Институт ботаники, физиологии и генетики растений АН Республики Таджикистан

## ВЛИЯНИЕ ХЛОРИДНОГО ЗАСОЛЕНИЯ ПОЧВЫ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ГЕНОТИПОВ ПШЕНИЦЫ

В статье приводятся данные о влиянии повышенного хлоридного засоления почвы (0,5% NaCl) на интенсивность потенциального фотосинтеза и фотосинтетического метаболизма углерода флаговых листьев разных сортов пшеницы. Показано, что при воздействии солевого стресса у сортов пшеницы наряду с подавлением интенсивности потенциального фотосинтеза происходят качественные и количественные изменения по включению ассимилированного меченого углерода - 14C в продукты фотосинтеза.

Ключевые слова: пшеница, солевой стресс, фотосинтез, продукты фотосинтеза, метаболизм углерода, адаптация.

M.H. Atoev Institute of Botany, Plant Physiology and Genetics Academy of Sciences of the Republic of Tajikistan

## THE INFLUENCE OF CHLORIDE SALINITY OF SOIL ON PHOTOSYNTHESIS AND PHOTOSYNTHETIC METABOLISM OF MOTHER CARBON IN GENOTYPES OF WHEAT

The article presents data on the effect of increased chloride soil salinity (0,5% NaCl) on the intensity of potential photosynthesis and photosynthetic metabolism of labeled carbon of flag leaves of different wheat varieties. It is shown that, under the influence of salt stress in wheat varieties, along with suppression of the intensity of potential photosynthesis, qualitative and quantitative changes occur on the incorporation of assimilated labeled carbon -  $^{14}$ C into photosynthetic products.

Key words: wheat, salt stress, photosynthesis, products of photosynthesis, carbon metabolism, adaptation.

Засоление почв является одним из существенных экологических факторов окружающей среды, лимитирующих продукционные процессы растений. Площадь засолённых почв постоянно возрастает вследствие повышения аридности климата (первичное засоление - естественно) и сверхнормативного полива в земледелии (вторичное засоление -антропогенно) [11,12]. По качественному составу солей засолённые почвы весьма разнообразны и среды них хлоридное засоление самое токсичное. При засолении почвы создается высокое осмотическое давление в почвенном растворе, что приводит к прочному связыванию воды. При этом проницаемость снижается и затрудняется поглощение воды корнями растений, что обусловливает осмотический стресс. Затем, поглощённые вместе с водой ионы солей оказывают угнетающее воздействие на многие стороны метаболических процессов растений [2,7].

Фотосинтез - главный элемент продукционного процесса растений. Он подвергается воздействию различных факторов внешней среды, характерных для их местообитания. Хотя действие факторов внешней среды на фотосинтез носит сопряженный характер, среди них может быть выделен ведущий экологический фактор, влияние которого определяет направление изменений фотосинтеза [5]. Определение ведущего фактора и зависимости от него изменения фотосинтеза даст возможность выявить адаптационные способности растений, опираясь на данные о величине и характере изменения фотосинтеза. Изучение адаптационной изменчивости фотосинтетического аппарата к различным условиям среды на уровне интенсивности

потенциального фотосинтеза и фотосинтетического метаболизма углерода является одним из основных направлений исследований в области экологии, физиологии и биохимии растений [2,9].

Исходя из этого, в задачу наших исследований входило изучение влияния хлоридного засоления почвы на интенсивность потенциального фотосинтеза и фотосинтетический метаболизм углерода у флаговых листьев пшеницы.

Объекты и методы исследований. Объектами исследования служили сорта твёрдой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) - Президент и Шамъ и мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) - Алекс и Ормон. Опыты проводились на экспериментальном участке Института ботаники, физиологии и генетики растений Академии наук Республики Таджикистан (г. Душанбе, в восточной части Гиссарской долины на высоте 834 м над ур. м). Растения выращивались в вегетационных сосудах (20 кг почвы). Часть растений выращивалась при влажности почвы 80-85% от ППВ (предельная полевая влагоёмкость) — «вариант контроль», вторая часть - в тех же условиях на фоне почвенного хлоридного засоления (0,5% NaCl) — «вариант опыт».

Интенсивность потенциального фотосинтеза определяли радиометрическим методом при коротких экспозициях по методу [9]. Эксперименты проводились в критический период развития растений — в фазе массового цветения. Разделение продуктов водно-спиртовой фракции листьев проводили методом двухмерной тонкослойной хроматографии на порошке целлюлозы [3].

**Результаты исследований.** В табл. 1 представлены экспериментальные данные по изучению влияния хлоридного засоления почвы на удельную поверхностную плотность листа (УППЛ) и интенсивность потенциального фотосинтеза (ПИФ). Как видно из этих данных, хлоридное засоление почвы заметно повлияло на УППЛ и ПИФ листьев изученных генотипов пшеницы.

У всех изученных сортов пшеницы величина УППЛ растений контрольного варианта превышала УППЛ растений опытного варианта. У контрольных и опытных растений величина УППЛ варьировала от 0,486 до 0,503 г/дм² и от 0,439 до 0,445 г/дм² соответственно. Максимальная величина УППЛ обнаружена у флаговых листьев твёрдой пшеницы сорта Шамъ в контрольном варианте, а минимальное значение - у мягкой пшеницы сорта Ормон в опытном варианте. Следует отметить, что, во-первых, УППЛ растений контрольного варианта, как у твёрдой пшеницы сорта Шамъ, так и у мягкой пшеницы сорта Алекс остаётся почти на одинаковом уровне. Судя по величине УППЛ в условиях солевого стресса, у данных сортов наблюдается определённый размах адаптационной изменчивости.

То, что хлоридное засоление почвы существенно повлияло на ПИФ можно выявить при разных способах расчета (на сухой вес и на дм $^2$  листа). Максимальное значение ПИФ при обоих способах расчета было выявлено у сорта Шамъ в контрольном варианте, которое составляло 47 мг  $^{14}\text{CO}_2$ /г сух. веса·ч и 93 мг  $^{14}\text{CO}_2$ / дм $^2$  ч соответственно, а минимальное значение обнаружено у сорта Алекс в условиях засоления, которое составляет 26 мг  $^{14}\text{CO}_2$ /г сух. веса·ч и 59 мг  $^{14}\text{CO}_2$ / дм $^2$ ·ч соответственно.

Таким образом, среди изученных сортов минимальное значение УППЛ и ПИФ наблюдалось у сортов мягкой пшеницы Ормон и Алекс в условиях хлоридного засоления почвы. УППЛ изученных сортов при оптимальных условиях влажности почвы между собой имели незначительные различия.

Как видно из табл. 1 ПИФ у всех изученных сортов пшеницы в опытном варианте значительно подавлялась по сравнению с растениями контрольного варианта. Это указывает на то, что хлоридное засоление почвы, снижая содержание воды в листьях растений, действует на механизм устьичных движений, участвующих в процессе ассимиляции углекислого газа [7,10].

Таблица 1 Воздействие солевого стресса на УППЛ и ПИФ флаговых листьев пшеницы

Виды и сорта пшеницы		Варианты опыта	УППЛ (г/дм²)	ПИФ	
				мг <sup>14</sup> СО <sub>2</sub> /г сух. веса∙ч	мг <sup>14</sup> СО <sub>2</sub> /дм <sup>2</sup> ·ч
	Прези-		0,486±0,022	39±3,1	80±3,8

	дент	Контроль			
		Опыт	0,443±0,015	30±1,8	68±3,1
	Шамъ	Контроль	0,503±0,032	47±3,3	93±4,2
		Опыт	0,445±0,16	37±2,1	83±3,6
	Алекс	Контроль	0,498±0,028	38±2,3	76±3,0
		Опыт	0,440±0,014	26±1,6	59±2,3
	Ормон	Контроль	0,492±0,021	43±2,8	87±3,1
		Опыт	0,439±0,012	29±1,5	66±2,0

**Примечание:** Опыт на фоне 0.5% NaCl. УППЛ – удельная поверхностная плотность листа, ПИФ – потенциальная интенсивность фотосинтеза.

Полученные нами данные (рисунки 1-4) показывают, что хлоридное засоление, как абиотический фактор, по-разному влияет на скорость включения <sup>14</sup>С в продукты фотосинтетического метаболизма углерода. У всех изученных генотипов пшеницы скорость включения <sup>14</sup>С в сахарозу в опытном варианте выше, чем в контрольном варианте. Почти 50% ассимилированного меченого углерода обнаруживалось в данном продукте у растений, выращенных в условиях солевого стресса. Таким образом, хлоридное засоление оказало более существенное влияние на включение меченого углерода в сахарозу.

В контрольном варианте меченый углерод у всех изученных сортов обнаруживался в большем количестве в  $\Phi\Gamma K$  – как раннем продукте цикла Кальвина и  $\Phi \Theta C$  (фосфорные эфиры сахаров) по сравнению с растениями опытного варианта. Включение меченого углерода в глицин, серин и аланин у растений опытного варианта было больше по сравнению с растениями контрольного варианта.

14**C** Сравнительный анализ включения интермедиаты восстановительного пентозофосфатного цикла (ИВПЦ), сахара, интермедиаты гликолатного пути (ИГП) и продукты ФЕП-карбоксилирования показал, что хлоридное засоление существенно повлияло на соотношение данных продуктов. У всех изученных генотипов пшеницы в условиях почвенного засоления 14С больше сосредотачивалось в сахарах, ИГП и ФЕП-продуктах по сравнению с растениями контрольного варианта. Следует отметить, что в контрольном варианте меченый углерод больше включался в ИВПЦ. Количественные изменения по включению меченого углерода в продукты фотосинтеза под влиянием хлоридного засоления, по-видимому, происходят за счёт изменения микросреды в фотосинтетическом аппарате, связанной с изменением рН, концентрации ионов, активности и содержания соответствующих ферментов, недостатком НАДФ Н и с другими факторами. Показано, что адаптация к солевому стрессу на уровне целого растения осуществляется путём значительного накопления пролина и НАДФ, регулирующих образование активной формы кислорода и перекисного окисления липидов [6]. С другой стороны, количественные изменения по включению меченого углерода в разные продукты фотосинтеза под влиянием солевого стресса имеют адаптивный характер. К таковым можно отнести продукты ФЕП-карбоксилирования, сахарозу и ИГП.

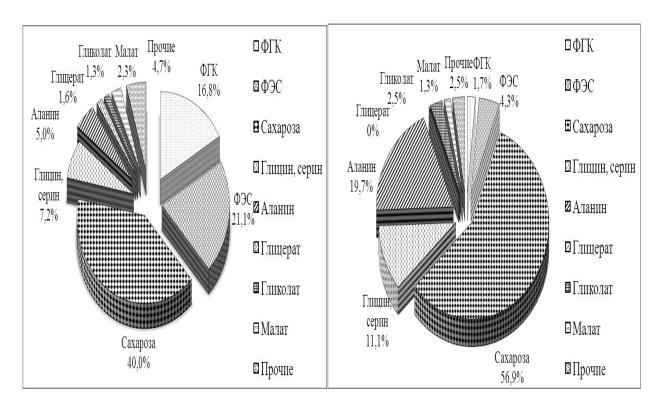


Рис. 1. Сорт твёрдой пшеницы Президент

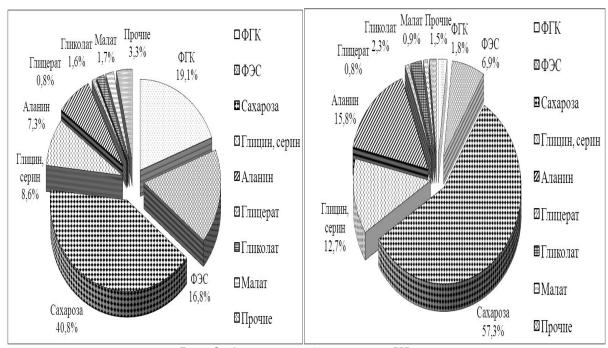


Рис. 2. Сорт твёрдой пшеницы Шамъ

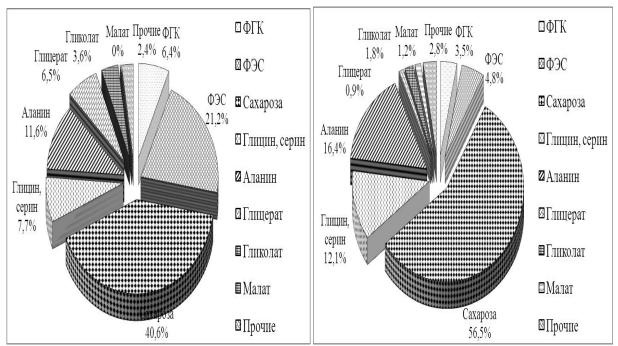


Рис. 3. Сорт мягкой пшеницы Алекс

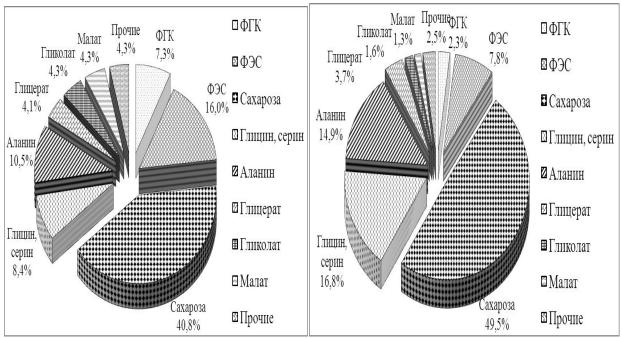


Рис.4. Сорт мягкой пшеницы Ормон

Рисунки 1,2,3,4. Скорость включения  $^{14}$ С в первичные продукты фотосинтеза (в % от суммарной радиоактивности водно-спиртовой фракции при 1 минутной экспозиции в атмосфере  $^{14}$ СО<sub>2</sub>) флаговых листьев пшеницы, выращенных в условиях хлоридного засоления почвы.

**Примечание:** слева - контроль (без NaCl), справа - опыт (на фоне 0.5% NaCl).  $\Phi\Gamma K$  - фосфоглицериновая кислота,  $\Phi \Theta C$  - фосфорные эфиры сахаров.

Под влиянием хлоридного засоления почвы у изученных сортов пшеницы проявляются некоторые признаки растения с  $C_4$ -типом метаболизма. В частности, как адаптивная реакция у растений опытного варианта активируется процесс ФЕП-карбоксилирования, в результате которого значительное количество меченого углерода сосредотачивается в  $C_4$ -продуктах. Активное включение метки в продукты ФЕП-карбоксилирования и ИГП метаболизма при фотосинтезе

подтверждает высказанные ранее заключения [1,4] о том, что активация этих путей носит адаптивный признак, то есть они активируются при воздействии стрессоров среды. Кроме того, хлоридное засоление, активируя реакцию оксигенирования РБФК/О, в то же время подавляет активность реакции карбоксилирования, в результате чего значительная доля <sup>14</sup>С включается в продукты ИГП, то есть усиливается процесс фотодыхания.

Как видно в условиях засоления почвы (высокая концентрация NaCl) интенсивность фотосинтеза ингибируется, при одновременном активировании углеводной направленности метаболизма как адаптивный синдром. Об этом свидетельствует большее включение <sup>14</sup>С в сахарозу под влиянием хлоридного засоления, т. е. данной ситуации может происходит усиление синтеза, так и замедление оттока сахарозы в другие органы.

Таким образом, в условиях засоления независимо от плоидности и сортовых различий у изученных генотипов пшеницы одинаково повышалось содержание сахарозы, глицин+серина, аланина, суммы сахаров, а скорость включения <sup>14</sup>С в ФГК, ФЭС, малат, и в целом суммы ИВПЦ значительно снижалось. Включения <sup>14</sup>С в гликолат, сумму ФЕП-продуктов повышались только у сортов твердой пшеницы, а у сортов мягкой пшеницы эти показатели, наоборот, уменьшались (по включению <sup>14</sup>С в гликолат) или имелось незначительное изменение (по сумме ФЕП-продуктов). То есть эти указанные показатели являются видоспецифическими.

## Литература:

- 1. **Абдуллаев, А.** Физиология пшеницы в условиях изменения климата в Таджикистане [Текст] А. Абдуллаев, А. Эргашев, Б.Б Джумаев, Г.Ф. Касымова, Н.А. Маниязова, И. Сабоиев, Т. Усманов, С.Ф. Абдуллаев // Душанбе: Дониш, 2015. 153 с.
- 2. **Балнокин, Ю.В.** Ионный гомеостаз и солеустойчивость растений [Текст] Ю.В. Балнокин Отв. ред. Вл. В. Кузнецов LXX-ое Тимирязевские чтения. М.: Наука, 2012, 99 с.
- 3. **Белан, Н.Ф.** Разделение продуктов фотосинтеза методом хроматографии в тонких слоях [Текст] Н.Ф. Белан, З.Н. Абдурахмонова // Доклады АН Тадж. ССР. 1969. Т. 12. С. 61-63.
- 4. **Джумаев, Б.Б.** Эффекты взаимодействия основных экологических факторов в адаптивных реакциях рибулозобисфосфат-карбоксилазы и фотосинтеза у  $C_3$  растений: Дисс. к.б.н. Душанбе, 1991, 159 с.
- 5. **Кершанская, О.И.** Фотосинтетические основы продукционного процесса у пшеницы [Текст] О.И. Кершанская. Алматы, 2007. 244 с.
- 6. **Киёмова, З.С.** Биохимические особенности антиоксидантных систем толерантных к соли генотипов картофеля *in vitro*: Автореф. дисс. к.б.н.- Душанбе, 2013, 22 с.
- 7. **Строгонов, Б.П.** Метаболизм растений в условиях засоления [Текст] Б.П. Строгонов. XXXIII-ое Тимирязевские чтения. М.: Наука, 1973, 51 с.
- 8. **Тарчевский, И.А.** Метаболизм растений при стрессе. [Текст] И.А. Тарчевский «Избранные труды». Казань: ФЭН, 2001. 448 с.
- 9. **Эргашев, А.** Влияние естественной высокогорной УФ-радиации на фотосинтетическую ассимиляцию углерода [Текст] А. Эргашев, З.Н. Абдурахмонова, В.К. Кичитов, Ю.С. Носыров / Фотосинтез и использование солнечной энергии. Л.: Наука, 1971. С. 226-231.
- 10.Bongi, G. Gas-exchange properties of salt- stressed olive (*Olea europea* L.) leaves [Текст] G. Bongi, F. Loreto // Plant physiol. 1992, v. 90. pp. 1408-1416.
- 11. Flowers, T.J. Improving Crop Salt Tolerance [Текст] T.J. Flowers // J. Exp. Bot. 2004, v. 55. pp. 307-319.
- 12. Munns, R. Screening methods for salinity tolerance: a case study with tetraploid wheat [Текст] R. Munns, A. J. Richard // Plant and Soil. 2003, v. 253. pp. 201-218.