

СВЕТ-ИНДУЦИРУЕМЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФОТОСИНТЕЗА У ГЕНОТИПОВ ПШЕНИЦЫ С ВВЕДЁННЫМ ПРИЗНАКОМ «СВЁРНУТЫЙ ЛИСТ»

Изучается влияние света умеренной и высокой интенсивности на структурно-функциональное состояние фотосинтетического аппарата листьев у 4 генотипов пшеницы: Омская 9 (обычный лист), Грекум 476, Отан и Альба с введённым морфо-физиологическим признаком «свёрнутый лист». Установлено, что генотипы с признаком «свёрнутый лист» способны более эффективно адаптироваться к условиям высокой интенсивности света по сравнению с сортом Омская 9, не несущим данный признак. При этом новые генотипы Отан и Альба проявляют повышенный адаптационный потенциал фотосинтеза к действию светового стрессора.

Известно, что растения адаптируются к изменениям фотосинтетически активной радиации (ФАР) на различных уровнях организации организма (Lichtenthaler et al., 1982): морфологическом (изменение структуры листа - ксероморфность), клеточном (устьичная регуляция), молекулярном (изменение структуры ассимиляционного аппарата листьев). Изменения в структуре хлоропластов, индуцируемые изменениями в качестве и количестве падающей солнечной радиации, в настоящий момент изучены достаточно глубоко (Lichtenthaler and Burkart, 1999, Sims and Pearcy, 1994). Однако почти не исследованным остается вопрос свет-индуцируемой регуляции фотосинтеза у растений с изменённой морфологией листа. В этой связи свёртывание флагового листа пшеницы в ответ на повышение ФАР и температуры воздуха может служить определённой моделью для изучения адаптационного потенциала фотосинтеза у растений с генетически изменённой морфологией листа. Следует отметить, что свёртывание листа у злаков считается адаптационным маркерным признаком засухоустойчивости (Богданова и др., 1995). Установлено, что свёртывание листа у пшеницы предотвращает потерю воды в процессе транспирации, повышает эффективность использования воды, и в конечном итоге, обеспечивает стабильную продуктивность в условиях засухи (Богданова и др., 1995; Сариева и Кенжебаева, 2000; Богданова и др., 1999). В то же время в литературе нет данных о функционировании фотосинтетического аппарата листьев с изменённой морфологией.

Поэтому целью данного исследования было изучить свет-обусловленные изменения фотосинтеза флаговых листьев у генотипов пшеницы с различным проявлением свёртывания листа и потенциал адаптации фотосинтеза к действию светового стрессора.

Материалы и методы

Эксперименты по изучению процесса фотосинтеза проводили в Ботаническом Институте Университета Карлсруэ, ФРГ. В работе использовали 2 новых генотипа яровой пшеницы с введённым признаком «свёрнутый лист» Отан (BC₅) и Альба (BC₃). Сорта Отан и Альба были получены методом внутривидовой гибридизации и индивидуального отбора гибридов от скрещивания (Грекум 476 × Омская 9) × Омская 9. Кроме того, были исследованы два родительских сорта: Омская 9 (обычная морфология листа) и Грекум 476 (донор признака «свёрнутый лист»). Признак «свёрнутый лист» у генотипов Грекум 476, Отан и Альба проявляется в спиральном свёртывании листовой пластинки.

Растения выращивали в теплице в 3-х литровых сосудах на торфяной питательной смеси TKS II при температуре 15°C/10°C, интенсивности освещения 300 $\mu\text{моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ (умеренная ФАР) и 1200 $\mu\text{моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ (высокая ФАР), относительной влажности воздуха

70%. Все определения проводили на флаговых листьях 80-дневных растений в фазу начала цветения. Интенсивность фотосинтеза измеряли, используя CO₂/H₂O-порометр (Walz, Effeltrich, ФРГ). Формулы расчётов скорости нетто-фотосинтеза, устьичной проводимости для воды, транспирации, эффективности использования воды и внутриклеточного содержания CO₂ использованы согласно G. Schmuck (1986).

В работе представлены средние арифметические данные 10-15 определений и ошибка среднего (\pm SE). Статистический анализ данных проводили по программе ANOVA (Fischer PLSD).

Результаты и обсуждение

Установлено, что при умеренном освещении все генотипы пшеницы показали примерно одинаковую скорость фотосинтеза, равную 9,51 $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ (таблица 1).

Влияние света различной интенсивности на скорость фотосинтеза, устьичную проводимость и внутриклеточное содержание CO₂ флаговых листьев пшеницы

Таблица 1

Условия	Омская 9	Альба (25-30% Свёртывания листа)	Отан (40-50% свёртывания листа)	Грекум 476 (50-65% свёртывания листа)
Скорость фотосинтеза P _N , $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$				
умеренная ФАР	9,54 \pm 0,21	9,43 \pm 0,34	9,51 \pm 0,72	9,66 \pm 0,54
высокая ФАР	7,53 \pm 0,08**	12,3 \pm 0,07*	11,8 \pm 0,13*	9,29 \pm 0,09
% контроль /стресс	79	130	124	96
Устьичная проводимость gH ₂ O, $\text{ммоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$				
умеренная ФАР	235 \pm 34	203 \pm 22	225 \pm 18	251 \pm 21
высокая ФАР	214 \pm 10	324 \pm 29*	327 \pm 13**	241 \pm 11
% контроль /стресс	91	177	145	96
Внутриклеточное содержание CO ₂ , $\mu\text{л/л}$				
умеренная ФАР	191 \pm 3,2	188 \pm 3,8	220 \pm 3,3	192 \pm 3,6
высокая ФАР	226 \pm 2,5**	234 \pm 2,1**	233 \pm 4,7	275 \pm 2,6**
% контроль/стресс	118	124	106	143

Примечания:

1 * достоверные различия между вариантами ($p < 0,05$);

2 ** достоверные различия между вариантами ($p < 0,01$).

Высокая интенсивность света при выращивании значительно снижала скорость фотосинтеза у растений сорта Омская 9, не имеющего свёртывания листа. У линии Грекум 476, донора признака свёртывания листа, скорость фотосинтеза в обоих условиях освещения не изменялась (таблица 1).

Наиболее ярко действие света проявлялось на сортах с введённым признаком

свёртывания листа Отан и Альба: скорость фотосинтеза при высокой интенсивности света была заметно выше, чем при умеренной. Как показали определения устьичной проводимости, повышение скорости фотосинтеза сопровождалось возрастанием последнего параметра (таблица 1).

Повышение устьичной проводимости и, как следствие, увеличение снабжения углекислотой клеток мезофилла является характерным ответом растения на высокую ФАР (Murchie et al., 2002). В нашем случае установлено, что повышение скорости фотосинтеза Р_N сортов Отан и Альба в условиях высокой интенсивности освещения сопровождалось значительным возрастанием устьичной проводимости (таблица 1). Известно, что устьичный фактор регулирует два процесса: транспирацию воды и обогащение клеток мезофилла углекислотой (Pearcy, 1998). При этом снабжение клеток мезофилла СО₂ считается также важным фактором регуляции фотосинтеза. В нашем случае у всех сортов пшеницы внутриклеточное содержание СО₂ было выше при высокой интенсивности света по сравнению с таковым в условиях умеренной интенсивности. Выявленные закономерности по изменению устьичной проводимости и внутриклеточного содержания СО₂ под действием света высокой интенсивности позволяют считать, что в адаптации фотосинтеза посредством устьичного механизма основная роль принадлежит процессу транспирации воды.

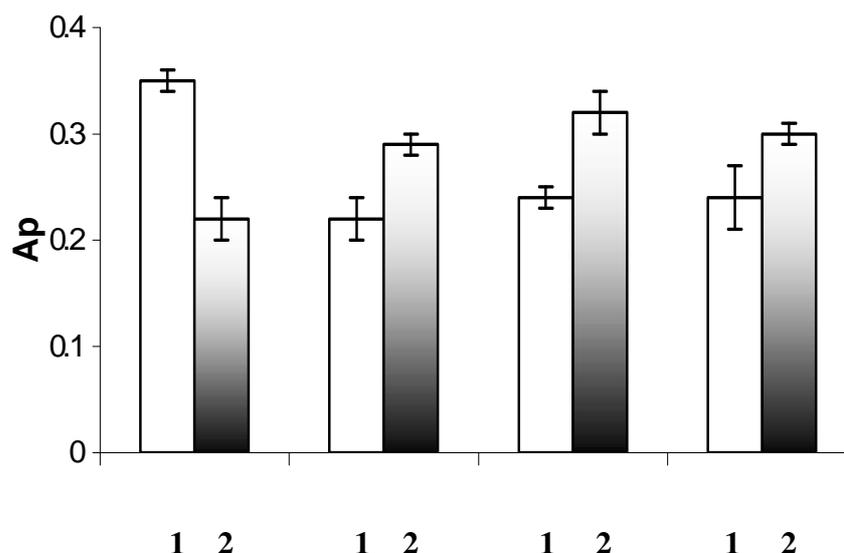
Особый интерес представляло изучение адаптационного потенциала (по индексу адаптации Ar) фотосинтетического аппарата у генотипов пшеницы, различающихся по степени свёртывания листа, при действии света высокой интенсивности. Из литературы известно, что адаптационный потенциал характеризует способность фотосинтетического аппарата стабилизировать фотохимическую активность фотосистемы II при действии какого-либо стрессора (Lichtenthaler and Babani, 2003). Нами установлены отчётливые генотипические различия по показателю индекс адаптации к стрессу Ar. У сортов с признаком свёртывания листа Грекум 476, Отан и Альба высокая интенсивность освещения вызывала возрастание адаптационного потенциала фотосинтетического аппарата Ar (рисунок 1). У Омской 9 световой стресс приводил к снижению значения Ar (рисунок 1).

В заключение для выявления основных факторов, связанных с регуляцией фотосинтеза флаговых листьев пшеницы в условиях высокой интенсивности освещения, был проведён корреляционный анализ между исследованными параметрами фотосинтеза. В результате показано, что ингибирование фотосинтеза флаговых листьев сорта Омская 9 было в большей степени связано со снижением устьичной проводимости (таблица 2). У сорта Альба (средняя степень свёртывания листа) скорость фотосинтеза при освоении высокой интенсивностью света определялась устьичным контролем транспирации воды и оптимального снабжения клеток мезофилла углекислотой.

Аналогично сорту Альба, регуляция фотосинтетической функции у сорта Отан (высокая степень свёртывания листа) осуществлялась в равной степени устьичной регуляцией транспирации воды и содержания внутриклеточного СО₂ (таблица 6).

У линии Грекум 476 основным фактором, регулирующим скорость фотосинтеза, по-видимому, является фотохимическая активность фотосистемы 2.

I II III IV



Обозначения: умеренная ФАР (1); высокая ФАР (2); сорта Омская 9 (I); Грекум 476 (II); Отан (III); Альба (IV)

Рис. 1. Влияние света различной интенсивности на индекс адаптации к стрессу A_p флаговых листьев сортов пшеницы с различной степенью свёртывания листа.

Таким образом, основным фактором, определяющим фотосинтетическую функцию генотипов пшеницы с введенным признаком свёртывания листа Отан и Альба при высокой интенсивности освещения является устьичная регуляция транспирации воды и поступления CO_2 (таблица 2).

Корреляционный анализ (R^2) взаимосвязи скорости фотосинтеза P_N с устьичной проводимостью g_{H_2O} и внутриклеточным содержанием CO_2 сортов пшеницы.

Таблица 2

Параметр	Генотип	Интенсивность освещения
g_{H_2O}	Омская 9	0,95
	Альба	0,84
	Грекум 476	0,36
	Отан	0,98
iCO_2	Омская 9	-0,62
	Альба	0,86
	Грекум 476	0,14
	Отан	0,87

Итак, выращивание растений в условиях умеренной ($300 \mu\text{моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$) и высокой ($1200 \mu\text{моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$) интенсивности освещения выявило некоторые генотипические особенности в функционировании фотосинтетического аппарата листьев пшеницы. Световой стресс вызывал снижение скорости фотосинтеза P_N и адаптационного потенциала A_p листьев сорта Омская 9. У сортов с введённым признаком свёртывания листа Отан и Альба высокая интенсивность освещения во время выращивания не вызывала ингибирования фотосинтеза флаговых листьев (таблица 1). Более того, новые

генотипы с введённым признаком «свёрнутый лист» имеют высокий адаптационный потенциал фотосинтеза к высокой интенсивности освещения. Таким образом, на основании полученных результатов можно заключить, что при высокой интенсивности освещения признак «свёрнутый лист» обеспечивает эффективную защиту фотосинтетического аппарата от фотоингибирования посредством эффективного устьичного контроля.

Литература

1. Lichtenthaler HK., Kuhn G., Prenzel U., Meier D. 1982. Chlorophyll-protein levels and stacking degree of thylakoids in radish chloroplasts from high-light, low light and bentazon-treated plants. *Physiol. Plant.* 56: 183-188.
2. Lichtenthaler HK, Burkart S. 1999. Photosynthesis and high light stress. *Bulg. J. Plant Physiol.* 25(3-4), pp.3-16.
3. Sims DA., Pearcy RW. 1994. Scaling sun and shade photosynthetic acclimation of *Alocasia macrorrhiza* to whole-plant performance - I. Carbon balance and allocation at different daily photon flux densities. *Plant Cell Environ.* 17: 881-887.
4. Богданова Е.Д., Омарова Э.И., Полимбетова Ф.А. Regulation of water loss by the leaves of soft winter wheat different organization of leaf structure. //Физиол. раст. 1995. Т. 42, №3, с. 383-385.
5. Сариева Г., Кенжебаева С. Рост и водный статус флаговых листьев сортов пшеницы с введённым признаком «движение листовых пластинок» при засухе // Изв. АН РК, Сер. биол.-мед., 2000, № 6, С. 48-56.
6. Богданова Е.Д., Полимбетова Ф.А., Гостенко К., Сариева Г.Е. Признак свёртывания листа в адаптации к засухе яровой пшеницы. //Изв. АН РК, Сер. биол.-мед., 1999, № 5, С. 36-42.
7. Schmuck G. Vergleichende Untersuchungen zur Erfassung der Vitalität von Bäumen – ein Beitrag zur Waldschadensforschung // *Karlsruher Beiträge zur Pflanzenphysiologie*, 1986, Vol. 15, P.1-173.
8. Murchie E.H., Yang J., Hubbart S., Horton P., Peng S. Are there associations between grain-filling rate and photosynthesis in the flag leaves of field-grown rice? // *J. Exp. Bot.*, 2002, V. 53, № 378, P. 2217-2224.
9. Pearcy R.W. 1998. Acclimation to sun and shade. In: Raghavendra AS. (Ed.): *Photosynthesis. A comprehensive treatise.* Pp. 250-263. Cambridge University Press, Cambridge.
10. Lichtenthaler HK., Babani F. Light adaptation and senescence of the photosynthetic apparatus: changes in pigment composition, chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic activity during light adaptation and senescence of leaves. In: Papageorgiou G. and Govindjee (Eds.), *Chlorophyll Fluorescence: a Signature of Photosynthesis*, (Chapter 30). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 2003.