

## РЕАКЦИЯ УЗЛОВ КУЩЕНИЯ ОЗИМОГО ТРИТИКАЛЕ В ПЕРИОД ВЕСЕННЕГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ РОСТА НА РАЗНЫЕ УРОВНИ УВЛАЖНЕНИЯ ПОЧВЫ

Н.В. Дорофеев, А.В. Поморцев, Л.Г. Соколова, С.Ю. Зорина, Н.Б. Катышева

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия, *nikolay.v.dorofeev@gmail.com*

**Аннотация.** При моделировании условий весеннего возобновления вегетации озимого тритикале показано, что расход углеводов и содержание дегидринов в узлах кущения не зависели от уровня увлажнения почвы, при котором выращивались растения. На начальном этапе отрастания растений наблюдали сохранение состава дегидринов, характерное для зимующих узлов кущения, и значительное повышение концентрации свободного пролина. Недостаток влаги в этот период оказывал отрицательное влияние на выживаемость растений.

**Ключевые слова:** *уровень увлажнения почвы, озимое тритикале, свободный пролин, углеводы, дегидрины*

**DOI:** 10.31255/978-5-94797-319-8-273-277

В неблагоприятных условиях зимовки при невысоком снежном покрове и низких отрицательных температурах у озимых зерновых культур частично или полностью утрачиваются листья, стебли и корни. Это не всегда приводит к гибели растений, поскольку основным органом регенерации озимых зерновых культур является узел кущения [Rubka, 1993]. Жизнеспособность озимых зерновых культур зависит от выживаемости тканей узла кущения [Tanino, McKersie, 1985], поскольку он содержит как корневые, так и листовые меристемы и, следовательно, играет важную роль в регенерации корней и листьев в весенний период. При выходе растений из зимовки и возобновлении ростовых процессов регенерация утраченных органов может сильно задерживаться, и растения погибают.

В условиях Восточной Сибири нормой для весеннего периода (апрель, май) является сильный недостаток осадков, что приводит к дефициту почвенной влаги и снижению доступности воды растениям. Ответ растений на водный стресс изучается преимущественно на проростках и взрослых растениях [Zhang et al., 2013]. Исследований узлов кущения в условиях недостатка влаги крайне мало. В связи с этим цель нашего исследования состояла в изучении физиологической и биохимической реакции узлов кущения в период весеннего отрастания на изменение уровня увлажнения почвы.

Растительный материал (узлы кущения озимого тритикале; сортообразец № 430-6002) был отобран в условиях полевого опыта (Иркутская область 53°33'58,75" С.Ш. и 102°35'23,90" В.Д.), когда растения прошли процесс холодовой акклиматизации (начало ноября). До начала эксперимента отобранные узлы кущения в течение трёх месяцев хранились при температуре минус 1-3 °С в холодильной камере.

Исследования проводились в условиях климатической камеры (CLF Plant Climatics). В первые 10 дней эксперимента дневная температура составляла 10 °С, а ночная – 6 °С, в последующие 20 и 30 дней соответственно 15 и 10 °С. Температура воздуха в камере соответствовала показателям второй и третьей декады мая, когда происходит процесс отрастания озимых злаков. Уровни увлажнения воздушно-сухой почвы моделировали добавлением расчетного количества воды 30, 60 и 90% от ППВ в каждом сосуде. Влажность почвы на протяжении всего эксперимента поддерживали ежедневным поливом сосудов. Отбор растительных проб проводили на 10, 20 и 30 день

эксперимента. В каждой точке отбирали 15 узлов кушения и взвешивали их сырой вес (FW). Затем образцы высушивали в сушильном шкафу при 80 °С в течение 72 ч и определяли воздушно-сухой вес (DW). Содержание воды в растительных тканях (WC, %) рассчитывали по формуле:  $(FW-DW)/FW \cdot 100$ . Пролин определяли, используя нингидриновый реактив [Bates, 1973]. Водорастворимые углеводы определяли, используя антроновый реагент [Dische, 1962]. Электрофорез белков проводили по методу Лэммли [Лэммли, 1970]. Затем белки переносили на нитроцеллюлозную мембрану («Amersham», США) и обрабатывали первичными антителами против дегидринов (от T.J. Close, США), а затем вторичными антителами, конъюгированными со щелочной фосфатазой. Для выявления дегидринов использовали антитела на общую для большинства растительных дегидринов последовательность. Статистическую значимость различий между медианными значениями в вариантах опыта определяли с помощью критерия Краскела-Уоллиса с последующей процедурой множественного сравнения по методу Стьюдента-Ньюмена-Кейлса ( $P \leq 0.05$ ) с использованием программы SigmaPlot 12.5.

В течение зимнего периода у зимующих растений могут наблюдаться повреждения, вызванные различными неблагоприятными факторами, при этом значительно снижается их способность восстанавливаться весной и, как следствие, они погибают [Livingston et al., 2009]. В проведённом эксперименте узлы кушения были отобраны у растений, прошедших холодовую акклиматизацию. После хранения в течение трёх месяцев при температуре минус 1-3 °С узлы кушения были высажены в сосуды, содержащие почву с различным уровнем влажности.

Первые 10 дней от начала эксперимента не отмечали значительной гибели растений. В этот период вне зависимости от влажности почвы растения испытывали недостаток влаги из-за отсутствия корневой системы. Содержание пролина значительно увеличилось в узлах кушения по отношению к исходной его концентрации во всех исследуемых вариантах. В последующем его уровень снижался и к концу эксперимента достигал минимального значения. При этом концентрация пролина при 30% от ППВ была достоверно выше ( $P < 0,05$ ), по сравнению с 60 и 90% от ППВ в течение всего эксперимента.

Вероятно, увеличение содержания пролина, по отношению к исходной его концентрации, во всех исследуемых вариантах позволило растениям успешно пережить первый период весеннего возобновления роста до начала регенерации корней и листьев. Необходимо отметить, что на варианте с недостатком влаги в почве 30% ППВ небольшая гибель растений наблюдалась, несмотря на то, что содержание пролина в узлах кушения было самое высокое.

Косвенным показателем возобновления вегетации после длительного воздействия низких температур является возвращение уровня оводнённости тканей к нормальному состоянию для активно вегетирующих растений 80-90% от общего веса [Kramer, Boyer, 1995]. Увеличение оводнённости тканей в узлах кушения в варианте 90% от ППВ наблюдалось с самого начала эксперимента. У растений, выращиваемых при 60% от ППВ, повышение оводнённости тканей отмечалось спустя 20 дней от начала эксперимента. Одновременно с увеличением оводнённости тканей в этих вариантах содержание пролина значительно снижалось. В варианте с недостатком влаги (30% от ППВ) снижение содержания пролина также наблюдали, но в меньшей степени по сравнению с другими вариантами. Причиной могло быть замедленное восстановление корневой системы в отличие от других вариантов. Самое высокое среди изучаемых вариантов содержание пролина при 30% ППВ не обеспечивало лучшую выживаемость растений к концу эксперимента.

На 20-й день эксперимента наблюдали гибель 21-26% растений при всех уровнях увлажнения почвы. В дальнейшем гибель растений наблюдали только в варианте с влажностью почвы 30% от ППВ. Количество живых растений на этом варианте составило 43% от начального уровня, что достоверно ( $P < 0,05$ ) отличалось от других вариантов.

На начало проведения эксперимента содержание углеводов в узлах кушения было высоким – около 15% от сухого веса. При нормальном и избыточном уровнях увлажнённости почвы первые 10 дней эксперимента не наблюдали снижения содержания сахаров в узлах кушения. При уровне влажности 30% от ППВ содержание водорастворимых сахаров в узлах кушения снизилось по сравнению с исходным их содержанием. Возможно, что повышенный расход сахаров в узлах кушения этого варианта связан с усилением трат запасных питательных веществ при недостаточном водообеспечении. Через 20 дней от начала эксперимента содержание водорастворимых сахаров снизилось в узлах кушения растений всех вариантов и сохранялось до конца эксперимента на уровне менее 5% от сухого веса.

В ответ на стресс, связанный с засухой, растения накапливают в листьях растворимые сахара, которые защищают клеточные структуры от обезвоживания [Asthir et al., 2014]. Увеличение содержания сахаров не наблюдалось ни в одном из вариантов эксперимента. Можно было ожидать увеличение содержания сахаров у растений на варианте с недостатком влаги 30% от ППВ, поскольку они испытывают неблагоприятное воздействие, связанное с засухой, но у этих растений отсутствует развитый фотосинтетический аппарат для накопления сахаров. Поскольку и надземная, и подземная часть у растений была удалена, им требуется значительное количество энергии на регенерацию утраченных органов.

Реакция растений на обезвоживание, вызванная неблагоприятными факторами среды включает активацию ряда генов [Kosová et al., 2014], которые приводят к синтезу дегидринов. В узлах кушения озимого тритикале в первые 10 дней присутствовали дегидрины с различной молекулярной массой. Независимо от уровня увлажнённости почвы, на которой были высажены растения, качественный состав дегидринов был схож с исходным их показателем в начале эксперимента. В первые десять дней независимо от уровня увлажнения почвы (30, 60 и 90% от ППВ) в узлах кушения присутствовали полипептиды с молекулярными массами 66, 55, 45, 39, 36, 29, 24, 21, 18, 6.5 и 5.9 кДа. Надо отметить, что полипептид с молекулярной массой 66 кДа был более ярко выражен при уровне влажности 30% от ППВ по сравнению с другими вариантами. В последующие точки отбора проб (20 и 30 дней) дегидрины в узлах кушения обнаружены не были, причем независимо от уровня увлажнения почвы.

Мы полагаем, что отсутствие изменений в качественном составе дегидринов в узлах кушения в первые 10 дней, вызвано тем, что узлы кушения находились на начальном этапе выхода растений из покоя. Ранее нами показано, что в осенний период в узлах кушения озимых зерновых отмечен синтез полипептидов (дегидринов) с различной молекулярной массой и их качественный состав сохранялся до конца зимовки [Pomortsev et al., 2017]. В последующий период дегидрины не были обнаружены даже при уровне увлажнённости почвы 30% от ППВ. Отсутствие дегидринов в узлах кушения озимого тритикале в период 20-и и 30-и дней, вероятно, связано с возвратом растений к активному росту и развитию. Показано, что начало весенней вегетации растений приводит к потере белков, характерных для закаленного состояния [Stupnikova et al., 2002]. Интересно, что даже при уровне влажности почвы 30% от ППВ не обнаружено синтеза дегидринов в узлах кушения, хотя в литературе имеются сведения об их синтезе в других органах (листья) растений в ответ на засуху [Lopez et al., 2002].

Таким образом, нами было показано, что в период весеннего возобновления роста и регенерации утраченных в течение зимовки органов озимого тритикале ни расход углеводов, ни снижение содержания дегидринов в узлах кушения не зависели от уровня увлажнения почвы, при котором выращивались растения. Одновременно с этим содержание пролина и оводнённость тканей узлов кушения находились в зависимости от уровня увлажнённости почвы. Недостаток влаги в этот период оказывал сильное отрицательное влияние на выживаемость растений.

#### Литература

Asthir B, Gulati A, Bains N.S. Controlling water deficit by osmolytes and enzymes: enhancement of carbohydrate mobilization to overcome osmotic stress in wheat subjected to water deficit conditions // *Afr. J. Biotechnol.* – 2014. – V. 13. – P. 2072–2083.

Bates L. Rapid determination of free proline for water-stress studies // *Plant Soil.* – 1973. – V. 39. – P. 205–207.

Dische Z. Color reactions of carbohydrates. In Whistler RL, Wolfrom ML, editors. In *methods in carbohydrate chemistry.* – NY, USA: Academic Press, 1962. – P. 475–514.

Kosová K., Vítámvás P., Prášil I.T. Wheat and barley dehydrins under cold, drought, and salinity – what can LEA-II proteins tell us about plant stress response? // *Front. Plant Sci.* – 2014. – V. 5. – P. 343.

Kramer P.J., Boyer J.S. *Water relations of plants and soils.* 1st ed. – San Diego, CA, USA: Academic Press. – 1995. – 495 p.

Laemmli U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of head bacteriophage – T4 // *Nature.* – 1970. – V. 227. – P. 680–685.

Livingston D.P., Tuong T.D., Haigler C.H., Avci U., Tallury S.P. Rapid microwave processing of winter cereals for histology allows identification of separate zones of freezing injury in the crown // *Crop Sci.* – 2009. – V. 49. – P. 1837–1842.

Lopez C.G., Banowitz G.M., Peterson C.J., Kronstad W.E. Wheat dehydrin accumulation in response to drought stress during anthesis // *Funct. Plant Biol.* – 2002. – V. 29. – P. 1417–1425.

Pomortsev A.V., Dorofeev N.V., Katysheva N.B., Peshkova A.A. Changes in dehydrin composition in winter cereal crowns during winter survival // *Biologia Plantarum.* – 2017. – V. 61 – P. 394–398.

Stupnikova I.V., Borovskii G.B., Dorofeev N.V., Peshkova A.A., Voinikov V.K. Accumulation and disappearance of dehydrins and sugars depending on freezing tolerance of winter wheat plants at different developmental phases // *J. Therm. Biol.* – 2002. – V. 27. – P. 55–60.

Rubka Z. Morphology of crown – the overwintering organ of winter wheat seedling // *Acta Soc. Bot. Pol.* – 1993. – V. 62. – P. 127–129.

Zhang H.M., Zhang L.S., Liu L., Zhu W.N., Yang W.B. Changes of dehydrin profiles induced by drought in winter wheat at different developmental stages // *Biologia Plantarum.* – 2013. – V. 57. – P. 797–800.

# THE REACTION OF THE NODES OF TILLERING OF WINTER TRITICALE DURING THE SPRING RENEWAL OF GROWTH TO DIFFERENT LEVELS OF SOIL MOISTENING

N.V. Dorofeev, A.V. Pomortsev, L.G. Sokolova, S.Yu. Zorina, N.B. Katysheva

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia, *nikolay.v.dorofeev@gmail.com*

**Abstract.** When simulating the conditions for the spring renewal of the vegetation of winter triticale, it was shown that the consumption of carbohydrates and the content of dehydrins in the crowns did not depend on the level of moistening of the soil at which the plants were grown. At the initial stage of plant growth, the preservation of the dehydrins composition characteristic of wintering crowns was observed and a significant increase in the concentration of free proline. The deficiency of soil moisture during this period had a negative effect on the survival of plants.

**Keywords:** *soil moistening level, winter triticale, free proline, carbohydrates, dehydrins*