

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ ХВОЙНЫХ К ЗАСУХЕ

Вл.В. Кузнецов<sup>1</sup>, И.Е. Злобин<sup>1</sup>, А.В. Карташов<sup>1</sup>, Б.А. Сарвин<sup>2</sup>, А.Р. Ставрианиди<sup>2</sup>,  
П.П. Пашковский<sup>1</sup>, Ю.В. Иванов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва, Россия, [vlkuzn@mail.ru](mailto:vlkuzn@mail.ru)

<sup>2</sup>Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия, [borissarvin@gmail.com](mailto:borissarvin@gmail.com)

**Аннотация.** Представлен сравнительный анализ способности сеянцев сосны и ели поддерживать водный статус в условиях слабого, среднего и экстремально низкого водного потенциала среды (от -0,15 до -1,5 МПа). Сделан вывод, что сеянцы обоих видов сохраняли высокую интенсивность процессов ассимиляции при водном стрессе. Сеянцы ели поддерживали водный баланс при засухе и проявляли высокую чувствительность к водному дефициту, в основе которой лежит их слабая способность к cell wall adjustment. Сеянцы сосны обнаруживали высокую чувствительность роста главного корня к водному дефициту, что может быть одной из причин их гибели при засухе. В то же самое время сеянцы сосны имели хорошо развитую способность клеток к осмотическому эджастменту. В пользу этого говорит тот факт, что в ответ на водный дефицит в сеянцах сосны, но не ели, наблюдалось увеличение содержания сахаров и сахароспиртов. Несмотря на относительно низкое содержание сахаров и сахароспиртов в органах сеянцев, их вклад в изменение осмотического потенциала цитоплазмы был весьма значителен.

**Ключевые слова:** адаптация, водный стресс, *Picea abies* (L.) H.Karst., *Pinus sylvestris* L., неструктурные углеводы

**DOI:** 10.31255/978-5-94797-319-8-17-20

Глобальные изменения климата приводят к более частым и более продолжительным засухам [Breshears et al., 2009]. Среди целого ряда неблагоприятных природных и антропогенных факторов засуха представляет собой наибольшую угрозу для древесных растений, особенно хвойных, нарушая процесс возобновления и стабильность фитоценозов, что создает экологические, экономические и социальные риски [Brunner et al., 2015]. Важнейшими лесообразующими видами бореальных лесов Евразии являются сосна (*Pinus sylvestris* L.) и ель (*Picea abies* (L.) H.Karst.). Сосна, являясь достаточно светолюбивым видом, как правило, характеризуется гораздо более высокой устойчивостью к дефициту воды и произрастает в более засушливых местообитаниях, чем ель. Это позволяет исследовать физиологические реакции на засуху контрастных по устойчивости к водному дефициту хвойных видов растений.

Если отвлечься от конкретных механизмов адаптации растений к засухе, то все их разнообразие может быть сведено лишь к двум основным стратегиям: к активной адаптации и адаптации пассивной [Кузнецов, 2009]. Реализация активной стратегии адаптации обеспечивает формирование защитных механизмов, прежде всего, синтез протекторных макромолекул и химических шаперонов, повышающих устойчивость клеточного метаболизма и физиологических процессов к низкому водному потенциалу среды. Пассивная адаптация направлена на уход растения от действующего фактора, в данном случае от низкого водного потенциала, за счет снижения скорости потери воды и повышения водопоглотительной способности корня. Растения, как правило, используют обе стратегии адаптации, но вклад каждой из этих стратегий в повышение адаптационного потенциала может быть видоспецифичен.

Изучению засухоустойчивости хвойных посвящено достаточно много исследований [Brunner et al., 2015]. В частности, установлено, что сосна и ель являются типичными изогидрическими видами, то есть они строго поддерживают свой водный статус при засухе [McDowell, 2011]. Известен широкий спектр механизмов сохранения водного гомеостаза при засухе, таких как закрытие устьиц, изменения в архитектуре растений, торможение роста листьев, их раннее старение и опадание, аккумуляция совместимых осмолитов, активация роста тонких корней для повышения способности корневой системы поглощать воду и другие [Brunner et al., 2015]. Изучать указанные физиологические показатели у сосны и ели в естественных условиях произрастания практически невозможно. Адекватной модельной системой для изучения механизмов ухода хвойных от засухи являются сеянцы, выращенные в строго контролируемых условиях [Ivanov et al., 2016].

В докладе будет представлен сравнительный анализ изменений интегральных физиологических процессов, характеризующих, прежде всего, сохранение водного статуса, у сеянцев сосны и ели при водном стрессе различной интенсивности: от слабого (-0,15 МПа) до экстремального (-1,5 МПа). В качестве критериев использовали ростовые параметры, показатели водного статуса, аккумуляцию неструктурных сахаров и сахароспиртов, физиологическую активность клеток корня, фотосинтетические пигменты и первичные фотосинтетические процессы [Zlobin et al., 2018a].

Анализ доступного материала показывает, что сеянцы ели способны эффективно поддерживать водный статус при засухе, о чем свидетельствует тот факт, что даже при экстремальном водном дефиците (-1,5 МПа) RWC в побегах не опускается ниже 85%. При этом наблюдается существенное снижение осмотического потенциала содержимого клеток корня и хвои (до 0,3-0,4 МПа), которое не связано с потерей воды или накоплением ионов  $K^+$  и  $Na^+$ , а, очевидно, обусловлено аккумуляцией совместимых осмолитов, природу которых предстоит установить. Помимо этого, при водном стрессе усиливается рост корневых волосков, что в свою очередь увеличивает водопоглотительную способность корневой системы и способствует сохранению водного статуса. Наряду с выраженной способностью сеянцев ели поддерживать водный баланс при засухе они характеризуются высокой чувствительностью к водному дефициту, в основе которой лежит слабая способность ели к cell wall adjustment [Zlobin et al., 2018].

В сеянцах сосны даже слабый водный потенциал (-0,15 МПа) ингибирует удлинение главного корня, что может быть одной из причин их гибели при засухе. Хлорофилл также очень чувствителен к водному стрессу, в то время как уровень каротиноидов возрастает в условиях низкого водного потенциала. Интенсивность роста свежей биомассы растений была больше связана с изменениями уровня RWC, чем с изменением содержания воды в тканях или накоплением сухой массы. Рост сеянцев сосны характеризовался высокой устойчивостью к водному дефициту. Растения были способны расти и накапливать сухой вес до водного потенциала среды -0,5 МПа, но при более низких значениях водного потенциала (-1,0 и -1,5 МПа) наблюдалось ингибирование роста, которое, как и у ели, было связано с сильным повреждением клеток корня. В пользу этого свидетельствует потеря клетками корня физиологической активности, которая оценивалась по способности гидролизовать диацетат флуоресцеина и по увеличению в 8-10 раз содержания кальция при сильном водном дефиците. Сеянцы сосны активно накапливают осмолиты при водном стрессе. Одним из важных механизмов поддержания водного статуса у сеянцев сосны является хорошо развитая способность клеток к осмотическому эджастменту.

Значительное внимание в докладе будет уделено анализу совместимых осмолитов, которые в хвойных представлены, прежде всего, простыми углеводами и

сахароспиртами, ответственными за осмотический эджастмент при засухе [Zlobin et al., 2018a]. В органах семян сосны и ели были обнаружены следующие сахара и сахароспирты: глюкоза, фруктоза, сахароза, пинит, инозит, сорбит и секвойит. Глюкозы и фруктозы содержалось в хвое сосны в 3 раза выше, чем в хвое ели, тогда как в корнях существенных различий между видами не было. При водном стрессе оба эти сахара имели тенденцию к уменьшению в корнях (1,7-3 раза) и увеличению в надземных частях (1,1-2,4 раза) семян ели. Напротив, в семенах сосны содержание этих сахаров существенно не зависело от водного статуса среды. В целом, общее содержание и динамика глюкозы и фруктозы были характерны для каждого растения для каждого органа растения.

Содержание сахарозы в органах сосны и ели было самым большим среди всех сахаров и сахароспиртов и превышало 35 мг/г DW. Дефицит воды вызывал значительное увеличение концентрации сахарозы в надземных частях сосны, более чем в 1,5 раза при водном дефиците. В то же время содержание сахарозы уменьшилось в 1,7 раза в семенах ели при сильном водном стрессе.

Интересно, что в корнях сосны, которые наиболее сильно обезвоживались при водном дефиците, концентрация секвойита снижалась в 2,5-3,3 раза, а инозит полностью исчезал. Содержание сорбита в корнях сосны при водном дефиците заметно увеличивалось (в 3,3 – 7,8 раза), однако его абсолютные концентрации были намного ниже, чем для секвойита, пинита и инозита. Подобные же, но гораздо менее выраженные изменения концентрации сахароспиртов наблюдались в корнях ели. Концентрация пиннита существенно (в 1,8 раза) увеличивалась в хвое сосны при засухе, но не изменялась в хвое ели. Содержание секвойита не изменялось существенно в хвое сосны, в то время как в хвое ели уменьшилось в 6,1 раза при водном стрессе.

Общее содержание крахмала в семенах ели было заметно выше, чем в семенах сосны, в среднем в 3,9 раза в корнях и в 5,2 раза в хвое. Единственные видимые изменения содержания крахмала при водном дефиците наблюдались в корнях сосны, где его содержание при водном стрессе увеличилось на 30,8 - 83,2%.

Была проведена оценка вклада сахаров и сахароспиртов в изменения осмотического давления корней и надземных частей у обоих видов хвойных. Их вклад в формирование уровня осмотического давления был выше в хвое, чем в корнях, как у сосны, так и у ели. Только в надземных частях сосны осмотический вклад сахаров и сахароспиртов возрастал при водном стрессе, однако в абсолютных единицах это увеличение было относительно небольшим (приблизительно 0,05 МПа). Тем не менее, если учесть, что совместимые осмолиты аккумулируются в цитоплазме, на долю которой приходится около 5% объема клетки, то вклад неструктурных углеводов в осмотическое давление возрастет в 10 – 20 раз. Это позволяет считать, что в семенах сосны, в отличие от ели, при водном стрессе имеет место аккумуляция сахаров и сахароспиртов, которые вовлекаются в осмотический эджастмент – один из важных механизмов поддержания водного статуса растения в условиях засухи.

### **Заключение**

Таким образом, семена сосны и ели сохраняли высокую интенсивность процессов ассимиляции, несмотря на водный стресс, о чем свидетельствуют слабые изменения в абсолютном приросте сухой биомассы и поддержание баланса между ростом и запасанием углеводов. Семена ели характеризовались способностью поддерживать водный баланс при засухе и проявлять высокую чувствительность к водному дефициту, в основе которой лежит слабая способность ели к cell wall adjustment. Семена сосны обнаруживали высокую чувствительность роста главного корня к водному дефициту, что может быть одной из причин их гибели при засухе. С другой стороны, семена сосны имели хорошо развитую способность клеток к осмотическому эджастменту. В пользу

этого говорит тот факт, что водный дефицит индуцировал увеличение содержания простых сахаров и сахароспиртов в надземных органах семян сосны, но не ели. Несмотря на относительно низкое содержание сахаров и сахароспиртов в органах проростков, их вклад в изменение осмотического потенциала значителен.

*Данная работа поддержана грантом Российского научного фонда (проект No. 16-14-10224).*

#### Литература

Breshears D.D., Myers O.B., Meyer C.W., Barnes F.J., Zou C.B., Allen D., McDowell N.G., Pockman W.T. Tree die-off in response to global change-type drought: mortality insights from a decade of plant water potential measurement // *Front. Ecol. Environ.* – 2009. – V. 7. – P. 185–189.

Brunner I., Herzog C., Dawes M.A., Arend M., Sperisen C. How tree roots respond to drought // *Front Plant Sci.* – 2015. – V. 29. – P. 1–16.

Ivanov Y.V., Kartashov A.V., Ivanova A.I., Savochkin Y.V., Kuznetsov V.V. Effects of zinc on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings grown in hydroculture // *Plant Physiol. Bioch.* – 2016. – V. 102. – P. 1–9.

Кузнецов Вл.В. Физиологические механизмы адаптации и создание стресс-толерантных растений. В кн.: Проблемы экспериментальной биологии. 2009. (Отв. ред Ламан Н.А.). Минск: Технология. – С. 5–78.

McDowell N.G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality // *Plant Physiol.* – 2011. – V. 155. – P. 1051–1059.

Zlobin I.E., Ivanov Y.V., Kartashov A.V., Kuznetsov V.V. Impact of drought stress induced by polyethylene glycol on growth, water relations and cell viability of Norway spruce seedlings // *Environ. Sci. Pollut. Res.* – 2018. – V. 25. – P. 8951–8962.

Zlobin I.E., Ivanov Y.V., Kartashov A.V., Sarvin B.A., Stavrianidi A.N., Kreslavski V.D., Kuznetsov V.V. Impact of weak water deficit on growth, photosynthetic primary processes and storage processes in pine and spruce seedlings // *Photosynth Res.* – 2018a. (in press).

### PHYSIOLOGICAL ADAPTATION MECHANISMS OF CONIFEROUS PLANTS TO DROUGHT

V.V. Kuznetsov<sup>1</sup>, I.E. Zlobin<sup>1</sup>, A.V. Kartashov<sup>1</sup>, B.A. Sarvin<sup>2</sup>, A.R. Stavrinidi<sup>2</sup>, P.P. Pashkovsky<sup>1</sup>, Yu.V. Ivanov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Moscow, Russia, [vlkuzn@mail.ru](mailto:vlkuzn@mail.ru)

<sup>2</sup>Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia, [ivanovinfo@mail.ru](mailto:ivanovinfo@mail.ru)

**Abstract.** A comparative analysis of the ability of pine and spruce seedlings to maintain water status under conditions of weak, medium and extremely low water potential of the medium (from -0.15 to -1.5 MPa) is presented. It is concluded that seedlings of both species retained a high intensity of assimilation processes under water stress. Norway spruce seedlings maintained a water balance under drought and showed high sensitivity to water deficiency, which is based on their weak ability to cell wall adjustment. Scots pine seedlings showed a high sensitivity of the growth of the main root to the water deficit, which may be one of the reasons for their death during a drought. At the same time, pine seedlings had a well-developed ability of cells to osmotic adjustment. In favor of this is the fact that in response to water deficiency in pine seedlings, but did not spruce, an increase in the content of unstructured carbohydrates (sugar, sugar alcohol, starch) was observed. Despite the relatively low content of sugars and sugar alcohols in the organs of the seedlings, their contribution to the change in the osmotic potential of the cytoplasm was very significant.

**Keywords:** *adaptation, water stress, Picea abies* L., *Pinus sylvestris* L., *non-structural carbohydrates*