспериментальных сосудах, водного потенциала листьев, интенсивности фотосинтетического CO₂-газообмена, устьичной проводимости, замедленной флуоресценции хлорофилла, фотосинтезирующей поверхности и биомассы растений. Мониторинг содержания воды в почве проведен с использованием установки (Theta probe, Delta-T Devices, UK), фотосинтетический газообмен и устьичная проводимость листьев определены с использованием портативного газоанализатора (CIRAS-1, PP-Systems, UK). Флуоресценция хлорофилла измерена в системе мониторинга флуоресценции на FMS-1, Hansatech, UK [9, 10].

В полевых условиях определены активность транспорта электронов в хлоропластах флагового листа гибридной пшеницы по модифицированным нами методам; число хлоропластов в единице объема и площади листа; интенсивность фотосинтетического CO₂-газообмена флагового листа на газоанализаторе Infracalor, Junkalor, Germany; площадь флагового листа методом параметров [8].

Результаты и обсуждение. Проведена постановка контролируемого опыта в условиях фитотрона с двумя последовательными циклами водного дефицита в течение вегетации у пшеницы, моделирующего возрастающую засуху в поле, в наиболее важные для формирования урожая фазы развития: конец трубкования и формирование зерна, для определения реакции фотосинтетических параметров на стресс. Показаны принципиальные генотипические различия исследуемых образцов в высушивании почвы в сосудах и реакции фотосинтетических параметров на засуху. Различия в высушивании почвы в сосудах различными генотипами во время действия

нарастающей засухи не были связаны с различиями в формировании величины ассимиляционной (фотосинтезирующей) поверхности у этих генотипов (рис. 1). Наибольшей величиной ассимиляционной поверхности после действия двух последовательных циклов засухи характеризовались генотипы 2 и 1. Величина ассимиляционной поверхности у формы 5 примерно равнялась таковой у контроля 3. Наименьшая величина ассимиляционной поверхности отмечена у формы 4.

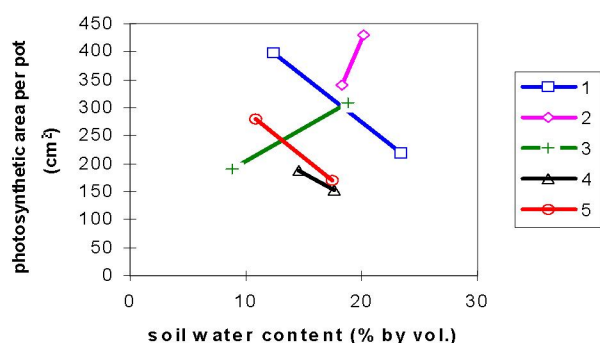


Рис. 1. Взаимосвязь между фотосинтезирующей поверхностью и влажностью почвы в сосуде у различных генотипов пшеницы в двух последовательных пиках засухи. Наименьшая величина ассимиляционной поверхности соответствует первому пику, наибольшая – второму пику засухи. 1-5: генотипы пшеницы

Соответственно, площадь фотосинтезирующей поверхности контрольных (постоянно поливаемых) растений в сосудах в конце второго периода засухи была наибольшей у линий 1 и 2. Затем следовали линии 4 и 5. Наименьшая величина ассимиляционной поверхности в конце вегетации отмечена у 3 линии – контроля. Обычно в исследованиях эффектов засухи снижение рос-

та растений рассматривается только как результат недостатка воды. В настоящее время исследователи пересмотрели это взаимоотношение и полагают, что регулирование роста площади листовой поверхности и роста корневой системы является средством адаптации к водному дефициту.

Рост листьев, таким образом, непосредственно регулируется климатическими условиями: повышение необходимости испарения в результате увеличения сухости атмосферы замедляет рост листьев, даже если растение находится в условиях достаточного влагообеспечения. Тем более, что в условиях водного дефицита сигнал из корней приводит к еще более значительному снижению роста листьев. Снижение роста листьев в результате воздействия засухи, в общем бывает значительнее, чем снижение интенсивности фотосинтеза. Такой эффект приводит к повышению производства сахаров, что вызывает повышенное содержание сахаров в листьях. Увеличение транспорта сахаров в корни является одним из механизмов управления, в том числе даже увеличения роста корней.

На основании полученных данных вполне логично сопоставить генотипическое варьирование формирования величины ассимиляционной поверхности с экспрессией и числом генов R11 и R12.

Водный дефицит подавлял фотосинтетический газообмен и устьичную проводимость при реальных и высоких интенсивностях света и концентрациях углекислоты. Но подавление фотосинтеза в результате нарастающей засухи не у всех форм было однозначно связано с устьичной проводимостью. Фотосинтез оставался низким даже при повышении устьичной проводимости после полива у отдельных генотипов (рис. 2). Во втором

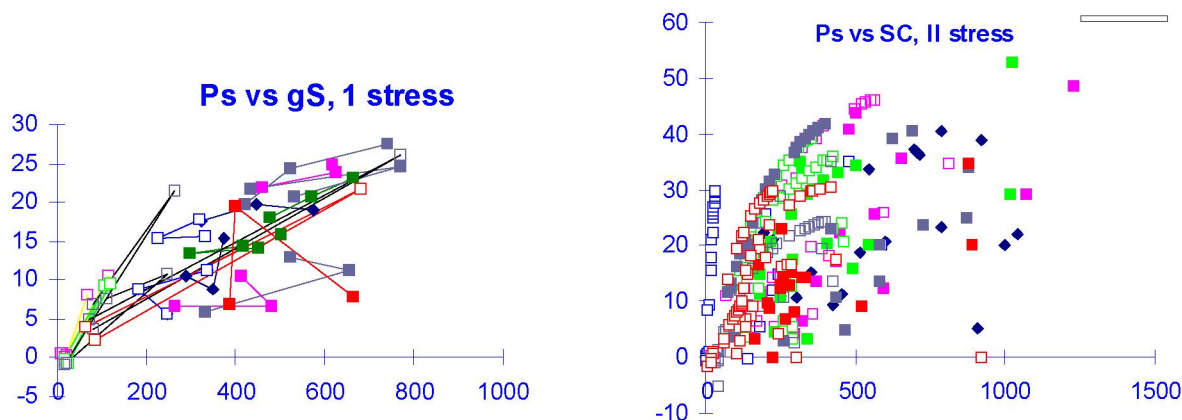


Рис. 2. Интенсивность фотосинтеза в зависимости от устьичной проводимости в двух последовательных циклах засухи у 5 генотипов пшеницы. Интенсивность фотосинтеза (ось ординат) и устьичная проводимость (ось абсцисс) в периоды ранней (I) и поздней (II) засухи

стрессе засухи интенсивность фотосинтеза однозначно обуславливалась значением устьичной проводимости, и эта зависимость описывалась почти правильной гиперболической кривой.

Известно, что водный дефицит у растений приводит к ингибированию различных фотосинтетических процессов вследствие действия засухи. Содержание CO_2 , рибулозо-бисфосфат (RuBP) и аденозин трифосфата (АТФ) снижается с самого начала воздействия засухи, при сравнительно высокой G (устьичная проводимость – выше $150 \text{ ммоль H}_2\text{O м}^{-2} \text{ с}^{-1}$). Следовательно, восстановление рибулозы-бисфосфат и синтез АТФ приостанавливаются. Снижение фотохимической и Rubisco активностей, как правило, происходит при низких значениях G ($<100 \text{ ммоль H}_2\text{O м}^{-2} \text{ с}^{-1}$), в то время как постоянное фотоингибирование наступает при очень низких G ($<50 \text{ ммоль H}_2\text{O м}^{-2} \text{ с}^{-1}$). Надустьичная концентрация CO_2 снижается при уменьшении G , но возрастает опять при очень низких G . Анализ показывает, что открытие устьиц является ранней реакцией на засуху, и лимитирование фотосинтеза снижает воздействие засухи. В то же время, прогрессирующее снижение и ингибирование метаболических процессов ведет к снижению содержания RuBP, что становится доминантным лимитированием фотосинтеза при засухе, и, таким образом, ингибирует фотосинтетическую ассимиляцию CO_2 [40]. Исследования фотосинтетического механизма закрытия устьиц показали, что в

случае водного дефицита, корни синтезируют молекулы абсцизовой кислоты (АБК), которые транспортируются с током ассимилятов в листья. АБК в листьях тормозит закрытие устьиц. Таким образом, водный статус листьев также вовлечен в регулирование функции устьиц.

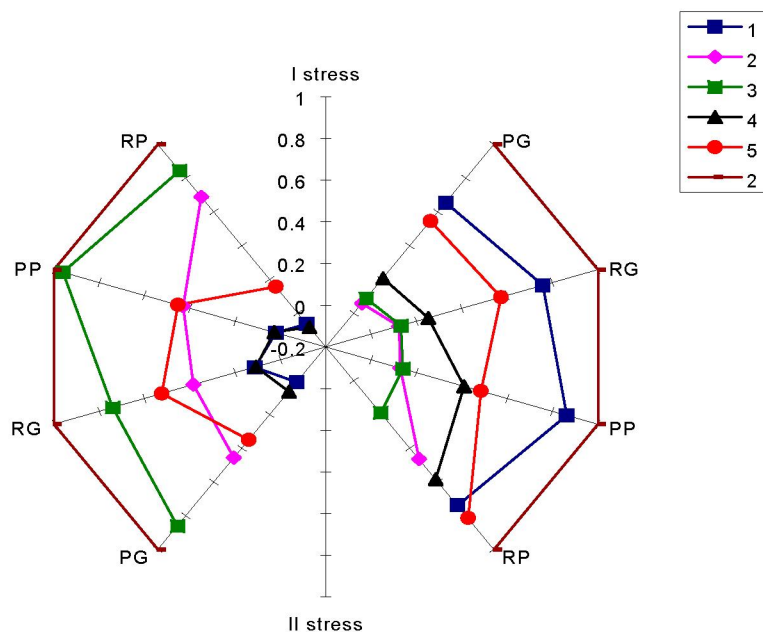
Совершенно отчетливо можно проследить тот факт, что различные генотипы по показателям интенсивности фотосинтеза относились по-разному к первому и второму стрессам засухи (рис. 3).

Линия 1 была наименее чувствительна к воздействию первого стресса засухи и наиболее чувствительна – ко второму. Контрольная линия 3 наоборот, была наиболее чувствительна к ранней засухе, и наименее чувствительна – к поздней. Эти различия не были сопоставимы с изменением влажности почвы, осуществляемой данными генотипами. Фотосинтез продолжал оставаться ингибированным в генотипе 4 даже после того, как открытие устьиц восстанавливалось до исходных контрольных значений.

Данные определения флуоресценции хлорофилла предварительно показали, что эффективность фотосистемы II исследуемых генотипов относительно мало изменялась в условиях воздействия засухи. Обнаружены некоторые генотипические различия по нефотохимической диссипации флуоресценции хлорофилла (qNP) (рисунок не представлен). Интересно, что увеличение qNP по отношению к стрессу было наиболее

Рис. 3. Реакция фотосинтетического аппарата на воздействие стресса ранней (правая сторона схемы) и поздней засухи (левая сторона схемы) в (%) у различных генотипов пшеницы.

RP и RG – интенсивность реального фотосинтеза и устьичная проводимость при “реальных” условиях интенсивности света и концентрации углекислоты. PP и PG – соответствуют потенциальному уровню. 1-5: генотипы пшеницы



значительным у контроля 3 в период первого стресса и наибольшим у исходной формы 1, 2 (В₆ – Отан), 4 (ВС₃) – в период второго стресса.

Флуоресценция хлорофилла является одним из нескольких физиологических параметров, коррелирующих с термо- и солеустойчивостью. Давно замечено уменьшение net ассимиляции CO₂ в ответ на водный стресс, но этот эффект может быть и результатом других процессов, таких как ингибирование транспорта электронов, лимитирующих метаболическую активность. Классический метод, основанный на измерении CO₂ и водного обмена, обеспечивает информацией, касающейся net фотосинтетической активности. Однако, этой информации недостаточно и необходимы дополнительные непосредственные методы для определения воздействия водного стресса на фотосинтез.

Многие фотосинтетические параметры, такие как электронный транспорт, эффективность карбоксилирования, эффективность использования воды, скорость фотодыхания на свету и т.д., скорее коррелировали с устьичной проводимостью, чем с водным статусом. Более того, была показана высокая зависимость флуоресценции хлорофилла от устьичной проводимости. Все это обсуждается с позиций интегрированной регуля-

ции фотосинтетическим процессом при наличии CO₂ в мезофилле листа.

Засухоустойчивые гетерозисные и диаллельные гибриды пшеницы, выращиваемые в поле, характеризовались сниженным количеством хлоропластов, но высокой фотосинтетической активностью единичного хлоропласта. В изученной группе форм высокий уровень фотохимической активности хлоропластов доминировал, низкая активность хлоропластов наследовалась по рецессивному типу, что облегчает отбор по этому признаку в гибридных поколениях (табл. 1).

Измерение реального фотосинтеза показало различия между родительскими сортами более чем в два раза (табл. 2). В фазе трубкования у гибридов, за исключением гибридов формы Эритроспермум-350, отмечен гетерозис по интенсивности реального фотосинтеза. Величина гетерозисного эффекта была невелика, а генетический анализ показал слабые эффекты сверх-доминирования. Наличие эпистаза не доказано (t = 0.135, что не достоверно).

В исследуемой группе сортов представлены генотипы с разным направлением доминирования. Так, у форм Гостианум-88, Прогресс, Омская-изо доминировал высокий уровень фотосинтеза, а форма Эритроспермум-350 с самым

Таблица 1. Скорость реакции Хилла, активность нециклического транспорта электронов (мМ_{восст.} K₃Fe(CN)₆/мг хл.ч) и показатели общей комбинационной способности у форм гибридной пшеницы (g_i)

Объект	Фаза вегетации	Прогресс	Гостианум-88	Эритроспермум-350	Омская-изо	Общая комбинационная способность, g _i
Скорость реакции Хилла						
Прогресс	Трубкавание	<u>81.1</u>	269.5**	545.1**	115.3	Исключен
Гостианум-88		114.9	<u>125.5</u>	316.8	180.0	-31.80
Эритроспермум-350		286.2	248.0	<u>304.0</u>	320.0	50.12
Омская-изо		295.6**	207.0**	<u>201.6</u>	<u>187.7</u>	-2.61
Прогресс	Формирование зерна	<u>193.8</u>	199.0*	190.3	266.4*	-124.20
Гостианум-88		169.2	<u>177.2</u>	220.5	288.0**	-16.70
Эритроспермум-350		300.0**	199.0	<u>211.5</u>	282.0**	-0.02
Омская-изо		258.0*	315.0**	264.0*	<u>224.0</u>	30.31
Нециклический транспорт электронов						
Прогресс	Трубкавание	<u>363.0</u>	280.0	340.0	524.0**	-20.25
Гостианум-88		244.0	<u>346.6</u>	290.0	582.2**	-24.20
Эритроспермум-350		420.0*	308.1	<u>287.5</u>	403.3	-50.40
Омская-изо		520.0**	625.0**	476.6*	22.20	94.90
Примечания. 1. Подчеркнуты значения признака у родительских форм. 2. Знаком ** в таблице отмечено проявление гетерозисного эффекта по данному фотосинтетическому признаку.						

Таблица 2. Реальный фотосинтез гибридной пшеницы (мг CO₂/дм² · ч) и эффекты общей комбинационной способности родительских форм (g_i)

Объект	Фаза вегетации	Прогресс	Гостианум-88	Эритро-спермум-350	Омская-изо	Общая комбинационная способность, g _i
Прогресс	Трубкавание	<u>20.30</u>	23.54	24.40	25.60	-1.57
Гостианум-88		23.02**	<u>21.35</u>	22.90	23.40*	-0.70
Эритроспермум-350		21.30	27.10	<u>32.50</u>	31.80	3.11
Омская-изо		22.70**	25.50**	26.10	<u>15.90</u>	-0.85
Прогресс	Формирование зерна	<u>21.10</u>	12.00	20.00	23.20*	—
Гостианум-88		15.20	<u>20.00</u>	17.00	22.10*	—
Эритроспермум-350		17.10	16.80	<u>20.00</u>	9.30	—
Омская-изо		20.30*	19.80	20.00*	<u>17.20</u>	—

Примечания. 1. Подчеркнуты значения признака у родительской формы. 2. Знаком ** в таблице отмечено проявление гетерозисного эффекта по данному фотосинтетическому признаку.

высоким уровнем фотосинтеза содержала в генотипе достаточно много рецессивных генов, в результате ее гибриды уступали родительской форме по интенсивности фотосинтеза. По оценкам комбинационной способности по признаку «интенсивность фотосинтеза» лучшим родителем являлась линия Эритроспермум-350, худшим – сорт Прогресс.

По площади ассимиляционной поверхности флагового листа родительские сорта были достаточно контрастны (табл. 3). Гибриды проявляли в основном промежуточное наследование признака, иногда положительный и отрицательный гетерозис. В отличие от сортов экстенсивного типа, известных из литературных источников, исследуемый набор гибридных комбинаций отличался умеренным вегетативным ростом, что отличает формы пшеницы интенсивного типа.

В представленном наборе родительских форм доминировала низкая площадь флагового листа. Преобладание рецессивных генов площади листа у линий Гостианум-88 и Эритроспермум-350 объясняет, почему их гибриды имеют показатели площади листа флага ниже, чем у родительских сортов. Гибриды наследовали низкую площадь листа от худшего родителя, который доминирует.

Изученные формы были достаточно контрастны, а гибриды проявляли в основном промежуточное наследование площади листовой поверхности. Доминирование низкой площади листьев у сортов селекции экстенсивного типа встречается редко и является прогрессивным на современном этапе развития, так как позволяет ограничить бурный рост листовой массы у гибридов и обосновывает возможность получения компакт-

Таблица 3. Площадь флагового листа гибридной пшеницы (см²) и эффекты общей комбинационной способности родительских форм (g_i)

Объект	Фаза вегетации	Прогресс	Гостианум-88	Эритро-спермум-350	Омская-изо	Общая комбинационная способность, g _i
Прогресс	Трубкавание	<u>35.3</u>	30.0	42.0	42.7**	-2.93
Гостианум-88		35.7	<u>55.3</u>	40.7	59.7**	2.91
Эритроспермум-350		37.3	47.7*	<u>45.3</u>	33.7	1.93
Омская-изо		41.0**	21.7	46.3*	<u>31.3</u>	-1.89
Прогресс	Формирование зерна	<u>44.0</u>	37.7	38.0	31.8	5.38
Гостианум-88		33.0	<u>37.7</u>	41.3*	37.5*	0.97
Эритроспермум-350		32.5	37.7	<u>39.0</u>	32.8	-1.36
Омская-изо		35.0	35.7	41.0*	<u>30.7</u>	-2.46

Примечания. 1. Подчеркнуты значения признака у родительской формы. 2. Знаком ** в таблицах 1-3 отмечено проявление гетерозисного эффекта по данному фотосинтетическому признаку.

ных форм пшеницы с высокой фотосинтетической активностью.

Выявленные особенности гибридных форм по исследованным фотосинтетическим параметрам свидетельствуют об интенсификации фотосинтетических процессов у этих форм, обеспечивающих увеличение урожайности пшеницы в условиях необеспеченной богары и повышение ее засухоустойчивости.

Можно заключить, что существует комплекс причин, по которым засуха подавляет урожай зерна и биомассы. Среди них различают как воздействие водного дефицита на редукцию роста и фотосинтеза, изменение развития, так и ряд неспецифических эффектов [1, 2, 6, 18].

Длительный водный дефицит снижает интенсивность фотосинтеза и, как следствие, уменьшает образование АТФ в процессе фотосинтетического фосфорилирования. Под влиянием почвенной и атмосферной засухи тормозится также отток продуктов фотосинтеза из листьев в другие органы [9]. В большинстве случаев суммарный фотосинтез при недостатке влаги снижается, хотя иногда на начальных этапах обезвоживания наблюдается некоторое увеличение его интенсивности [18]. Снижение скорости фотосинтеза может быть следствием: 1) недостатка CO_2 из-за закрытых устьиц [14], 2) нарушения синтеза хлорофиллов, 3) разобщения транспорта электронов и фотофосфорилирования, 4) изменений в фотохимических реакциях и реакциях восстановления CO_2 , 5) нарушения структуры хлоропластов, 6) задержки оттока ассимилятов из листьев при длительном водном дефиците [15–18].

Неспецифические эффекты включают в себя последствия воздействия высоких температур на ткани (являющихся результатом высоких температур среды обитания и потери энергии при испарении при закрытых устьицах) и окислительный стресс, который развивается в листьях в условиях высокого светового насыщения, когда фотосинтез ингибирован из-за закрытых устьиц [1, 9, 14].

Фотосинтетические процессы часто рассматриваются как индексы засухоустойчивости и как мера ответной реакции растения на засуху [3]. Фотосинтез меняется с водным статусом листа. Когда фотосинтез измеряется внутри генотипа в течение всего периода засухи, мы можем представить лишь генотипические различия

в водном статусе растения. В таком случае различия в фотосинтетических параметрах представляют собой генотипические различия растений в способности сохранить водный статус в условиях стресса. Следовательно, водный статус растения является определением засухоустойчивости. Обзор огромной опубликованной информации по генетической вариативности засухоустойчивости среди зерновых культур показывает, что генетическая вариативность может существовать в рамках трех главных направлений: 1) сохранение водного статуса растения, взятого в широком контексте, когда клетки и ткани растения удерживают гидратацию различными механизмами; 2) сохранение основных функций растения при низком водном статусе (синоним толерантности к засухе); 3) восстановление гидратации тканей и функции растения при очень низком водном статусе, близком к летальному, – эта способность часто ассоциируется с выживанием.

Таким образом, определены формы пшеницы, использующие разные механизмы адаптации фотосинтеза к засухе.

– Поддержание высокого водного статуса в растении и тем самым сохранение высокой фотосинтетической активности (механизм поддержания фотосинтеза) – линии 1 и 2.

– Сохранение функции растений и высокой фотосинтетической активности при низком водном статусе (механизм избегания стресса) – генотипы 2, 3, в наибольшей степени, и 5, линия 1 – при сравнительно невысоком уровне водного дефицита.

– Восстановление водного статуса и фотосинтетической функции после действия стресса (механизм восстановления) – генотипы 2 и 3.

Показано, что у форм Гостианум-88, Прогресс, Омская-изо доминировал высокий уровень фотосинтеза, а форма Эритроспермум-350 с самым высоким уровнем фотосинтеза содержала в генотипе достаточно много рецессивных генов, в результате ее гибриды уступали родительской форме по интенсивности фотосинтеза. По оценкам комбинационной способности по признаку «интенсивность фотосинтеза» лучшим родителем являлась линия Эритроспермум-350, худшим – сорт Прогресс.

Линия Омская-изо – донор высокой фотохимической активности, сохраняющейся в условиях необеспеченной богары.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Blum A.* The mitigation of drought stress. WEB site INTERNET: <http://www.plantstress.com>
 2. *El-Beltagy A.* Role of science and technology in sustainable management of dry areas // Proc. Seventh International conference on development of dry lands. Tehran: Iran. 2003. С. 5-15.
 3. *Jones H.G.* Plants and Microclimate. 3rd Edition. – Cambridge University Press: UK. 2000. 428 p. ISBN 0 521 41502 0.
 4. *Roozitalab M.* Global food security and sustainable development of dry areas // Proc. Seventh International conference on development of dry lands. Tehran: Iran, 2003. С. 16-22.
 5. *Thomas R.* Desertification, drought, poverty, and agriculture: building livelihoods, saving lands // Proc. Seventh International conference on development of dry lands. Tehran: Iran, 2003. С. 30-36.
 6. *Ceccarelli S.* The complexity of drought resistance and participatory plant breeding // Proc. Seventh International conference on development of dry lands. Tehran: Iran. 2003. С. 40-47.
 7. *Bohnert H.J., Bressan R.A.* Abiotic stresses, plant reactions and new approaches towards understanding stress tolerance. CABI Publishing: New York, USA. 2001. P. 81-101.
 8. *Кершанская О.И.* Фотосинтетические основы продукционного процесса у пшеницы. Изд. 2е, исправленное и дополненное. – Алматы. 2007. – 252 с.
 9. *Jones H.G., Kershanskaya O.I., Bogdanova E.D.* Photosynthetic characteristics of rolling leaves wheat lines in response to drought stress // Photosynthesis: mechanism and effect. London, New-York, Dordrecht: Kluwer Academic Publisher. 1998. P. 3833-3836.
 10. *Kershanskaya O.I., Jones H.G.* Drought tolerance in wheat: photosynthesis and avoidance of stress // Book of Abstracts. 3rd International Crop Science Congress 2000. Hamburg: Germany. 2000. P. 50, 4-A. P. 154.
 11. *Cornic G., Massacci A.* Advances in Photosynthesis. V.5, Photosynthesis and the Environment. Dordrecht – Boston – London. 1996. P. 347-366.
 12. *Medrano H., Escalona J.M., Bota J., Gulias J., Flexas J.* Regulation of Photosynthesis of C₃ Plants in Response to Progressive Drought: Stomatal Conductance as a Reference Parameter. Ann. Bot. 2002. V. 89(7). P. 895-905.
 13. *Salvucci M., Crafts-Brandner S.* Mechanism for inactivation of Rubisco under heat stress. 13th International Congress of Photosynthesis. Montreal (Canada). 2004.
 14. *Guliyev N., Abdullaeva E., Bayramov Sh., Aliyev J.* Induction of C₄-photosynthesis enzymes in C₃-plants. 13th International Congress of Photosynthesis. Montreal (Canada). 2004.
 15. *Jones M.M., Rawson H.M.* Influence of rate of development of leaf water deficits upon photosynthesis, leaf conductance, water use efficiency and osmotic potential in sorghum. Physiol. Plant. 1979. V. 45. P. 103-111.
 16. *Blum A.* Constitutive traits affecting plant performance under stress. In Developing Drought and Low N Tolerant Maize. 1996. P. 131-135.
 17. *Flexas, J., Medrano H.* Drought-inhibition of Photosynthesis in C₃ Plants: Stomatal and Non-stomatal Limitations Revisited. Annals of Botany. 2002. V. 89. P. 183-189.
 18. *Massacci A., Nabiev S.M., Pietrosanti L., Nematov S.K., Chernikova T.N., Thor K., Leipner J.* Response of the photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) to the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging. Plant Physiology and Biochemistry. 2008. V. 46. P. 189-195.
- Данные исследования поддержаны проектом ИИТАС (грант No. 04-82-7192).*

Резюме

Бидайдың фотосинтетикалық аппаратының құрғақшылық стресіне бейімделу механизмдері 3 бағытта зерттелді: 1. Өсімдіктегі жоғары су статусын ұстап тұру және сонымен бірге жоғары фотосинтетикалық белсенділігін сақтау (фотосинтез механизмін ұстау – 3 линиясы). 2. Төменгі су статусында (қолайсыз жағдайда) жоғары фотосинтетикалық белсенділікті және өсімдіктің қызметін сақтау (стрестен қорғау механизмі – 1 линиясы). 3. Стрестен кейінгі фотосинтетикалық қызмет және су статусының қалпына келуі (қайта қалпына келу механизмі – 2, 5 линиялар).

Құрғақшылыққа фотосинтетикалық аппаратының жоғары бейімділік қабілеті бар бидай формалары белгілі болды: Гостианум-88, Прогресс, Омская-изо формалары жоғары фотосинтетикалық деңгейін көрсетті, ал фотосинтездік деңгейі өте жоғары. Эритроспермум-350 формасының генотипінде көптеген рецессивті гендері болғандықтан, фотосинтездің қарқындылығы ата-аналар формаларына қарағанда, гибридтерінде төмен болды. Омская-изо линиясы – топырақтың құнарлығы төмен жағдайда өсуін сақтайтын, фотохимиялық белсенділігі жоғары донор.

Summary

Adaptation of the photosynthetic apparatus of wheat to drought stress have been investigated Summarizing of obtained results in using genotypes we could find 3 types of mechanisms of photosynthetic apparatus adaptation (tolerance) to drought stress in wheat: 1. Appropriate photosynthetic capacity under water limited conditions – stress tolerance, like line 3, for example; 2. Stress avoidance using different elongation of important vegetative stages – vegetative growth, grain forming, like 1st line, other genotypes from field experiment this year; other ways of avoidance – concentration of assimilates into the most important organs for reproduction, etc.; 3. High recovery capacity after stress – lines 2, 5.

Поступила 15.04.08г.