

УДК 581.1.

**ФОТОХИМИЧЕСКАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ФС II ГЕНОТИПОВ ПШЕНИЦЫ,
ВЫРАЩЕННЫХ ПРИ ПОЧВЕННОЙ ЗАСУХЕ**

Гусейнова И.М., Рустамова С.М., Алиев Д.А

*Институт ботаники Национальной Академии наук Азербайджана, Баку, Азербайджан, e-mail:
huseynova-i@botany-az.org*

Изучен потенциальный квантовый выход фотохимических реакций ФС II (отношение Fv/Fm) хлоропластов пшеницы, выращенных в полевых условиях при прогрессирующей почвенной засухе, в процессе онтогенеза. Измерение флуоресцентных параметров показало, что самое максимальное значение этого параметра наблюдали в фазе выхода в трубку у устойчивого генотипа мягкой пшеницы как при поливе, так и при засухе. У устойчивого генотипа твердой пшеницы, в отличие от всех других генотипов, в конце онтогенеза, когда засуха наиболее выраженная, потенциальный квантовый выход ФС II повышал контрольное значение.

Ключевые слова: ФС II, пшеница, засуха.

**PHOTOCHEMICAL EFFICIENCY OF PS II OF WHEAT GENOTYPES GROWN UNDER SOIL
DROUGHT STRESS**

Huseynova I.M., Rustamova S.M., Aliyev D.A.

Institute of Botany of Azerbaijan National Academy of Sciences, Baku, Azerbaijan, e-mail: huseynova-i@botany-az.org

The potential quantum yield of PS II photochemical reactions (Fv/Fm ratio) of chloroplasts from wheat genotypes during ontogenesis grown in field under progressive soil drought was studied. Measurement of fluorescence parameters showed that the maximum value of potential quantum yield was observed in drought resistant bread wheat genotype at the stage of stalk emergence under both irrigation and soil drought. In resistant genotype of durum wheat, in contrast to all other genotypes, the potential quantum yield of PS II exceeded the control value at the end of ontogenesis, when drought is more severe.

Key words: PS II, wheat, drought.

Решающим аспектом толерантности растений при водном дефиците является свойства фотосинтетического аппарата, который очень чувствителен к повреждениям. Фотосинтез и клеточный рост являются первичными процессами, затрагиваемыми засухой [5].

Регуляция фотосинтетической функции в онтогенезе связано как с процессами роста и развития растения, так и формированием системы донорно-акцепторных отношений в растении. Однако еще недостаточно изучена регуляция

путей электронного транспорта в онтогенезе, особенно в связи с их альтернативностью. Как известно, фотосинтез – сложный процесс, зависимый от многих факторов, таких как фотохимические и ферментативные реакции, состояние фотосинтетического аппарата и других [2]. Значения F_v/F_m отражают потенциальный квантовый выход ФС II и используются в качестве чувствительного индикатора состояния фотосинтеза. В общем, флуоресценция хлорофилла предоставляет информацию о том, как световая энергия, поглощенная хлорофиллом, влияет на ФС II, т.е. степень использования энергии ФС II и степень повреждения ФС II избытком света. Поток электронов через ФС II свидетельствует об общей интенсивности фотосинтеза, и это облегчает быстрое оценивание эффективности фотосинтеза в условиях, когда другие методы не применимы [9]. Исходя из этого, целью данной работы являлось исследование фотохимической эффективности ФС II генотипов пшеницы, выращенных при почвенной засухе в течение всего онтогенеза.

Материалы и методы

В опытах использовали генотипы пшеницы, различающиеся по засухоустойчивости – *Triticum durum* L.: Баракатли-95 (засухоустойчивый) и Гарагылчыг-2 (не устойчивый к засухе); и *Triticum aestivum* L.: Азаматли-95 (засухоустойчивый) и Гийматли-2/17 (не устойчивый к засухе). Растения были взяты из экспериментальной базы Научно-исследовательского Института Земледелия (Баку, Азербайджан). На основе урожая зерна в течение нескольких лет была определена чувствительность этих генотипов к засухе в различных областях Азербайджана [1,4]. Генотипы были выращены в полевых условиях на большой площади при нормальном водообеспечении и в условиях почвенной засухи. Обезвоживание достигалось предотвращением полива. Опыты проводились во всех фазах онтогенеза.

Листья были измельчены с помощью гомогенизатора типа Waring blender (Объединенное Королевство) при полной скорости четыре раза в течение 20 секунд в охлажденной среде для выделения хлоропластов, содержащей 0,4 М сахарозу, 20 мМ Трис, 10 мМ NaCl, 1 мМ EDTA-Na, 5 мМ аскорбат натрия и 0,1 % ПЭГ, pH 7,8, как описано в работе [6]. Гомогенат был дважды отфильтрован через четыре слоя марли. Фильтрат центрифугировали 5 мин при 200 g и затем в течение 10 мин при 1000 g. Полученный осадок хлоропластов суспендировали в течение 30 минут в

гипотоническом буфере, состоящем из 5 мМ Трис-НСl (рН 7,8) и 1 мМ MgCl₂, и центрифугировали в течение 20 мин при 5000 g. Осажденные тилакоидные мембраны были ресуспендированы 5 мМ Трис-НСl (рН 8,0). Все процедуры были выполнены при 4°С. Концентрация хлорофилла была определена спектрофотометрическим методом в 80 %-ном ацетоновом экстракте.

Измерения фотоиндуцированных изменений выхода флуоресценции от начального (F_0) до максимального уровня (F_{max}) проводили при комнатной температуре на установке, описанной в работе [7]. Потенциальный квантовый выход ФС II рассчитывали по формуле: $\Phi_p = F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$, где F_v - переменная флуоресценция, F_m – максимальная флуоресценция, F_0 – начальная флуоресценция, Φ_p – потенциальный квантовый выход ФС II.

Результаты и обсуждение

В данной работе рассмотрено изменение величины F_v/F_m в течение онтогенеза, как при нормальном водообеспечении, так и при дефиците воды. У генотипа Баракатли-95 в контрольном варианте максимальное значение для F_v/F_m наблюдалось в конце фазы цветения ($F_v/F_m=0,81$), а минимальное значение в конце онтогенеза – во время восковой спелости ($F_v/F_m=0,75$) (Рис.1). При водном дефиците в фазе выхода в трубку потенциальный квантовый выход ФС II у Баракатли-95 был на уровне контроля. В начале фазы колошения наблюдается снижение квантового выхода, как в контрольном варианте, так и в стрессовом. Однако, при стрессе наблюдаемое снижение намного больше, чем в контроле. В конце этой фазы значение F_v/F_m сильно повышается. Самое максимальное значение для потенциального квантового выхода ФС II у Баракатли-95 наблюдается в конце фазы колошения, к тому же у стрессового варианта ($F_v/F_m=0,82$). В начале фазы цветения особенных изменений не наблюдается. В конце цветения в контрольном варианте продолжается



Рис. 1. Потенциальный квантовый выход ФСП у генотипа Баракатли-95 в онтогенезе при нормальном водообеспечении и при водном дефиците

повышение F_v/F_m , тогда как в стрессовом варианте оно существенно снижается. В фазе молочной спелости в обоих вариантах наблюдается снижение этого параметра. Во время восковой спелости значение F_v/F_m стабилизируется в стрессовом варианте и снижается до минимума в контрольном.

У генотипа Гарагылчыг-2 разница в значении F_v/F_m возникла уже в самом начале стресса (рис. 2), так как в фазе выхода в трубку в контрольном варианте значение составляло $F_v/F_m=0,77$, в стрессовом варианте – $F_v/F_m=0,84$. У контрольных растений Гарагылчыг-2 квантовый выход ФС II по ходу онтогенеза постепенно повышается, в конце фазы колошения и на всем протяжении фазы цветения остается стабильным ($F_v/F_m \sim 0,81$), затем постепенно снижается до фазы восковой спелости ($F_v/F_m=0,77$). У подвергнутых засухе растений Гарагылчыг-2, как упоминалось выше, максимальное значение для F_v/F_m наблюдалось в фазе выхода в трубку и уже в начале колошения оно существенно снижалось ($F_v/F_m=0,8$), но оставалось выше контроля. В конце фаз колошения и цветения разницы между контролем и засухой не наблюдалось. В конечных фазах онтогенеза, когда засуха более суровая, потенциальный квантовый выход ФС II у

неустойчивого к засухе генотипа Гарагылчыг-2 снижается по сравнению с контролем.

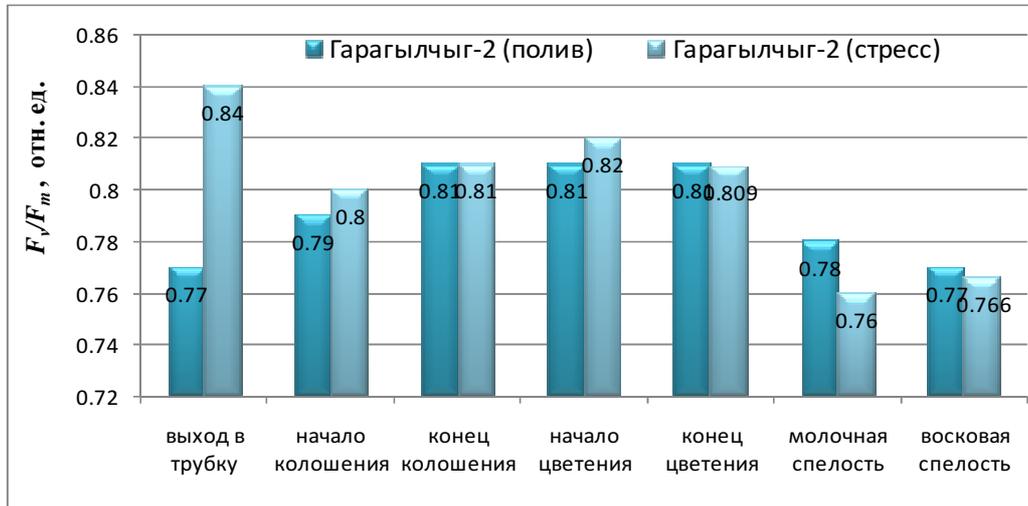


Рис. 2. Потенциальный квантовый выход ФС II у генотипа Гарагылчыг-2 в онтогенезе при нормальном водообеспечении и при водном дефиците

У генотипа Азаматли-95 как при нормальном водообеспечении, так и при стрессе самые максимальные значения квантового выхода ФС II наблюдаются в фазе выхода в трубку: в контрольном варианте $F_v/F_m=0,85$, в стрессовом варианте $F_v/F_m=0,87$ (рис. 3). Следует отметить, что это самые высокие показатели для F_v/F_m среди всех генотипов. В начале колошения наблюдается снижение этого параметра. С начала фазы колошения до конца фазы цветения отношение F_v/F_m было ниже, чем у контроля.

В стрессовом варианте Азаматли-95 значение F_v/F_m повышается по сравнению с контролем в фазе молочной спелости и незначительно снижается в фазе восковой спелости.

У генотипа Гийматли-2/17 в отличие от Азаматли-95 самые низкие значения для F_v/F_m наблюдаются в начале онтогенеза – в фазе выхода в трубку: в контрольном варианте $F_v/F_m=0,77$, в стрессовом варианте $F_v/F_m=0,75$ (рис. 4). В начале фазы колошения отношение F_v/F_m повышается в обоих вариантах, но в стрессовом варианте остается ниже контрольного значения. Наблюдаемое



Рис. 3. Потенциальный квантовый выход ФСП у генотипа Азаматли-95 в процессе онтогенеза при нормальном водообеспечении и при водном дефиците

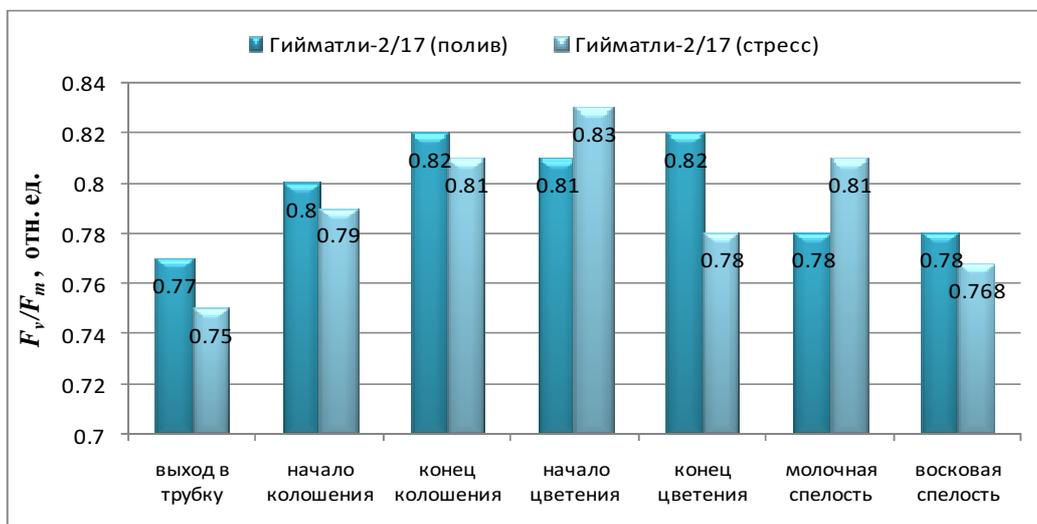


Рис. 4. Потенциальный квантовый выход ФСП у генотипа Гейматли-2/17 в онтогенезе при нормальном водообеспечении и при водном дефиците

повышение продолжается до конца этой фазы и для контрольных растений достигает максимального значения. В отличие от контрольных растений, для

растений, подверженных засухе, самое высокое значение F_v/F_m наблюдается в начале фазы цветения ($F_v/F_m=0,83$). Для сравнения в этой фазе отношение F_v/F_m у контрольных растений составляет 0,81. В конце цветения у контрольных растений особых изменений не наблюдаются, но у неорошаемых растений величина F_v/F_m резко снижается ($F_v/F_m=0,78$). В фазе молочной спелости, наоборот, у контрольных растений наблюдается снижение этого параметра, а у стрессовых оно повышается выше контроля. Во время следующей фазы восковой спелости у контрольных растений значение F_v/F_m почти не меняется, у подверженных засухе растений Гийматли-2/17 существенно снижается ($F_v/F_m=0,77$) и падает ниже контрольного значения.

В переменную флуоресценцию F_v вносят вклад как Q_B -восстанавливающие, так и Q_B -невосстанавливающие комплексы ФС II. В Q_B -невосстанавливающих комплексах ФС II осуществляется разделение зарядов, но электроны не переносятся на пул пластохинонов. В активном состоянии Q_B -восстанавливающие комплексы ФС II способны осуществлять перенос электронов между Q_A и Q_B . При повреждении белка D1 они утрачивают эту способность и превращаются в Q_B -невосстанавливающие комплексы [3]. В оптимальных условиях, благодаря реакциям цикла репарации, поддерживается постоянное соотношение между этими типами комплексов ФС II. Вероятно, обезвоживание вызывает нарушение реакций на акцепторной стороне ФС II, заключающееся в повышении количества Q_B -невосстанавливающих центров.

Снижение величины F_v/F_m – хорошая характеристика фотосинтетического фотоингибирования и обычно рассматривается как показатель, характеризующий появление фотоингибирования [2]. Увеличение F_v/F_m при засухе по сравнению с контролем указывает на снижение фотоингибирования, стимуляцию фотосинтеза и защиту ФС при водном дефиците. Известно, что ФС II является частью фотосинтетического аппарата наиболее уязвимой для индуцированного светом повреждения, и такое повреждение является первым проявлением стресса в листе. Хотя такие исследования флуоресценции хлорофилла требуют весьма тщательной разработки и, как правило, сочетаются с другими методами, такими как измерение газообмена, это обеспечивает быстрое, но точное оценивание фотосинтетической

эффективности даже на начальных этапах стресса. Самое главное, флуоресценция хлорофилла позволяет понять способность растения выносить действие окружающего стресса, а также, в какой степени такой стресс повреждает фотосинтетический аппарат [8].

Работа выполнена при поддержке гранта EIF-2010-1(1)-40/24-M-20 Фонда развития науки при Президенте Азербайджанской Республики

Статья подготовлена в рамках проведения VI Съезда Российского фотобиологического общества в рамках госконтракта № 14.741.12.0157 Министерства образования и науки Российской Федерации.

Список литературы

1. Алиев Д.А. Селекция пшеницы в Азербайджане//Известия НАН Азербайджана (серия биол. науки). — 2006. — № 3-4. — С. 3-32.
2. Ван С.-В., Чжау М., Мао Ц.-Ц., Чжу С.-Я., Чжан Д.-Л., Чжао С.-Ч. Повышенная температура или ее совместное действие с повышенной концентрацией CO₂ стимулирует фотосинтез в проростках *Quercus mongolica* // Физиология растений. — 2008. — т.55. — №1. — С.59-63.
3. Пшибытко Н.Л., Калитухо Л.Н., Кабашникова Л.Ф. Влияние высокой температуры и водного дефицита на состояние фотосистемы II в листьях *Hordeum vulgare* разного возраста// Физиология растений. — 2003. — т.50. — №1. — С.51-58.
4. Aliev, J.A. Wheat in a Global Environment (Bedo, Z. and Lang, L., eds.). Kluwer Academic Publishers. — Dordrecht, Boston, London, 2001, vol.9. — pp. 693-698.
5. Chaves M.M., Flexas J., Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress - regulation mechanisms from whole plant to cell // Annals of Botany. — 2009. v.103. — P.551-560.
6. Huseynova I.M. Structural-functional state of thylakoid membranes of wheat genotypes under water stress /Huseynova I.M., Suleymanov S.Y., Aliyev J.A. // Biochim. Biophys. Acta. — 2007. v.1767, No 6. — P.869-875.
7. Klimov V.V. Effect of extraction and re-addition of manganese on light reactions of photosystem II preparations / Klimov V.V., Allakhverdiev S.I., Shuvalov V.A., Krasnovsky A.A. // FEBS Lett. — 1982. v.148. — P.307-312.
8. Maxwell K. Chlorophyll fluorescence: a practical guide/ Maxwell K., Johnson G.N. // J. Exp. Bot. — 2000. v.51. — P.659-668.
9. Nainanayake A.D. Use of chlorophyll fluorescence parameters to assess drought tolerance of coconut varieties // Cocos. — 2007. v.18. — P.77-105.

Рецензенты:

Саркаров С.В., д.х.н., профессор, главный научный сотрудник Института ботаники НАНА, г. Баку.

Гулиев Н.М., д.б.н., главный научный сотрудник лаборатории энзимологии фотосинтетической ассимиляции углерода Института ботаники НАНА, г. Баку.
Работа получена 11.11.2011.