

УДК: 633.11:581.1.03

Н. В. ТЕРЛЕЦКАЯ, А. Б. РЫСБЕКОВА,
А. Б. ИСКАКОВА, Н. А. ХАЙЛЕНКО, Ф. А. ПОЛИМБЕТОВА

ОСОБЕННОСТИ РЕАКЦИИ ПРОРОСТКОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ И ЕЕ ДИКИХ СОРОДИЧЕЙ НА ДЕЙСТВИЕ АБИОТИЧЕСКИХ СТРЕССОВ

(ДГП «Институт биологии и биотехнологии растений» РГП «НЦБ РК» Комитета науки МОН РК,
г. Алматы)

Изучены особенности реакции пшеницы *T. aestivum* L. и ее диких сородичей на действие абиотических стрессов. Установлена различная реакция видов пшеницы на стрессы, что свидетельствует о необходимости многообразия подходов при подборе генетического материала для улучшения современных культурных сортов пшеницы.

Недостаток воды в почве и воздухе, засоление – наиболее распространенные в нашей Республике абиотические стрессы, которые создают угрозу жизни растений, тормозят их рост и снижают урожайность. Понимание механизмов ответа растений на стрессовые воздействия может способствовать более эффективной работе по созданию стрессоустойчивых форм основных сельскохозяйственных культур.

Параллельно с физиологическими и биохимическими изменениями, стрессы, даже незначительные, изменяют проявление генов, при этом, солевой стресс, по сравнению с засухой, затрагивает большее количество генов и в большей степени, возможно, отражая суммарные эффекты токсического и осмотического воздействия [1].

Триба *Triticeae Dum.*, к которой принадлежит мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.), обладает огромным потенциалом стрессоустойчивости, которая была эволюционно идентифицирована, проверена и передана современным культурным устойчивым сортам пшеницы [2]. Однако, по мнению некоторых ученых, генетический потенциал, используемый до сих пор в практической селекции, недостаточен, и новые данные о природе засухо- и солеустойчивости пшеницы могут открыть новые возможности поиска исходного селекционного материала, с привлечением в процесс гибридизации различных видов пшеницы и ее сородичей [3].

Дикие представители *Triticeae Dum.* растут в широком диапазоне условий во всем мире и имеют большие генетические вариации. Выявлено, что среди представителей этой трибы,

содержащей даже галофиты, существует значительная изменчивость в устойчивости к осмотическому и солевому стрессу [4].

Современная селекция использует различные подходы для улучшения культурных сортов пшеницы, включая генофонд мировых коллекций и опирающиеся как на методы отдаленной гибридизации, так и прямого переноса генов. Однако, явления гомеостаза диких форм, т.е. способность поддерживать динамическое равновесие и согласованность метаболических процессов в экстремальных условиях, связываются с генетической гетерогенностью геномов, входящих в состав некоторых видов пшеницы. И, поскольку основные механизмы солеустойчивости, присущие диким сородичам пшеницы, практически не известны, а хромосомы их геномов не коньюгируют в мейозе с геномом мягкой пшеницы, передовые технологии трансгенеза в настоящее время использовать практически невозможно. Другие подходы повышения засухо- и солеустойчивости пшеницы ориентированы на изучении физиологических механизмов при выборе наиболее ценной гермоплазмы и базируются на том, что точная фенотипизация устойчивости – основной ключ для обнаружения новых генов стресс-устойчивости хлебных злаков [5].

Поэтому выявление особенностей реакции пшеницы – *T. aestivum* L. и ее диких сородичей на действие абиотических стрессов (засуха и засоление) несомненно вызывает интерес с точки зрения разработки новых высокоэффективных тест-методов для лабораторного скрининга стрессоустойчивых форм.

Материалы и методы исследования

Материалом для исследований служили виды пшениц:

T. monococcum L. (A^uA^u), *T. pseudomonococcum* L. (A^uA^u), *T. sinskaya* Filat. et Kurk. (A^bA^b), *T. polonicum* L. (A^uA^uBB), *T. aethiopicum* Jakubz. (A^uA^uBB), *T. dicoccum* Shuebl. (A^uA^uBB), *T. turgidum* L. (A^uA^uBB), *T. macha* L. (A^uA^uBB), *T. compactum* L. (A^uA^uBBDD), *T. compactum* v. *rufulum* (A^uA^uBBDD), *T. spelta* L. (A^uA^uBBDD), *T. kiharae* Dorof. et Migusch. (A^tA^tGGDD), а также *T. aestivum* L. (A^uA^uBBDD) (сорта Саратовская-29, Мироновская-808, Ленинградка) и *Secale cereale* L.

При лабораторной оценке солеустойчивости 10-дневных проростков пшеницы в условиях искусственной засухи и засоления за основу были взяты методики Г. В. Удовенко [6]. Проростки 7 суток выращивали в водной культуре, затем в течение 72 часов подвергали действию стресса. Стressовые условия создавали, экспонируя проростки в растворе NaCl, 9 атм, наглядно дифференцирующей образцы по росту и накоплению биомассы, снижение которых у менее устойчивых сортов доходило до 50% [7]. Контролем служили проростки, выращиваемые на воде. Так как ростовые параметры разных видов пшеницы значительно отличаются в абсолютных значениях и порой несопоставимы между собой, устойчивость проростков в моделируемых стрессовых условиях оценивали по относительным значениям показателей роста и накопления биомассы каждого образца в процентах к таковым его же в контрольных условиях.

Для анализа корневых волосков применялись трехдневные проростки пшеницы, выращенные в стерильных чашках Петри при комнатной температуре на фоне хлоридного засоления 9 атм. Измерение длины корневых волосков проводили под световым микроскопом Axioskop 40 (Z) при увеличении 10×10 с помощью объект-микрометра [8].

Результаты и обсуждение

Общим для абиотических факторов является то, что они нарушают водный обмен растений и вызывают торможение роста растяжением поделившихся клеток [9]. Поэтому о солеустойчивости изучаемых образцов мы попытались составить первоначальное мнение по изменению линейных параметров ростовых процессов в условиях стресса.

Таблица 1. Ростовые процессы у проростков пшеницы в условиях солевого стресса, 9 атм

Генотип	Длина надземной части, % к контр.	Длина корня, % к контр.	Соотношение корень/лист, %	
			контроль	NaCl
<i>T. monococcum</i>	78,0	78,0	31	45
<i>T. pseudomonococcum</i>	70,4	46,7	64	42
<i>T. sinskaya</i>	96,9	66,7	42	31
<i>T. polonicum</i>	75,0	62,3	51	42
<i>T. aethiopicum</i>	59,4	54,9	38	35
<i>T. dicoccum</i>	85,0	100,0	28	33
<i>T. turgidum</i>	74,5	50,0	67	45
<i>T. macha</i>	70,5	52,3	64	47
<i>T. compactum</i>	80,9	62,1	63	48
v. <i>rufulum</i>	75,6	72,4	65	63
<i>T. spelta</i>	91,6	59,4	58	37
<i>T. kiharae</i>	58,0	33,1	80	46
Саратовская-29	60,8	58,6	39	38
Мироновская-808	66,1	46,5	60	42
Ленинградка	75,2	51,3	46	31
<i>Secale cereale</i>	94,4	73,9	82	57

В соответствии с данными табл. 1, стрессовое воздействие оказывало негативное воздействие на ростовые характеристики проростков.

Выявлены существенные различия по снижению прироста первого листа и корешков при солевом стрессе (прирост листа – от 60,8% до 96,9% к контролю) и корешков (от – 33,1% до 100% к контролю). Наименьшим снижением ростовых параметров листа отличалась *Secale cereale*, *T. dicoccum*, *T. monococcum* и *T. sinskaya*; первичных корешков – *T. dicoccum*, *T. monococcum*.

Другими параметрами, характеризующими темпы роста в стрессовых условиях, является соотношение размеров корневой и надземной частей растения и способность к накоплению биомассы [10, 11]. Считается, что корневая система, менее чувствительна к снижению водного потенциала, чем наземные органы [12]. По нашему мнению, эта закономерность выражена у более устойчивых форм [13].

В соответствии с данными таблицы 1, процентное соотношение линейных размеров корня по отношению к листу в условиях солевого стресса снижается, что наиболее выражено у таких форм, как *T. pseudomonococcum*, *T. turgidum*, *T. spelta*, *Secale cereale*. Однако, у таких форм, как сорт Саратовская-29, а также *T. aethiopicum*,

T. compactum v. *rufulum*, *T. dicoccum*, *T. monosaccum* в стрессовых условиях соотношение корень/лист остается практически неизменным, либо несколько увеличивается, что указывает на меньшее влияние стресса на корневую систему.

Способность проростков пшеницы накапливать биомассу в стрессовых условиях показана в табл. 2.

Таблица 2. Относительный прирост биомассы и оводненность проростков пшеницы в условиях солевого стресса

Генотип	Прирост биомассы, %		Относительная оводненность, %	
	наземной части	корня	наземной части	корня
<i>T. monosaccum</i>	69,2	56,3	60,4	55,8
<i>T. pseudomonosaccum</i>	59,1	48,0	53,6	48,6
<i>T. sinskaya</i>	80,2	69,4	72,4	69,6
<i>T. polonicum</i>	77,3	52,0	76,2	50,2
<i>T. aethiopicum</i>	68,2	52,5	66,9	52,8
<i>T. dicoccum</i>	89,2	81,2	85,2	81,8
<i>T. turgidum</i>	98,3	55,7	98,5	53,9
<i>T. macha</i>	85,4	43,9	84,0	42,3
<i>T. compactum</i>	81,0	56,0	78,7	56,0
<i>v. rufulum</i>	81,3	66,4	80,4	66,1
<i>T. spelta</i>	81,2	83,0	80,2	84,0
<i>T. kiharae</i>	—	46,8	—	47,0
Саратовская-29	122,3	57,4	134,3	57,4
Мироновская-808	90,5	72,2	90,7	74,6
Ленинградка	84,3	55,8	83,4	55,9
<i>Secale cereale</i>	68,6	65,6	57,9	67,2

Согласно данным табл. 2, солевой стресс оказывал негативное влияние и на накопление биомассы, как наземной части проростков, так и зародышевых корней.

Наибольшим – в процентном отношении к контролю – накоплением биомассы листостебельной части в стрессовых условиях характеризовались формы Саратовская-29, Мироновская-808, *T. dicoccum*, *T. turgidum*; биомассы зародышевых корней – *T. spelta*, *T. dicoccum*. Наименьшее накопление биомассы наземной части отмечено у форм *T. pseudomonosaccum*, *T. monosaccum*, *Secale cereale*; биомассы зародышевых корней – *T. macha*, *T. pseudomonosaccum*, *T. kiharae*.

Несмотря на то, что явление снижения ростовых параметров в ответ на осмотический стресс хорошо известно, генетические механизмы,

которые регулируют темп роста, до конца не поняты [5].

Известно, что действие солевого стресса состоит, по крайне мере, из трех составляющих: осмотической, токсической и специфической. Осмотическое действие, как и действие засухи, проявляется в пониженном поглощении воды и неблагоприятном изменении водно-солевого обмена в клетках и тканях, токсическое усугубляет действие солей избыточном накоплением ионов в цитоплазме клеток, а о специфическом действии солей судят, как правило, по анионной разнокачественности, проявляющейся в физиолого-генетических, цитогенетических, морфофизиологических, биохимических и др. изменениях у растений.

Снижение ростовых показателей листа и корня в первую очередь происходят, вероятно, из-за факторов, связанных с осмотическим напряжением, а не с токсическим эффектом соли [14]. Есть данные, что при слабом стрессовом воздействии соли не накапливаются в листьях и корнях в концентрациях, вызывающих полное прекращение роста, поскольку быстро растягивающиеся, удлиняющиеся клетки могут аккумулировать соль, поступающую в ксилему в пределах вакуолей. Если же солевое воздействие превышает аккумулирующую способность вакуолей, то молодое растение может погибнуть [15].

Хорошо известно, от чего зависит растяжение клеток. Это осмотический потенциал и тургор, растяжимость клеточной стенки и доступность воды для роста [12].

Прекращение роста свидетельствует об исчезновении градиента водного потенциала между растущими клетками и ксилемой, а сжатие листа – о реверсии градиента, поддерживающего уже обратный ток воды, т.е. свидетельствует о более низком водном потенциале ксилемы по сравнению с растущими клетками. Осмотический стресс всегда приводит к большему или меньшему обезвоживанию растительных тканей. Поэтому для нас представлял интерес такой показатель, как оводненность растительных тканей в условиях индуцированных стрессовых условий.

Факт снижения оводненности листьев и корневой системы при данных воздействиях подтвердили результаты определения относительного содержания воды. В соответствии с данными табл. 2, изучаемые формы значительно различа-

лись по показателю относительной оводненности как наземной части, так и зародышевых корней.

Наибольшим содержанием воды по отношению к контролю как в листьях, так и в зародышевых корнях при солевом стрессе характеризовались *T. dicoccum* и Мироновская-808. Наименьшая относительная оводненность листьев при засолении NaCl 9 атм. отмечена у *T. pseudotriticum*; корней – у *T. tachana*, *T. kiharae* и *T. pseudotriticum*.

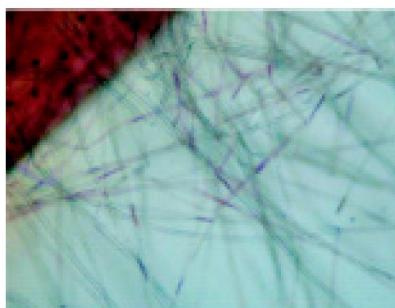
Причиной выраженного снижения оводненности листьев и прекращение их роста в полевых условиях может заключаться как в увеличении скорости потери воды (при повышении температуры воздуха), так и в снижении скорости ее поступления из корней (при осмотическом стрессе). Возможно, при длительном действии засоления поддержание притока воды и предотвращение притока токсичных ионов достигается за счет изменения архитектуры корней, способствующее повышению их поглотительной способности [9].

У зерновых культур продуктивность определяется в первую очередь объемом корневой системы, которая коррелирует с величиной потенциала продуктивности растений. В настоящее

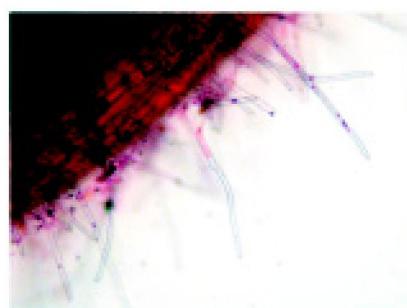
время совершенно очевидно, что особенности корневой системы растений генетически детерминированы. Ее поглотительная и метаболитическая функция несет в себе информацию не только о продуктивности растения, но и о его реакции на стрессы [16].

Поглощение воды и питательных веществ происходит, главным образом, клетками зоны растяжения корня и зоны корневых волосков, которые увеличивают всасывающую поверхность корня [18]. Возможно, в оптимальных условиях, когда вода и питательные вещества легко доступны, корневые волоски не являются абсолютной необходимостью для роста растений [18], но при стрессах их роль возрастает. Например, есть информация, что они активно накапливают такие осмотически активные ионы, как K⁺ и Cl⁻ [19]. Корневые волоски считаются эфемерными образованиями, сохраняющимися в течение лишь нескольких дней или недель [20]. Поэтому в наших экспериментах измерения длины корневых волосков осуществляли на трех-суточных проростках.

На рисунке показан рост корневых волосков пшеницы в контрольных и стрессовых условиях.



a



b

Рост корневых волосков 3-дневных проростков пшеницы: *a* – контроль; *b* – NaCl, 9 атм

В соответствии с данными таблицы 3, длина корневых волосков разных видов пшеницы различается уже в контрольных условиях. Наибольшая их длина отмечена у сорта Мироновская-808 (0,93 мм), наименьшая – у *T. sibirica* (0,37 мм).

В условиях солевого стресса наблюдаемая картина меняется. Длина корневых волосков у сорта Мироновская-808 при стрессе составляет всего 20% от контроля, у *T. polonicum* – 31%, а у *T. aethiopicum* корневые волоски отсутствуют вовсе. Наименьшее снижение роста корневых волосков отмечено у сорта Ленинградка (59% к

контролю), у *T. pseudotriticum* (54% к контролю) и у *T. kiharae* (53% к контролю).

Таким образом, солевой стресс способен вызвать существенное снижение и даже прекращение роста корневых волосков, значительно сокращая возможности корневой системы усваивать влагу и питательные вещества.

В описанных экспериментах показаны различные особенности реакции пшеницы *T. aestivum* L. и ее диких сородичей на действие абиотических стрессов. Уже на ранних этапах развития реакция различных видов пшеницы на действие

Таблица 3. Изменение длины корневых волосков пшеницы в условиях солевого стресса

Виды и сорта	Длина корневых волосков, мм		
	контроль	NaCl, 9 атм	
	мм	мм	%
<i>T. monococcum</i>	0,63±0,06	0,26±0,07	41
<i>T. pseudomonococcum</i>	0,54±0,09	0,29±0,06	54
<i>T. sinskaya</i>	0,37±0,08	0,18±0,05	48
<i>T. polonicum</i>	0,67±0,08	0,21±0,08	31
<i>T. aethiopicum</i>	0,69±0,08	0	0
<i>T. dicoccum</i>	0,60±0,08	0,23±0,07	38
<i>T. turgidum</i>	0,65±0,06	0,32±0,08	49
<i>T. macha</i>	0,67±0,08	0,32±0,06	48
<i>T. compactum</i>	0,42±0,07	0,20±0,07	47
<i>T. compactum v. rufulum</i>	0,55±0,08	0,25±0,08	45
<i>T. spelta</i>	0,56±0,07	0,22±0,06	39
<i>T. kiharae</i>	0,41±0,07	0,22±0,07	53
Мироновская-808	0,93±0,10	0,19±0,05	20
Ленинградка	0,66±0,07	0,39±0,08	59
<i>Secale cereale</i>	0,86±0,08	0,21±0,07	24

стресса неодинакова, и варианты ответов на действие стресса разнообразны, что свидетельствует о необходимости учитывать многообразие подходов при подборе генетического материала для улучшения современных культурных сортов пшеницы.

ЛИТЕРАТУРА

- Chaves M.M., Flexas J., Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell // Annals of Botany. 2009. 103(4). P. 551-560.
- Farooq S. Triticeae: The Ultimate Source of Abiotic Stress Tolerance Improvement in Wheat//Salinity and Water Stress (Tasks for Vegetation Science). 2009. V. 44. I. P. 65-71.
- Кұмаков В.А. Физиологические подходы к селекции растений на продуктивность и засухоустойчивость // С.-х. биология. 1986. № 6. С. 27-33.
- Colmer T.D., Flowers T.J., Munns R. Use of wild relatives to improve salt tolerance in wheat // Journal of Experimental Botany. 2006. 57(5): 1059-1078.
- Munns R., James R.A., Lauchli A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals // Journal of Experimental Botany. 2006. 57(5): 1025-104.
- Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям: Методич. руководство / Под ред. Г. В. Удовенко. Л.: ВИР, 1988. 268 с.
- Коваль В.С., Давыдова Г.В. Оценка коллекции ячменя на солеустойчивость // Научн.-технический бюл. ВИР. «Генофонд культурных растений для целей селекции». Л., 1990. Вып. 207. С. 13-14.
- Паушиева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. С. 38-39.
- Веселов Д.С. Рост растяжением и водный обмен в условиях дефицита воды: Автореф. дис. .. д.б.н. / Уфа: ГОУ ВПО Башкирский государственный университет, 2009. 47 с.
- Pitman M.G. Transport across the root and shoot/root interactions // Staples RC, ed. Salinity tolerance in plants: strategies for crop improvement. New York, NY: Wiley, 1984. P. 93-123.
- Munns R. Genes and salt tolerance: bringing them together // New Phytologist. 2005. 167. P. 645-663.
- Wu Y., Cosgrove D.J. Adaptation of roots to low water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins // Journal of Experimental Botany. 2000. V. 51, N 350. P. 1543-1553.
- Терлецкая Н.В., Искаков А.Р., Сарiev Б.С. Пути использования физиологических и биотехнологических методов в селекции ячменя на засухоустойчивость // Сб. научн. трудов КазНИИЗ «Биотехнология в селекции сельскохозяйственных культур». Алматы: КазАСХН, 1993. С. 90-98.
- Munns R. Comparative physiology of salt and water stress // Plant, Cell and Environment, 2002. 25. P. 239-250.
- Munns R. Physiological processes limiting plant growth in saline soil: some dogmas and hypotheses // Plant, Cell and Environment. 1993. 16. P. 15-24.
- Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросфере (теория и практика). Т. 1. М.: Агропус, 2004. 689 с.
- Peterson R.L., Farquhar M.L. Root hairs: specialized tubular cells extending root surfaces // Bot. Rev. 1996. 62, 1-40.
- Gahoona T.S., Nielsen N.E., Joshi P.A., Jahoor A.A. Root hairless barley mutant for elucidating genetic of root hairs and phosphorus uptake // Plant Soil. 2001. 235. P. 211-219.
- Lew R.R. Immediate and steady state extracellular ionic fluxes of growing *Arabidopsis thaliana* root hairs under hyperosmotic and hypoosmotic conditions // Physiol. Plant. 1998. 104. P. 397-404.
- Байтулин И.О. Строение и работа корневой системы растений. Алма-Ата: Наука, 1987. С. 6-7.

Резюме

Бидайдың *T. aestivum* L. және оның жабайы туыстарының абиотикалық стрес өсерлеріне реакциялық ерекшеліктері зерттелді. Стресстерге қарсы бидайдың әртүрлі реакциялары анықталды, яғни бұл қазіргі кезде бидайдың мәдени сорттарын жаксарту үшін генетикалық материалды тандау кезінде әртүрлі төсілдердің кажет екендігіне дәлел бола алады.

Summary

Features of reaction on action of abiotic stresses of wheat *T. aestivum* L. and its wild relatives were studied. Various reaction of wheat species to stresses was established, that testifies to necessity of variety of approaches at selection of genetic material for improvement of modern wheat cultivars.