ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotex-journal.ru>

СВЯЗЬ ОСМОТИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА ПОБЕГОВ И КОРНЕЙ С РОСТОМ, ДРУГИМИ ПОКАЗАТЕЛЯМИ ВОДНОГО ОБМЕНА И УРОЖАЙНОСТЬЮ РАСТЕНИЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Тимергалина Л.Н.¹, Архипова Т.Н.¹,
Ахтямова З.А.¹, Иванов Р.С.¹,
Никонов В.И.², Кудоярова Г.Р.¹

¹Уфимский институт биологии Уфимского
федерального исследовательского центра РАН, Уфа

²Башкирский научно-исследовательский институт
сельского хозяйства Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа

E-mail: leinaz@mail.ru

В полевых опытах выявлена связь между концентрацией осмотически активных веществ в листьях шести сортов и двух линий мягкой яровой пшеницы на стадии кущения и их урожайностью в условиях Южного Предуралья (коэффициент корреляции выше 0,8). По результатам были отобраны 2 сорта (Экада 109 и 113) для изучения в лабораторных условиях. Они показали, что различия между сортами проявлялись на фоне мягкого осмотического стресса, при котором выявлены те же закономерности, что и в полевых условиях (более высокая осмоляльность сока из листьев растений Экады 113 по сравнению с сортом Экада 109). Оценка относительного содержания воды в листьях подтвердила вклад активного накопления осмотиков в осмотическое приспособление. Показано, что повышенная способность растений Экада 113 к накоплению осмотиков в листьях способствует поддержанию устьиц в открытом состоянии и тем самым может вносить существенный вклад в повышение урожайности растений.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, осмотический потенциал, водный обмен, рост, урожайность

THE RELATIONSHIP OF SHOOT AND ROOT OSMOTIC POTENTIALS WITH THE GROWTH, OTHER INDICATORS OF WATER RELATIONS AND PRODUCTIVITY OF WHEAT PLANTS

Timergalina L.N.¹, Arkhipova T.N.¹,
Akhtyamova Z.A.¹, Ivanov R.S.¹,
Nikonov V.I.², Kudoyarova G.R.¹

¹Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research
Centre of RAS, Ufa

²Bashkirian Research Institute of Agriculture
of the Ufa Federal Research Centre
of the Russian Academy of Sciences, Ufa

E-mail: leinaz@mail.ru

In field experiments revealed a relationship between the concentration of osmotic active substances in the leaves of six varieties and two lines of soft spring wheat at the stage of tillering and their yield in the southern Urals (correlation coefficient above 0.8). As a result were selected 2 varieties (Ekada 109 and 113) for laboratory studies. They showed that the differences between varieties appeared in conditions of mild osmotic stress, which revealed the same patterns as in the field conditions (higher osmolality of sap from Ekada 113 plant leaves compared to Ekada 109). Measurement of leaves relative water content confirmed the contribution of accumulation of active osmotics to the osmotic adaptation. It is shown that the increased ability of Ekada 113 plants to accumulate osmotics in the leaves helps to maintain stomata open and thus can make a significant contribution to increased plant productivity.

Keywords: *Triticum aestivum*, osmotic potential, water relation, growth, yield

Поступила в редакцию: 13.10.2018

DOI: [10.31163/2618-964X-2018-1-3-112-118](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2018-1-3-112-118)

ВВЕДЕНИЕ

Накопление осмотически активных веществ является важной адаптивной реакцией, обеспечивающей поддержание тургора в условиях дефицита воды. С помощью целенаправленной селекции растений по их способности накапливать осмотики были созданы сорта, способные давать высокие урожаи в условиях сильной засухи (Zhang et al., 1999). Показано, что современные сорта, культивируемые в Китае, отличаются

повышенной способностью к осмотическому приспособлению по сравнению со старыми сортами (Fan et al., 2009). Тем не менее, некоторые исследователи считают, что энергетические затраты растения на накопление осмотиков не оправдывают себя в благоприятных для роста условиях (Serraj, Sinclair, 2002). Хотя в недавнем обзоре Blum (2017) приводятся многочисленные примеры положительного влияния осмотического приспособления на устойчивость и урожайность растений, вопрос до сих пор остается открытым. С большой вероятностью можно предполагать, что степень влияния способности растений накапливать осмотики на урожайность растений зависит от климатических условий. Ранее нами было показано, что в условиях Южного Предуралья более урожайный сорт пшеницы отличался повышенным уровнем накопления осмотиков (Веселов и др., 2013а). Необходимо было проверить, сохранится ли эта закономерность при полевых испытаниях более широкого набора сортов пшеницы. Также важно было удостовериться в информативности анализа осмотического потенциала растений в лабораторных условиях. Цель данной работы заключалась в сравнении уровня осмотически активных веществ и урожайности растений мягкой пшеницы в полевых условиях, а также в оценке в лабораторных условиях способности различающихся по урожайности сортов к осмотическому приспособлению и сопоставлению этого показателя с ростом растений и с другими характеристиками водного обмена.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полевые эксперименты проводили на опытных полях Чишминского селекционного центра БНИСХ УФИЦ РАН (чернозем карбонатный). В 2017 г. количество осадков с мая по август составило 280 мм. Полевые опыты проводили со следующими сортами и линиями мягкой яровой пшеницы: 43510 и 43466, Тулайковская 108, Экада 113, Башкирская 28, Омская 06/03, Экада 70 и Экада 109. Лабораторные опыты – с сортами Экада 113 и 109. Для анализа осмоляльности листья брали на стадии кущения, в хладагенте транспортировали в лабораторию, где их хранили в холодильнике глубокого охлаждения при температуре -60°C до проведения анализа (морозильная камера Sanyo MDF 192 Ultra Low).

Интенсивность транспирации рассчитывали по уменьшению веса сосудов, поделенную на время между измерениями и количество растений в сосуде.

Устьичную проводимость определяли с помощью порометра (“MK_Delta_T Devices”, Великобритания); осмотический потенциал – с помощью осмометра (Osmomat 030, “Gonotec”, Германия).

Сок из тканей получали, подвергая заморозке и оттаиванию, а затем центрифугированием дифференцированной части листа (развернувшуюся листовую пластину). Для определения относительного содержания воды сформированные, вышедшие из пазухи листья взвешивали, и по 5 штук погружали основанием в дистиллированную воду, налитую в стеклянный сосуд, который затем закрывали для насыщения воздуха влагой и помещали в темноту на ночь. Затем листья взвешивали для определения тургорной массы, высушивали и рассчитывали относительное содержание воды (ОСВ) по формуле:

$$\text{ОСВ} = (\text{сырая масса} - \text{сухая масса}) / (\text{тургорная масса} - \text{сухая масса}).$$

В лабораторных условиях растения выращивали при освещении светильником, составленным из красных (650 нм), синих (470 нм) и белых светодиодов (с соотношением 5:1:1) при плотности потока фотонов ФАР 240 мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$, 14-часовом фотопериоде и температуре 25/20°C на 50% питательном растворе Хогланда-Арнона (контроль). Дефицит

воды моделировали с помощью 50 мМ хлорида натрия. Эксперимент проводили с 10-суточными проростками. Ранее было показано, что растения мягкой пшеницы, обладающие способностью предотвращать накопление токсичных ионов натрия в листьях, испытывают в первые 10 дней только осмотический, но не ионный стресс (Веселов и др., 2013б).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ.

Результаты оценки урожайности шести сортов и двух линий мягкой яровой пшеницы и их сопоставление с уровнем осмоляльности сока из листьев растений (рис. 1) свидетельствуют о связи между показателями ($r=0,84$, что соответствует высокой положительной корреляции между ними). Наиболее высокий уровень как осмоляльности, так и урожайности был зарегистрирован у линии 43510, которая в настоящее время по результатам предварительных полевых исследований проходит дальнейшие конкурсные испытания как перспективный генотип.

Рис. 1. Урожайность шести сортов и двух линий мягкой яровой пшеницы и их сопоставление с уровнем осмоляльности сока из листьев растений.

Эти результаты указывают на возможность использования оценки осмоляльности листьев на стадии кущения в качестве физиологического признака в селекции сортов, адаптированных к континентальному климату Республики Башкортостан (РБ). Вместе с тем, сбор и транспортировка образцов в полевых условиях представляет определенную трудность. Было интересно проверить, сохраняются ли различия между сортами в лабораторных условиях и как они связаны с другими показателями водного обмена и ростом растений. Для анализа были выбраны сорта: Экада 109 и 113, внедренные в производство.

Как видно из рис. 2а, при выращивании на среде без добавления хлорида натрия, растения двух сортов не различались по осмотическому потенциалу листьев. Однако на фоне слабого засоления (50 мМ NaCl) осмоляльность сока из листьев сорта Экада 113 была достоверно выше, чем у Экада 109 (различия между средними значениями осмоляльности

Рис. 2. Осмоляльность сока из листьев (а) и корней (б) двух сортов мягкой яровой пшеницы, осм

достоверны при $p < 0,01$). Мягкий осмотический стресс уменьшал доступность воды для растений, что проявилось в снижении относительного содержания воды по сравнению с контролем (рис. 3). Таким образом, в какой-то мере повышение концентрации осмотиков по сравнению с контролем, зарегистрированное в листьях растения сорта Экада 113 было пассивным результатом уменьшения оводненности тканей. Вместе с тем, снижение оводненности было в большей степени выражено у растений Экада 109, чем у Экада 113 (на 9 и 5%, соответственно, различия достоверны при $p < 0,01$), в то время как концентрация осмотиков в листе была выше у Экады 113. Кроме того, ОСВ у растений этого сорта снизилось лишь на 5% , в то время как осмоляльность возросла на 33%. Эти данные свидетельствуют о том, что накопление осмотиков в листьях сорта Экада 113 было не просто следствием снижения оводненности, а активного накопления осмотиков, т.е. осмотического приспособления. Это активное накопление осмотиков очевидно и способствовало повышению ОСВ за счет увеличения водоудерживающей способности клеток листа.

Рис. 3. Относительное содержание воды в побегах двух сортов мягкой яровой пшеницы.

Добавление хлорида натрия в питательный раствор приводило к возрастанию осмоляльности корней на 12% (различия по сравнению с контролем достоверны при $p < 0,05$) (рис. 2б). Однако достоверных различий между растениями двух изученных сортов выявить не удалось.

Главным результатом лабораторных экспериментов можно считать тот факт, что на фоне мягкого засоления была выявлена та же закономерность, что и в полевых опытах: более высокая осмоляльность листьев сорта Экада 113. Поскольку в отсутствие соли различий между сортами по этому показателю выявить не удалось, очевидно, что слабый осмотический стресс лучше имитирует доступность воды, характерную для выращивания растений в почве. Таким образом, использование солевого стресса позволяет в лабораторных условиях оценить физиологические показатели, связанные с устойчивостью и урожайностью растений, что соответствует результатам, которые были получены ранее при оценке роста растений разных сортов пшеницы (Веселов и др., 2013б).

Ранее была показана перспективность использования оценки уровня транспирации для выявления потенциала сортов пшеницы (Кудоярова и др., 2007, Шарипова, Фархутдинов, 2009). Как видно из рис. 4, засоление снижало уровень транспирации у растений Экада 109 и 113, что является характерной реакцией на дефицит воды, которая является следствием уменьшения устьичной проводимости и позволяют экономно расходовать воду (см. ссылки обзора Кудоярова и др. 2013). Вместе с тем, закрытие устьиц неизбежно приводит к ингибированию фотосинтеза и снижению урожайности растений. Представляет интерес то, что на фоне мягкого засоления уровень транспирации был на 20% выше у растений Экада 113 (различия достоверны при $p < 0,05$, парный t-тест по отдельным временным точкам), что свидетельствует о более высокой устьичной проводимости у растений Экада 113 на фоне мягкого стресса, чем у растений Экада 109. Известно, что осмотическая регуляция обеспечивает поддержание тургора клеток листа и, в том числе, - устьичных клеток, способствуя устьичной проводимости в условиях дефицита воды (Nolan et al., 2017). Таким образом, повышенная способность к осмотической адаптации, зарегистрированная у растений Экада 113, поддерживает устьица открытыми и тем самым может способствовать повышению урожайности растений. Этим можно объяснить более высокую урожайность сорта Экада 113 по сравнению с сортом Экада 109.

Рис. 4. Транспирация двух сортов мягкой яровой пшеницы
К – контроль, О – засоление, 109 – Экада 109, 113 – Экада 113

Изменение скорости роста побегов и корней является важной адаптивной реакцией на дефицит воды. Снижение доступности воды для растений в результате добавления хлорида натрия в питательный раствор тормозила рост побега, приводя к снижению

их массы по сравнению с контролем (табл. 1). При этом масса корней оставалась на уровне контроля у растений обоих генотипов, что повышало соотношения массы корней к массе побега.

Таблица 1. Масса побегов и корней растений пшеницы сортов Экада 109 и Экада 113 в контроле и при засолении (50 мМ NaCl)

Показатель Сорт Вариант	Масса побегов		Масса корней		Соотношение корень/побег	
	Экада 109	Экада 113	Экада 109	Экада 113	Экада 109	Экада 113
Контроль	0,122±0,015	0,149±0,011	0,055±0,005	0,077±0,005	0,45	0,51
Засоление	0,094±0,007	0,106±0,007	0,058±0,004	0,067±0,005	0,62	0,62

Поддержание роста корней на фоне снижения роста побега является характерной реакцией растений на дефицит воды, оптимизирующей водный обмен за счет снижения площади листьев, с которых происходит испарение воды, и сохранения поглотительной способности корней (см. ссылки обзора Кудоярова и др., 2013). В литературе обсуждается возможная роль осмотической регуляции корней в поддержании их роста растяжением на фоне дефицита воды (Sharp et al., 1990). Как указывалось выше, в наших опытах мы зарегистрировали достоверное ($p < 0,05$) накопление осмотически активных веществ в корнях на фоне мягкого натрий-хлоридного засоления (на 12% по сравнению с контролем), что могло способствовать поддержанию накопления массы корней на уровне контроля на фоне дефицита воды. Сравнение Экады 109 и 113 не выявило сортовых различий ни по концентрации осмотиков, ни по способности к поддержанию скорости накопления массы корней на фоне дефицита воды. Тем не менее, связь накопления осмотиков в корнях со способностью к поддержанию роста на фоне дефицита прослеживается, и этот показатель может оказаться более информативным при сравнении других сортов.

Таким образом, анализ результатов полевых и лабораторных экспериментов выявил связь способности растений к накоплению осмотически активных веществ с их урожайностью. Показано, что повышенная способность к осмотической регуляции обеспечивает поддержание оводнённости листьев и устьичной проводимости, что может быть важным механизмом повышения урожайности растений в климатических условиях Южного Предуралья.

Исследование выполнено с использованием оборудования РЦКП "Агидель" при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-04-00460 А.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Zhang J., Nguyen H.T., Blum A. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *Journal of Experimental Botany*. 1999. V. 50. № 332. P. 291–302. DOI: [10.1093/jxb/50.332.291](https://doi.org/10.1093/jxb/50.332.291)
2. Fan X.W., Li F.M., Song L., Xiong Y.C., An L.Z., Jia Y., Fang X.W. Defense strategy of old and modern spring wheat varieties during soil drying. *Physiol Plant*. 2009, V. 136. № 3. P. 310-323. DOI: [10.1111/j.1399-3054.2009.01225.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2009.01225.x)
3. Serraj R., Sinclair T.R. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant, Cell and Environment*, 2002 V. 25. № 2. P. 333–341.
4. Blum A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant, Cell and Environment*. 2017. V. 40. № 1, P. 4-10. DOI: [10.1111/pce.12800](https://doi.org/10.1111/pce.12800)

5. Веселов Д.С., Кадиков Р.К., Мигранов Р.Р., Баимова Г.М. Концентрация осмотически активных веществ в листьях растений мягкой яровой пшеницы в засушливых условиях южного Предуралья // Известия Уфимского научного центра РАН. 2013а. №3. С. 75-78.
6. Веселов Д.С., Тимергалин М.Д., Шарипова Г.В., Никонов В.И. Использование реакции проростков пшеницы на засоления для прогноза ее сортовой засухоустойчивости в условиях Южного Предуралья // Агрохимия. 2013б. № 2. С. 62-67.
7. Кудоярова Г.Р., Веселов Д.С., Фаизов Р.Г., Веселова С.В., Иванов Е.А., Фархутдинов Р.Г. Реакция устьиц на изменение температуры и влажности воздуха у растений разных сортов пшеницы, районированных в контрастных климатических условиях // Физиология растений. 2007. Т. 54. № 1. С. 54-58.
8. Шарипова Г.В., Фархутдинов Р.Г. Реакция различных по засухоустойчивости сортов ячменя на воздушную засуху. Агрохимия. 2009. № 12. С. 39-43.
9. Кудоярова Г.Р., Холодова В.П., Веселов Д.С. Современное состояние проблемы водного баланса растений при дефиците воды // Физиология растений. 2013. Т. 60. № 2. С. 165–175. DOI: [10.7868/S0015330313020140](https://doi.org/10.7868/S0015330313020140)
10. Nolan RH, Tarin T, Santini NS, McAdam SAM, Ruman R, Eamus D. Differences in osmotic adjustment, foliar abscisic acid dynamics, and stomatal regulation between an isohydric and anisohydric woody angiosperm during drought. Plant Cell Environ. 2017. V. 40. № 12. P. 3122–3134. DOI: [10.1111/pce.13077](https://doi.org/10.1111/pce.13077)
11. Sharp R.E., Hsiao C.T., Silk W.K. Growth of the maize primary root at low water potentials. II Role of growth and deposition of hexose and potassium in osmotic adjustment. Plant Physiol. 1990. V. 93. № 4. P. 1337–1346.