

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОТВЕТЫ ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ НА ЗАСУХУ И РЕГИДРАТАЦИЮ

М.К. Николаева, С.Н. Маевская, П.Ю. Воронин

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия, mknikolaeva@mail.ru

Аннотация. Изучали молекулярные и физиологические ответы листьев проростков кукурузы (*Zea mays* L.) на почвенную засуху (5 суток) и последующую регидратацию (24 и 48 ч). С этой целью определяли водный статус, рост листьев, интенсивность фотосинтеза и транспирации, метаболизм углеводов и пролина, а также содержание МДА и пигментов. Обнаруженные изменения в содержании растворимых углеводов и пролина при засухе и регидратации играли важную роль в поддержании водного статуса растений и основных физиологических функций.

Ключевые слова: кукуруза, фотосинтез, засуха, регидратация

DOI: 10.31255/978-5-94797-319-8-554-557

Изучение механизмов адаптации и устойчивости растений к засухе является одной из важных задач современных исследований. При этом необходимо изучать как физиологические, биохимические и генетические основы адаптации к засухе, так и механизмы восстановления растений при регидратации. В последние годы процесс восстановления растений от водного стресса при возобновлении полива изучается достаточно интенсивно. При исследовании сортов, характеризующихся разной устойчивостью к засухе, были обнаружены значительные различия как в ответах на водный стресс, так и в механизмах восстановления [Hayano-Kanashiro et al., 2009; Sun et al., 2016]. **Задачей настоящей работы** являлось изучение влияния засухи и последующей регидратации на величину водного потенциала (Ψ) апопласта клеток мезофилла в подустьичной полости, относительное содержание воды (ОСВ), рост листьев, активность $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена, метаболизм углеводов и пролина, а также содержание МДА и пигментов в листьях проростков кукурузы.

Растительный материал. Опыты проводили с проростками кукурузы (*Zea mays* L.), сорт Тройная сладость, выращенными на смеси песка и почвы (2:1) при интенсивности ФАР 200 мкмоль/(м² с)), 16-часовом фотопериоде и температуре 25/20 °С (день/ночь). Влажность почвы при выращивании контрольных растений составляла 60% от полной влагоемкости почвы (ПВП). Полив опытных растений прекращали через 8 дней после появления всходов. Длительность засухи – 5 суток. Под влиянием засухи влажность почвы снизилась до 26.3% от ПВП. Через 24 и 48 ч после возобновления полива пробы для анализа брали из средней части третьего листа. Определение Ψ апопласта клеток мезофилла в подустьичной полости листа проводили одновременно с измерением фотосинтетического $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена с помощью одноканального ИК-газоанализатора (LI-820, “LI-COR”, США) [Воронин и др., 2017].

Результаты. Под влиянием прогрессирующей почвенной засухи величина водного потенциала (ψ) апопласта клеток мезофилла в подустьичной полости в листьях опытных растений снижалась по сравнению с контролем (табл. 1). Через 24 ч после начала полива величина ψ в опыте не отличалась от контроля.

ОСВ в листьях опытных растений снизилось с 98.2 (контроль) до 86.9% (опыт) (табл. 1). Таким образом, в условиях наших опытов развивался умеренный водный дефицит [Hsiao, 1973]. В результате регидратации наблюдалось быстрое повышение ОСВ.

При засухе вес надземной части в расчете на одно растение уменьшился на 65%. Через 24 и 48 ч после полива различия между контрольными и опытными растениями составляли 30 и 15%, соответственно.

В листьях опытных растений интенсивность фотосинтетического CO_2 -газообмена (A) и транспирации (E) снизились по сравнению с контролем, соответственно на 45 и 30% (табл. 2). В результате регидратации (через 24 ч) интенсивность A и E повысились

Таблица 1.

Изменение водного потенциала (Ψ), относительного содержания воды (ОСВ) и веса надземной части растений при засухе и регидратации

Условия опыта	Ψ (МПа)		ОСВ (%)		Сырая масса (г/растение)	
	контроль	засуха	контроль	засуха	контроль	Засуха
5 - дневная засуха	-48 ± 3.0	-91 ± 4.0	98.2 ± 1.8	86.9 ± 0.9	2.15 ± 0.08	0.76 ± 0.05
24 ч после полива	-45 ± 3.0	-45 ± 3.0	97.9 ± 2.1	96.8 ± 1.6	2.50 ± 0.10	1.76 ± 0.08
48 ч после полива	-40 ± 2.0	-40 ± 1.0	98.7 ± 1.4	97.9 ± 2.0	2.40 ± 0.12	2.05 ± 0.10

до уровня контроля. Интенсивность темнового дыхания (R_D) листьев в условиях водного дефицита превышала контроль почти в 2 раза. Через 24 ч после полива интенсивность R_D листьев была близкой к контролю. После 5-дневной засухи содержание хлорофилла было выше контроля на 19%, содержание каротиноидов достоверно не изменилось. В результате регидратации содержание хлорофилла в листьях опытных растений достигло уровня контроля.

Засуха оказала существенное влияние на метаболизм растворимых углеводов. Содержание редуцирующих сахаров (глюкозы и фруктозы) повысилось по сравнению с контролем в 5.5 раз, содержание сахарозы возросло в 2.5 раза. Через 24 ч после регидратации содержание редуцирующих сахаров и сахарозы значительно снизилось. Через 48 ч содержание сахарозы в опыте не отличалось от контроля, тогда как содержание редуцирующих сахаров оставалось выше контроля в 1.3 раза.

Таблица 2.

Влияние засухи и регидратации на интенсивность фотосинтеза (A), транспирации (E) и темнового дыхания (R_D)

Условия опыта	A , мкмоль/(с м ²)		E , моль/(с м ²)		R_D , мкмоль/(с м ²)	
	контроль	засуха	контроль	засуха	контроль	Засуха
5 - дневная засуха	13.2 ± 1.0	7.0 ± 14.0	0.65 ± 0.08	0.45 ± 0.08	0.7 ± 0.1	1.3 ± 0.1
24 ч после полива	14.0 ± 1.0	14.0 ± 1.0	0.55 ± 0.05	0.50 ± 0.08	1.2 ± 0.1	1.5 ± 0.1
48 ч после полива	14.2 ± 1.0	15.1 ± 1.0	0.90 ± 0.20	1.20 ± 0.10	0.8 ± 0.2	0.8 ± 0.2

Содержание крахмала при засухе снизилось на 22%. После возобновления полива (24 ч) содержание крахмала было близким к контролю, однако через 48 ч уменьшилось на 19%, что, вероятно, могло быть связано с его использованием в процессе репарации.

Под влиянием водного дефицита содержание пролина значительно возросло (в 13 раз). При поливе (24 ч) уровень пролина уменьшился почти в 10 раз, через 48 ч содержание пролина в контроле и опыте было одинаковым.

После 5 суток засухи содержание МДА повысилось по сравнению с контролем на 30%. Через 24 ч после начала полива содержание МДА в листьях опытных растений снизилось на 11% и через 48 ч уменьшилось до контрольного уровня.

Обсуждение. Известно, что растения кукурузы очень чувствительны к засухе [Ghannoum, 2009]. В наших опытах, 5-дневный водный дефицит вызвал умеренную засуху в листьях проростков кукурузы. Однако ОСВ и величина ψ быстро увеличивались при регидратации, что свидетельствует о восстановлении водного

потенциала. В условиях засухи биомасса надземной части растений снижалась в результате ингибирования роста молодых листьев. Торможение роста листьев является одним из ранних ответов на водный дефицит и происходит в результате снижения скорости деления клеток в меристеме [Максимов, 1939; Avramova et al., 2015].

Наши опыты показали, что при засухе интенсивность фотосинтеза понизилась почти в 2 раза, тогда как интенсивность транспирации уменьшилась на 30%. Ингибирование фотосинтеза является типичным ответом на водный стресс и на начальных стадиях засухи может быть вызвано закрыванием устьиц [Тарчевский, 2001; Chaves et al., 2009]. В ответ на засуху интенсивность темного дыхания значительно увеличивалась, что свидетельствует о повышении его роли по мере развития водного стресса. Через 24 ч после полива наблюдалось полное восстановление фотосинтетической активности, транспирации и темнового дыхания.

Анализ содержания пигментов показал, что в условиях умеренного водного стресса их синтез не нарушался и фотосинтетические мембраны не повреждались.

Ингибирование фотосинтетического $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена сопровождалось значительными изменениями углеводного метаболизма. Увеличение содержания растворимых сахаров (сахароза + глюкоза + фруктоза) является одним из характерных ответов на засуху и имеет большое значение для регуляции осмотического приспособления [Kameli, Lösel, 1993; Hare et al., 1998]. Содержания гексоз могло увеличиваться за счет повышения активности кислой инвертазы, участвующей в расщеплении сахарозы, а также в результате гидролиза крахмала [Lawlor, Cornic, 2002]. Источником накопления гексоз являлся также фотосинтез, поскольку в условиях засухи снижался транспорт ассимилятов [Foyer et al., 1998]. Накопление в листьях опытных растений сахарозы могло быть результатом уменьшения ее оттока в аттрагирующие органы, о чем свидетельствовало снижение скорости роста. Значительное накопление пролина в листьях опытных растений могло приводить к повышению осмотического давления и тем самым увеличивать устойчивость растений к засухе [Тарчевский, 2001]. Кроме того, пролин, наряду с углеводами, защищает клетки от окислительного стресса, возникающего при водном дефиците [Кузнецов, Шевякова, 1999; Reddy et al., 2004; Hayano-Kanashiro et al., 2009]. После 24 ч регидратации содержание редуцирующих сахаров и пролина значительно снизилось, что говорит об их активном использовании в метаболизме и процессах роста. Возможно, поддержание повышенного уровня сахаров и пролина, обладающих антиоксидантными свойствами, усиливало защитную систему обезвреживания АФК в процессе регидратации.

Несмотря на существенное увеличение содержания растворимых углеводов и пролина, играющих важную роль в антиоксидантной защите клетки, в листьях опытных растений на 30% повысилось содержание МДА. Уже через 24 ч после регидратации содержание МДА заметно снизилось и через 48 ч не отличалось от контроля.

Проведенная работа показала, что изученный сорт кукурузы способен противостоять умеренной засухе и быстро восстанавливаться при возобновлении полива. Обнаруженные изменения в содержании неструктурных углеводов и пролина при засухе и регидратации играли важную роль в поддержании водного статуса растений и восстановлении основных физиологических функций.

Литература

Воронин П.Ю., Рахманкулова З.Ф., Шуйская Е.В., Маевская С.Н., Николаева М.К., Максимов А.П., Максимов Т.Х., Мясоедов Н.А., Балнокин Ю.В., Рымарь В.П., Валдайских В.В., Кузнецов Вл.В. Новый метод количественного определения водного потенциала апопласта клеток мезофилла в подустьичной полости листа // Физиология растений. – 2017. – Т. 64, № 3. – С. 235–240.

Кузнецов Вл.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, № 2. – С. 321–336.

Максимов Н.А. Подавление ростовых процессов как основная причина снижения урожая при засухе // Успехи совр. биол. – 1939. – Т. 11. – С.124–136.

Тарчевский И.А. Фотосинтез // Метаболизм растений при стрессе. Избранные труды / под ред. А.Н. Гречкина. – Казань: ФЭН, – 2001. – С. 9–102.

Avramova V., Abdelgawad H., Zhang Z. et al. Drought induces distinct growth response, protection and recovery mechanisms in the maize leaf growth zone // Plant Physiol., – 2015. – V. 169. – P. 1382–1396.

Chaves M.M., Flexas J., Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell // Ann. Bot., – 2009. – V. 103, № 4. – P. 551–560.

Foyer C.H., Valadier M.H., Migge A., et al. Drought-induced effects nitrate reductase activity and RNA and on coordination of nitrogen metabolism in maize leaves // Plant Physiol. – 1998. – V. 117. – P. 283–292.

Ghannoum O. C₄ photosynthesis and water stress // Ann. Bot. – 2009. – V. 103, № 4. – P. 635– 644.

Hare P.D., Cress W.A., van Staden J. Dissecting the role of osmolyte accumulation during stress // Plant Cell Environ. – 1998. – V. 21. – P. 535–553.

Hayano-Kanashiro C., Calderón-Vázquez C., Ibarra-Laclett E. et al. Analysis of gene expression and physiological responses in three Mexican maize landraces under drought stress and recovery irrigation // PLoS One. – 2009. – V. 4, №10.: e7531.

Hsiao T.C. Plant responses to water stress // Annu. Rev. Plant Physiol. – 1973. – V. 24. – P. 519–570.

Kameli A., Lösel D.M. Carbohydrates and water status in wheat plants under water stress // New Phytol. – 1993. – V. 25. – P. 609–614.

Lowlor D.M., Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism on relation to water deficits in higher plants // Plant Cell Environ. – 2002. – V. 25. – P. 275–294.

Reddy A.R., Chaitanya K.V., Vivekanandan M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants // J. Plant Physiol. – 2004. – V. 161. – P. 1189–1202.

Sun C., Gao X., Chen X., Fu J., Zhang Y. Metabolic and growth responses of maize to successive drought and re-watering cycles // Agric. Water. Manag. – 2016. – V. 172. – P. 62–73.

PHYSIOLOGICAL AND MOLECULAR RESPONSES OF MAIZE (*ZEA MAYS* L.) PLANTS TO DROUGHT AND REWATERING

M.K. Nikolaeva, S.N. Maevskaya, P.Yu. Voronin

K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Moscow, Russia,
mknikolaeva@mail.ru

Abstract. The physiological and molecular responses of maize seedlings (*Zea mays* L.) to 5-d soil drought and subsequent rewatering (24, 48 h) were studied. To this end, plant water status, leaf growth, photosynthesis and transpiration, metabolism of carbohydrates and proline, MDA and pigment content were determined. The changes observed in carbohydrate metabolism and proline content under drought and rewatering might be important mechanisms maintaining water status of plants and main physiological functions.

Keywords: *maize, photosynthesis, drought, rewatering*