

На правах рукописи

ИВАНОВ ЕВГЕНИЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ  
РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ И ЯЧМЕНЯ НА ИЗМЕНЕНИЕ  
ТЕМПЕРАТУРНО-ВЛАЖНОСТНОГО РЕЖИМА**

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Специальность  
03.00.16 – Экология  
03.00.12 - Физиология и биохимия растений

УФА – 2006

Работа выполнена в лаборатории физиологии растений  
Института биологии УНЦ РАН

**Научный руководитель:** доктор биологических наук  
**Фархутдинов Рашит Габдулхаевич**

**Научный консультант:** доктор биологических наук, профессор  
**Веселов Станислав Юрьевич**

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук, профессор  
**Зялалов Абдуллазян Абдулкадырович**

доктор биологических наук, профессор  
**Хазиахметов Рашит Мухаметович**

**Ведущая организация** **Институт биологии Коми НЦ РАН**

Защита диссертации состоится 19 декабря 2006 г. в 14.00 на заседании  
диссертационного совета КМ 002.136.01 при Институте биологии УНЦ РАН

Адрес:  
450054, Уфа, ул. Пр. Октября 69

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке УНЦ РАН.

Автореферат разослан \_\_\_\_\_

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических наук



**Р.В. Уразгильдин**

**Актуальность.** Поддержание оводненности тканей растений – одно из необходимых условий выживания растений и их приспособления к факторам окружающей среды. Сложность выполнения этого условия обусловлена тем, что большинство наземных растений теряет огромное количество воды за счет транспирации (за один час растения могут испарять количество воды, равное их весу) (Зялалов, 2004). Ограничение потерь воды за счет закрытия устьиц представляется рациональным решением данной проблемы. Поэтому не удивительно, что многочисленные исследования в области водного обмена были направлены на изучение регуляции устьичной проводимости (Tardieu, Davies, 1993; Matzner, Comstock, 2001; De Silva et al., 1985; Davies, Zhang, 1991; Gowing et al., 1993; Mansfield, McAinsh, 1995). В частности была предпринята попытка отбора растений на засухоустойчивость по их способности быстро накапливать АБК и закрывать устьица (Quarrie, 1999). Однако закрытие устьиц нарушает газообмен, фотосинтез и, как следствие, должно приводить к снижению продуктивности растений (Fisher et al., 1986; Чернядьев, 1993; Jones, 1998). Вероятно, по этой причине отбор растений по их способности быстро закрывать устьица привел к противоречивым результатам (Fischer et al., 1998; Quarrie et al., 1999). Альтернативный способ обеспечения оводненности растений заключается в увеличении притока воды из корней. Известно, что растения с хорошо развитой корневой системой более устойчивы к засухе (Альтергот и др., 1976; Blum, Sullivan, 1993). Но, вместе с тем, затраты пластических и энергетических ресурсов на развитие корневой системы снижают способность растения обеспечивать быстрый рост листьев и формировать фотоассимилирующую поверхность (Bolanos et al., 1993). Другая возможность повышения притока воды из корней заключается в снижении сопротивления тканей растений движению воды (иными словами, в увеличении гидравлической проводимости). Известно, что гидравлическая проводимость в растении может увеличиваться в ответ на возросший транспирационный запрос (Steudle, Peterson, 1998). Открытие специализированных водных каналов, регулирующих проницаемость клеточных мембран для воды (Chrispeels, Maurel, 1994; Kjellbom et al., 1999), стало стимулом для пристального внимания исследователей к проблеме регуляции гидравлической проводимости у растений. Одним из подходов в

решении проблемы регуляции водного обмена у растений может быть сравнение реакции растений нескольких сортов, отобранных для возделывания в разных климатических условиях. Их изучение расширяет представление о возможных вариантах реагирования растений на возрастание дефицита воды в окружающей среде и может быть полезным в поиске новых критериев для отбора засухоустойчивых форм.

В связи со сказанным, **цель данной работы** состояла в том, чтобы оценить относительную роль устьичной и гидравлической проводимости в регуляции водного обмена у различных генетических форм растений пшеницы и ячменя при увеличении дефицита воды в воздушной среде.

Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие **задачи**:

1. На одном из сортов растений пшеницы детально изучить влияние увеличения температуры воздуха на устьичную и гидравлическую проводимость, относительное содержание воды и рост растений растяжением.
2. Изучить динамику содержания АБК в растениях при повышении температуры воздуха для того, чтобы выявить возможную роль этого гормона в регуляции водного обмена при данном воздействии.
3. Исследовать роль транспорта АБК по флоэме и ксилеме в регуляции распределения гормона при повышении транспирационного запроса (нагреве воздуха).
4. Сравнить реакцию растений исходных и мутантных растений ячменя, отличающихся пониженной способностью синтезировать АБК, на повышение температуры воздуха.
5. Сопоставить реакцию растений нескольких сортов пшеницы на дефицит воды в воздухе в лабораторных и полевых условиях.
6. Сопоставить поведение устьиц растений разных сортов пшеницы со способностью формировать урожай в разных климатических и погодных условиях.

**Научная новизна.** Впервые не только в лабораторных, но и полевых условиях обнаружена контрастная реакция устьиц растений разных сортов пшеницы на повышение дефицита воды в воздухе. В полевых условиях пока-

зано, что на фоне высокой влажности почвы закрытие устьиц в ответ на снижение относительной влажности воздуха характерно не для всех сортов: у растений сортов Безенчукская 139 и Ирень, устьичная проводимость не снижалась, а увеличивалась. Эта не описанная ранее особенность сортов коррелировала с их высокой урожайностью в отсутствие почвенной засухи. Эксперименты с мутантными растениями ячменя с пониженной способностью к синтезу АБК показали, что такие растения не могли поддерживать оводненность тканей при повышении температуры воздуха. Снижение способности мутантных растений поддерживать оводненность в этих условиях связано не с особенностью реакции их устьиц, а с регуляцией гидравлической проводимости корней. Это указывает на роль АБК в регуляции притока воды из корней в соответствии с транспирационным запросом. Показано, что быстрое накопление АБК в корнях растений при повышении температуры воздуха обусловлено как подавлением транспорта гормона из корней по ксилеме, так и активацией его притока из побега по флоэме.

**Практическая значимость работы.** Показано, что быстрое закрытие устьиц было характерно для растений, способных давать стабильный урожай при почвенной засухе, в то время как растения с высокой устьичной проводимостью были более урожайными в условиях с хорошо увлажненной почвой. Особенность устьичной реакции, которая проявляется как в лабораторных, так и в полевых условиях, может быть использована для целенаправленного подбора пар для скрещивания и отбора растений в популяции для создания сортов с заданными свойствами.

**Апробация работы.** Основные положения работы были представлены на 3-ей конференции «Иммуноанализ регуляторов роста в решении проблем физиологии растений, растениеводства и биотехнологии» (Уфа, 2000), 7-ой конференции молодых ботаников (Санкт-Петербург, 2000).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 5 работ.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, обзора литературы, описания методов исследования, результатов и их обсуждения, выводов и списка цитируемой литературы, включающего 182 наименования, в том числе 143 на английском языке. Работа изложена на 113 страницах машинописного текста, содержит 15 рисунков и 9 таблиц.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### Условия выращивания растений и проведения экспериментов

В качестве основного объекта исследований служили растения твердой яровой пшеницы (*Triticum durum L.*) сорта Безенчукская 139, яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum L.*) сортов Омская 20 и Ирень и Башкирская 26 и ячменя (*Hordeum vulgare L.*) сорта Steptoe и его мутантной формы Az 34 (Bacon et al., 1998.).

В лабораторных опытах объектом служили 7-8-дневные проростки. Температура воздуха и воды поддерживалась в пределах соответственно день/ночь 24/20°C (воздуха) и 22/18°C (воды). Во время эксперимента температуру воздуха повышали на 4 градуса с 24 до 28°C и поддерживали на этом уровне в течение 2 часов. Для подавления флоэмного транспорта основание побега фиксировали в кольце из тонкой трубки, через которую пропускали воду, охлажденную льдом.

Полевые исследования проводили на двух госсортоучастках (ГСУ), расположенных в Буздякском и Хайбулинском районах Республики Башкортостан. Первый из них находится в Предуральской степи. Это в целом благоприятная по влагообеспеченности зона для возделывания яровой пшеницы. Второй ГСУ находится в Зауральских степях, подверженных воздействию частых засух и суховеев. Кроме того, эксперименты проводили на опытных полях БашНИИСХ РАСХН, расположенных в Чишминском районе, близком по климатическим условиям к Буздякскому району. Уровень обеспеченности растений влагой оценивали по гидротермическому коэффициенту (ГТК), а отзывчивость растений на данный фактор - по величине урожая зерна.

Осмотический потенциал растительных тканей и ксилемного сока оценивали с помощью криоскопа-осмометра (Гусев, 1960). Транспирацию определяли весовым методом. Для измерения устьичной проводимости был использован порометр (МК-Delta T, UK) равновесного типа с непрерывным потоком воздуха. Измерение относительного содержания воды (ОСВ) и содержания воды (СВ) проводили согласно методике, описанной Pardossi et al. (1992). Для регистрации скорости роста листа использовали аналоговый индуктивный электромеханический датчик перемещений (Дедов, 1997). Для

измерения растяжимости листа подвешивали дополнительный груз массой 2 г к коромыслу датчика роста.

Гидравлическую проводимость растений рассчитывали по аналогии с законом Ома по формуле:  $L_{p_r} = J_v / \Delta \Psi \pi$  (Carvajal et al., 1996). где  $L_{p_r}$  – гидравлическая проводимость корней растений ( $\text{мг} \times \text{час}^{-1} \times (\text{г сырого массы корня})^{-1} \times \text{МПа}^{-1}$ ),  $J_v$  – объемный поток ксилемного экссудата через корни ( $\text{мг} \times \text{час}^{-1} \times (\text{г сырого веса корня})^{-1}$ ),  $\Delta \Psi \pi$  - разность осмотических потенциалов между питательной средой и ксилемным экссудатом (МПа). Для определения объемного потока через корни ( $J_v$ ) большую часть побега срезали. Отделенную корневую систему через оставшееся основание побега соединяли с тонким стеклянным капилляром с помощью силиконовой трубки. Вес ксилемного сока, собранного в течение 2,5 ч, определяли на аналитических весах по разнице веса капилляра вместе с трубочкой до и после сбора сока.

Экстракцию АБК из аликвоты водного остатка спиртового экстракта проводили по модифицированной схеме с уменьшением объема (Veselov et al., 1992). Содержание АБК определяли с помощью иммуноферментного анализа (Kudoyarova et al., 1998). Ксилемный экссудат для определения гормонов собирали на приборе с вакуумным насосом (Веселова, 2003).

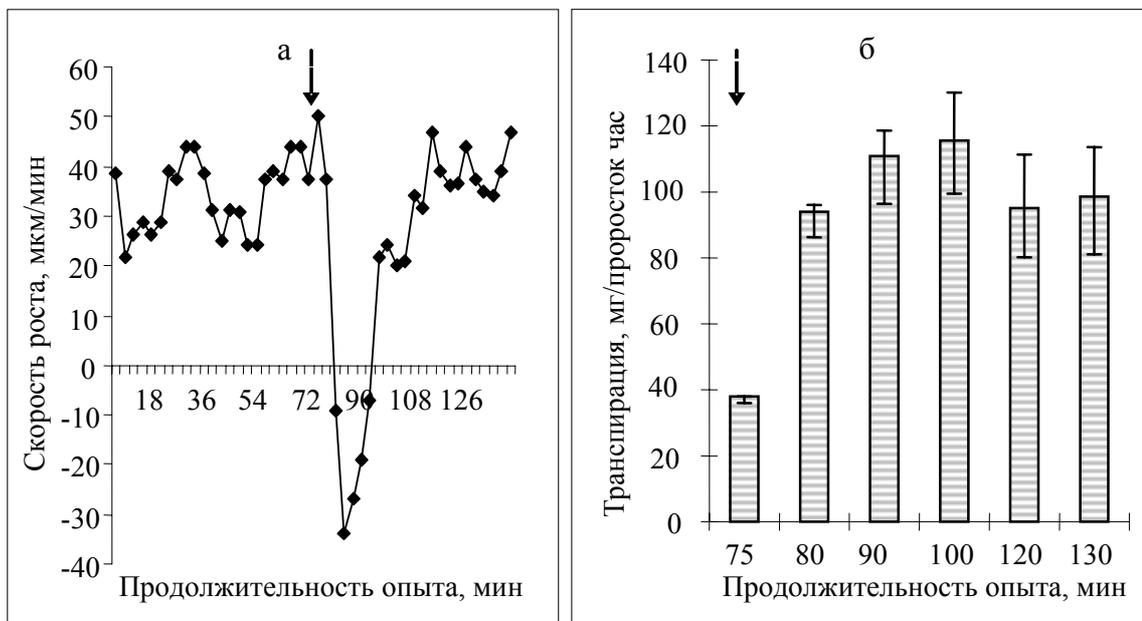
Статистическую обработку проводили по стандартным программам. На рисунках и в таблицах приведены средние значения и их ошибки.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### **Торможение роста растяжением листа растений пшеницы при повышении температуры воздуха как показатель дефицита воды в растении.**

На начальном этапе нашей работы эксперименты проводили с растениями сорта твердой пшеницы Безенчукская 139. Как видно из рис. 1, повышение температуры воздуха на 3-4 °С в течение нескольких минут приводило к прекращению роста листьев пшеницы. Сравнение рис. 1а и 1б позволяет заметить, что эта ростовая реакция совпадала с возрастанием скорости транспирации. Быстрые изменения скорости роста листьев растений могут быть показателем оводненности побега. Увеличение транспирационных потерь нарушает сбалансированность скорости испарения воды с ее притоком из корней и приводит к снижению водного потенциала листьев. О том, что это

было действительно так, свидетельствуют результаты измерения относительного содержания воды (ОСВ). Повышение температуры воздуха привело к снижению ОСВ с 94 до 88 %. Детальный анализ ростовой кривой позволяет обнаружить еще одно свидетельство того, что ростовая реакция растений является удобным индикатором водных отношений.



**Рис. 1** Изменение скорости роста первого листа (а) и скорости транспирации (б) 7-8 дневных растений пшеницы сорта Безенчукская 139 при повышении температуры на 3-4°С градуса. Стрелкой обозначено повышение температуры.

Как видно из кривой (рис. 1а), непродолжительное время после повышения температуры наблюдалось сжатие листа. Это говорит о возможном падении тургора клеток. Затем через 20 мин после начала повышения температуры рост листа пшеницы возобновлялся, и через 30-40 мин его скорость была уже не ниже исходной. При этом уровень транспирации оставался высоким (рис. 1б). Поскольку в данной работе нас интересовал водный обмен растений, а ростовую реакцию мы рассматриваем как один из его показателей, важно было убедиться в том, что восстановление роста было связано именно с восстановлением оводненности тканей растений.

В процессе роста растяжение клеток происходит под действием тургора, который поддерживается разностью осмотических потенциалов между растущей клеткой и апопластом (Мелещенко, 1998). Поэтому можно было думать, что восстановление роста листа было связано с накоплением осмоти-

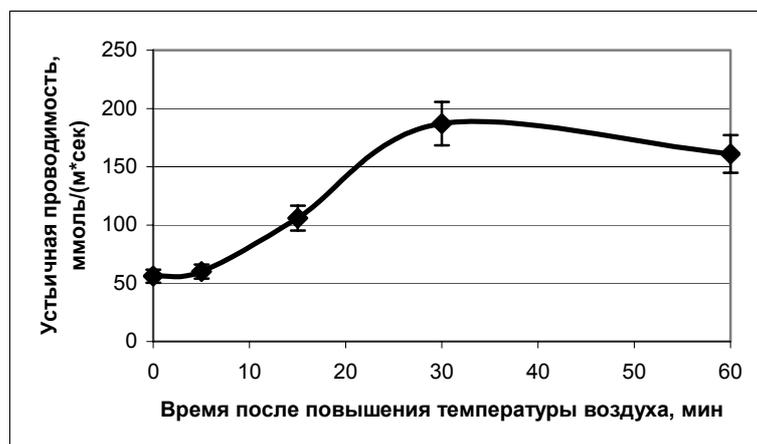
чески активных соединений в клетках. Однако, в период, когда мы наблюдали полное восстановление скорости роста листа до исходного уровня, осмотический потенциал клеточного сока из зоны роста листа не отличался от исходного (-1,1 МПа в обоих случаях), что исключает осмотические эффекты из списка основных факторов, которые могли обеспечить возобновление роста листа при дефиците воды.

После повышения температуры ОСВ в листьях сначала снижалось, а затем начинало возрастать и почти достигало исходного уровня, что совпадало с возобновлением роста листа (рис. 2). Эти данные подтверждают, что возобновление роста при повышении температуры так же, как и первоначальное его прекращение, было обусловлено изменением доступности воды.

За счет чего могло возрасти ОСВ? Это могло произойти благодаря закрытию устьиц и снижению транспирации. Однако, как видно из рис. 1б, скорость транспирации сохранялась на уровне выше исходного на протяжении всего эксперимента. При этом, против ожидания, устьичная проводимость не уменьшалась, а, наоборот, увеличивалась (рис. 3).



**Рис. 2.** Изменение относительного содержания воды (ОСВ) в листьях 7-8-дневных растений пшеницы сорта Безенчукская 139 при повышении температуры воздуха на 3-4 °С



**Рис. 3.** Динамика устьичной проводимости первого листа 7-8 дневных растений пшеницы сорта Безенчукская 139 при повышении температуры на 3-4 °С

Оводненность побега на фоне высокой транспирации могла восстанавливаться за счет увеличения притока воды из корней. Как видно из табл. 1, поток воды из корней растений, которые перед отделением корней испытали температурное воздействие, был в 2 раза выше исходного. Расчет гидравлической проводимости показал, что она увеличилась более чем в 2 раза. Этого вполне достаточно, чтобы объяснить двукратное увеличение притока воды из корней при повышении температуры.

Таблица 1.

Скорость потока ксилемного экссудата ( $J_v$ ) из корней пшеницы, разница осмотического давления между ксилемой ( $\pi_{кс}$ ) и питательной средой ( $\pi_{х-а}$ ) (10% Хогланда-Арнона), и гидравлическая проводимость корней ( $L_{pr}$ ) до и после повышения температуры воздуха

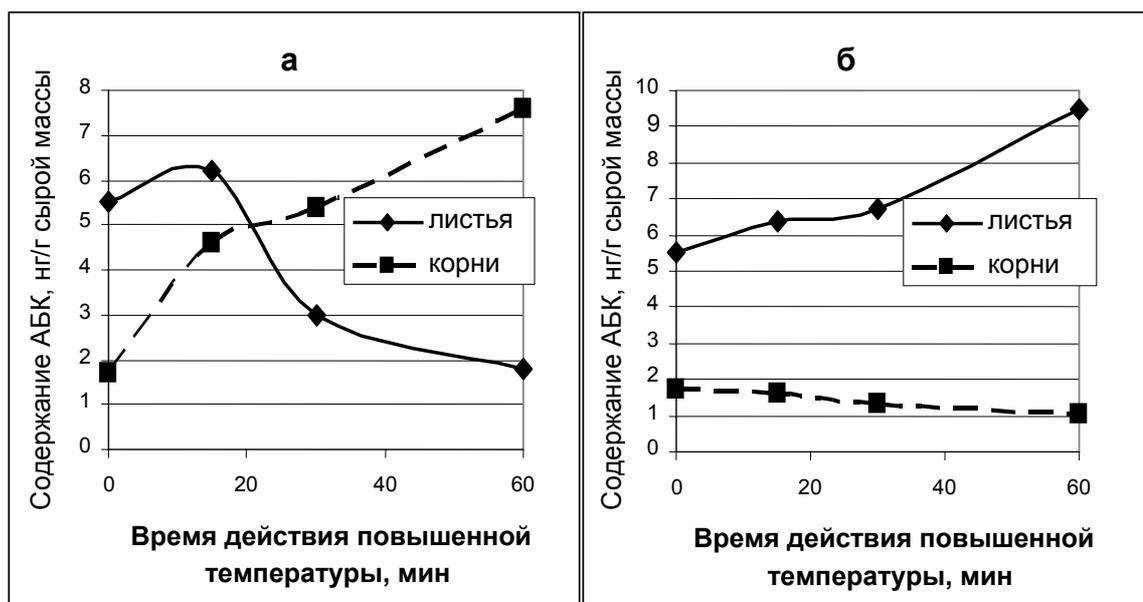
Время воздействия, мин	$J_v$ , $мг \times г^{-1} \times ч^{-1}$	$(\pi_{кс} - \pi_{х-а}) \times 10^{-3}$ , МПа	$L_{pr}$ , $мг \times ч^{-1} \times г^{-1} \times МПа^{-1}$
0	21 $\pm$ 3	35 $\pm$ 2	598 $\pm$ 86
30	32 $\pm$ 4	20 $\pm$ 1	1608 $\pm$ 176

Таким образом, наши результаты свидетельствуют о том, что гидравлическая проводимость корней может быстро возрасть, и это является основным механизмом, который позволяет компенсировать возросшие транспирационные потери и восстановить баланс между потерей и поглощением воды и обеспечить сохранение оводненности тканей растений при повышении температуры воздуха.

Важно было понять, участвует ли АБК в регуляции этой реакции. Как видно из рис. 4а, в побегах ее содержание уменьшалось, в то время как в корнях наблюдалось накопление гормона. По данным литературы хорошо известна способность АБК закрывать устьица (Mansfield, McAinsh, 1995). Это дает основание предполагать, что снижение ее содержания в побегах растений в наших экспериментах могло обеспечивать открытие устьиц. Данные литературы (Hose et al, 2000) и наши собственные результаты (приводятся в диссертации) позволяют также предполагать участие АБК в регуляции гидравлической проводимости. Поэтому важно было выяснить, каким образом регулировалась концентрация этого гормона в растении. Одной из причин изменения распределения АБК между побегом и корнем при повышении

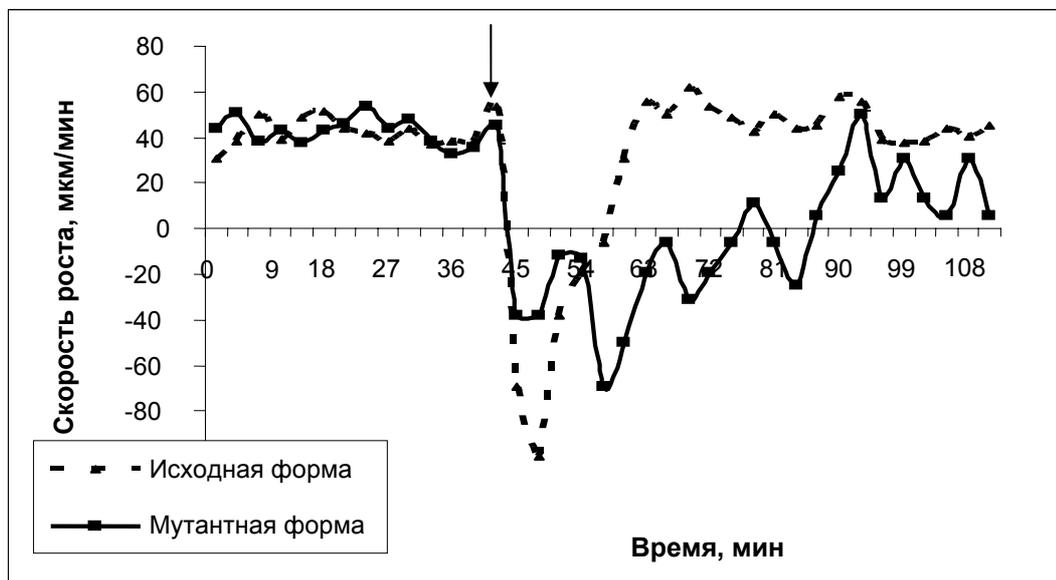
температуры воздуха было двукратное уменьшение притока АБК из корней (данные приводятся в диссертации). Кроме того, важную роль играл поток АБК по флоэме. Из рисунка 4б видно, что подавление флоэмного транспорта предотвращало накопление АБК в корнях. Вместо этого мы наблюдали ее накопление в побеге. Эти результаты свидетельствуют о том, что дополнительным источником повышенного содержания гормона в корнях растений пшеницы при повышении температуры воздуха был его приток из побега с флоэмным соком. Таким образом, результаты изучения динамики распределения АБК у растений пшеницы при повышении температуры позволяют предполагать участие этого гормона в регуляции как устьичной проводимости через изменение концентрации АБК в листьях, так и гидравлической - через накопление этого гормона в корнях. Способность АБК повышать гидравлическую проводимость проявлялась в опытах с экзогенным гормоном (данные приводятся в диссертации).

Для того чтобы с большей уверенностью говорить об участии АБК в регуляции водного обмена при повышении температуры, были проведены опыты с мутантными растениями ячменя, у которых способность к синтезу АБК была снижена по сравнению с исходной формой.



**Рис. 4. Влияние повышенной температуры воздуха на содержание АБК в побегах и корнях растений пшеницы сорта Безенчукская 139.**  
**а – контрольные растения с ненарушенным флоэмным транспортом; б – растения, у которых транспорт по флоэме был подавлен путем охлаждения основания побега.**

Смена объекта (пшеницы на ячмень) была обусловлена тем, что для растений пшеницы не известны мутанты с пониженной способностью к синтезу АБК, в то время как такой мутант ячменя оказался в нашем распоряжении.



**Рис. 5.** Влияние повышения температуры воздуха на 3-4<sup>0</sup>С на скорость роста проростков ячменя.

На первом этапе работы с растениями ячменя необходимо было проверить, как они реагируют на повышение температуры. В отличие от исходной формы, у которой рост возобновлялся через 20 мин после начала нагрева, у мутантных растений сжатие листа продолжалось около часа (рис. 5). Относительное содержание воды у них также было ниже исходного через 40 мин после повышения температуры воздуха (табл. 2) В это же время содержание воды в листьях исходной формы ячменя было не ниже, чем до повышения температуры. Эти результаты указывают на то, что мутантные растения ячменя с пониженным синтезом АБК отличались слабой способностью к восстановлению роста и оводненности листьев (табл. 2).

**Таблица 2**

**Относительное содержание воды (%) у растений ячменя при повышении температуры воздуха (ошибка средней составляет 0,5 %).**

Время, мин	Относительное содержание воды (%)	
	Исходная форма	Мутантная форма
0	91	91
40	89	85

Поскольку у мутантных растений был дефицит АБК, а этот гормон стимулирует закрытие устьиц, можно было предполагать, что неспособность мутантных растений поддерживать рост и оводненность при повышении температуры объясняется тем, что у них устьица не закрываются.

**Таблица 3**

**Устьичная проводимость ( $\text{ммоль} \times \text{м}^{-2} \times \text{с}^{-1}$ ) растений ячменя до и после повышения температуры воздуха.**

Формы	Время измерения	
	До повышения температуры	После возобновления роста при нагреве воздуха
Исходная	57±6	165±11
Мутантная	199±9	290±8

Однако, как видно из табл. 3, реакция устьиц растений исходного сорта ячменя на повышение температуры была такой же, как и у растений пшеницы (их проводимость увеличивалась). Наиболее яркое отличие мутантных растений заключалось в более высокой устьичной проводимости по сравнению с исходными как до, так и после температурного воздействия. Она была более чем в 3 раза выше, чем у исходной формы. При этом мутантные растения отличались пониженным содержанием воды в листьях (91 и 89 % у исходной и мутантной формы, соответственно). Более высокую устьичную проводимость мутантных растений по сравнению с исходной формой можно объяснить их пониженной способностью к синтезу АБК, что еще раз подтверждает роль данного гормона в регуляции устьичной проводимости. Вместе с тем, исходные растения ячменя поддерживали оводненность при повышении температуры не за счет закрытия устьиц. Устьица у них, наоборот, открывались при данном воздействии. Поэтому неспособность мутантных растений поддерживать оводненность при повышении температуры воздуха не была связана с работой их устьиц. Эти результаты свидетельствуют в пользу предположения об участии АБК в регуляции гидравлической проводимости.

**Реакция устьиц разных сортов растений пшеницы на увеличение транспирационного запроса как диагностический признак в селекции на засухоустойчивость.**

Особенности водного обмена могут быть видо- и сортоспецифичны. Поэтому оценка способности растений поддерживать водный обмен должна играть важную роль в селекционном процессе. Анализ данных литературы показывает, что авторы делали акцент на способность растений быстро закрывать устьица при дефиците воды (Quarrie et al, 1999). Поскольку в результате закрытия устьиц уменьшается потеря воды за счет транспирации, предполагалось, что этот механизм должен обеспечивать засухоустойчивость растений.

Исследование реакции растений твердой пшеницы сорта Безенчукская 139 на повышение температуры воздуха показало, что эти растения не закрывали устьица при повышении транспирации, а поддержание оводненности листьев у них достигалось за счет увеличения притока воды из корней в результате снижения гидравлического сопротивления. Цель данного фрагмента нашей работы состояла в том, чтобы сопоставить результаты оценки устьичной проводимости и транспирации нескольких сортов растений пшеницы в лабораторных и полевых условиях с данными по их урожайности в течение нескольких лет, различавшихся по количеству выпавших осадков, в районах с различными климатическими условиями. Мы предполагали найти связь между способностью растений быстро закрывать устьица или поддерживать их открытыми и их урожайностью в условиях разной влагообеспеченности.

На первом этапе нашей работы с растениями разных сортов реакция на повышение температуры воздуха была изучена в лабораторных условиях. Наблюдения показали, что данное воздействие оказывало неоднозначное влияние на скорость транспирации у исследуемых сортов (рис. 6). У растений сорта Ирень, созданного для условий высокой влагообеспеченности (Красноуфимская селекционная станция), отмечалось повышение транспирации вплоть до самого окончания воздействия повышенной температуры. В менее выраженной форме, до 40 мин экспозиции при повышенной температуре, подобная ответная реакция отмечалась и у растений сорта Омская 20 с последующим падением транспирации до исходного уровня. У растений сор-

та Казахстанская 10 в лабораторных условиях мы не обнаружили резких изменений транспирации при повышении температуры воздуха.

Под влиянием повышения температуры изменялась и устьичная проводимость растений (табл. 4).

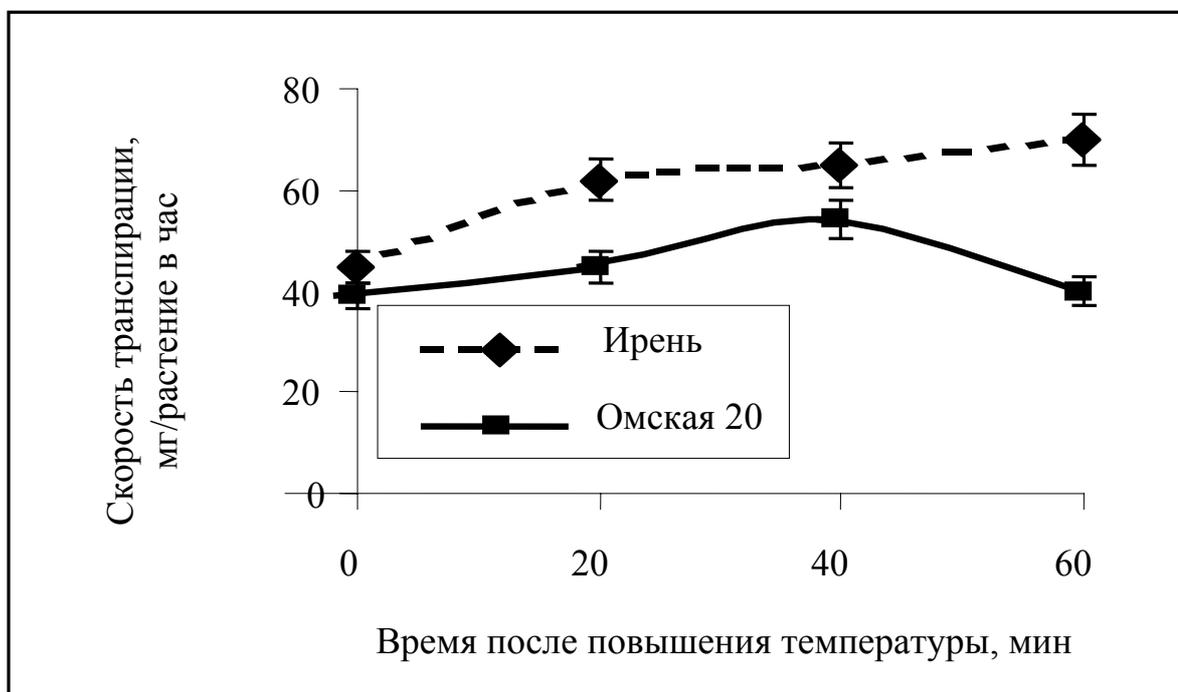


Рис. 6. Динамика скорости транспирации при повышении температуры воздуха в лабораторных условиях у 7-8-дневных растений разных сортов мягкой пшеницы.

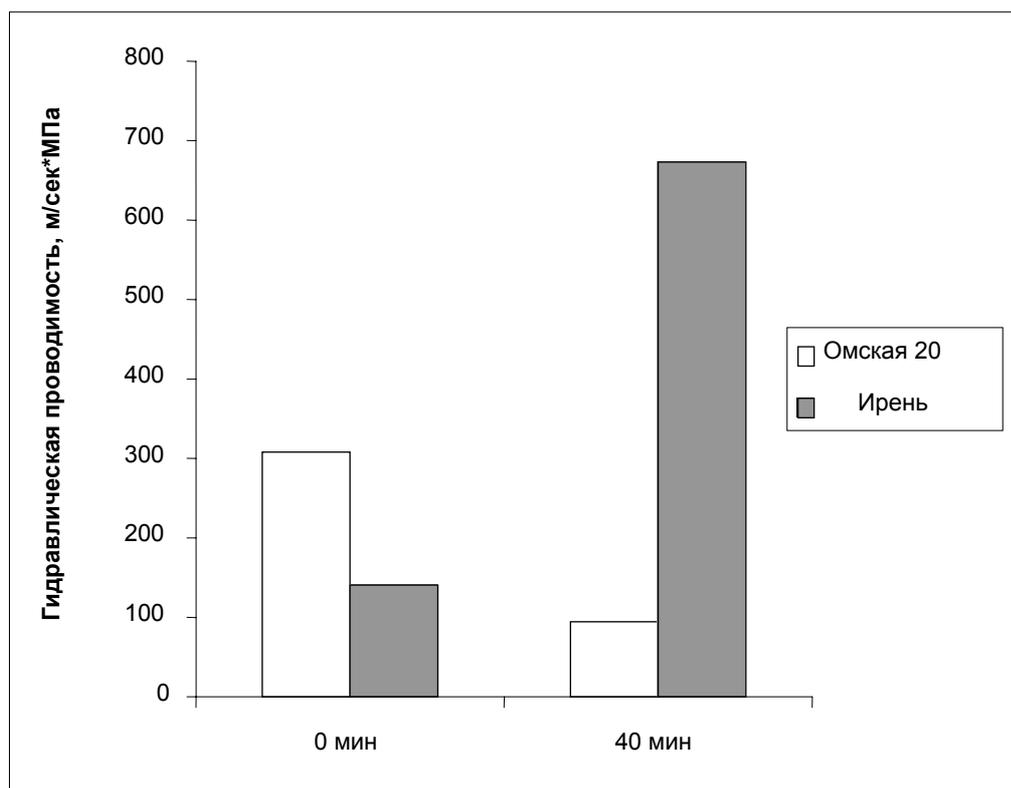
Таблица 4.

Устьичная проводимость листьев проростков пшеницы разных сортов при повышении температуры воздуха.

Сорт	Устьичная проводимость, ммоль×м <sup>-2</sup> ×с <sup>-1</sup> (n=10)		
	0 мин (контроль)	20 мин	60 мин
Омская 20	65,6±6,0	52,6±5,5	42,1±5,2
Ирень	37,7±4,0	41,6±4,5	61,5±6,0

Характер ее изменений у растений данных сортов был различным. У растений сорта Омская устьичная проводимость монотонно снижалась (за первые 20 минут – на 15 %, а к 60 минуте была ниже исходной уже на 30 %). У растений сорта Ирень, наоборот, нагрев воздуха приводил к возрастанию устьичной проводимости (на 20 и 50 % через 20 и 60 минут после начала воздействия соответственно), что согласуется с все возрастающей в течение эксперимента интенсивностью транспирации (рис. 6). Повышенный расход воды

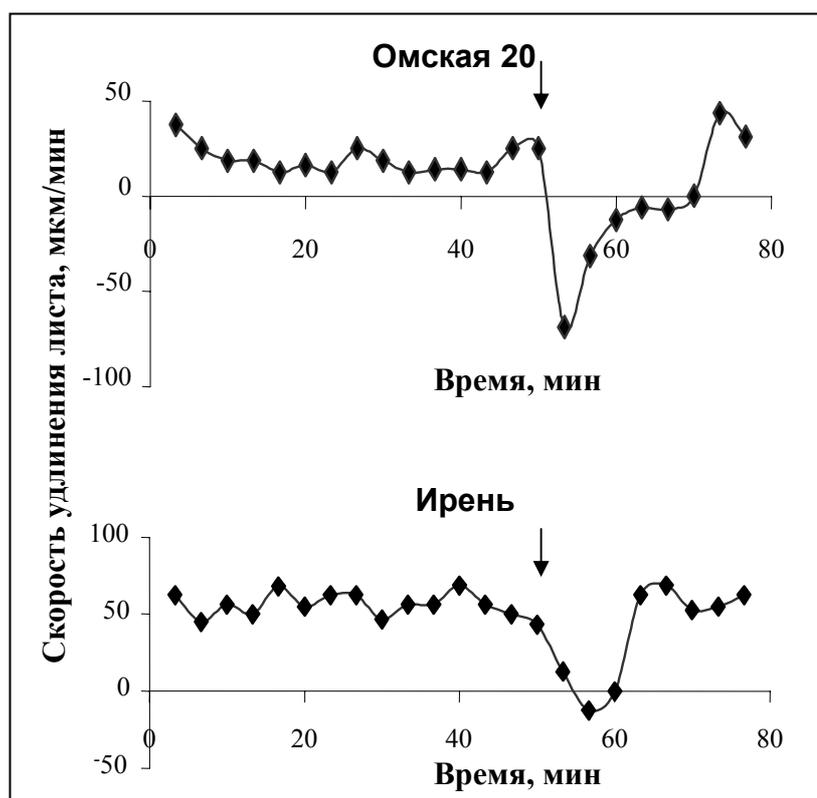
растениями данного сорта мог быть скомпенсирован за счет усиления поступления воды в побег из корневой системы. Измерение гидравлической проводимостью корней выявили существенные сортовые различия в динамике данного показателя (рис. 7). Повышение температуры воздуха приводило к значительному возрастанию гидравлической проводимости корней у растений сорта Ирень, чего не наблюдалось у растений сорта Омская 20.



**Рис. 7.** Гидравлическая проводимость у различных сортов пшеницы до и после 40 минут повышения температуры воздуха на 3-4°C.

Возрастание транспирации приводит к дисбалансу между поглощением воды и ее потерей, в результате увеличивается дефицит воды в растении, подавляя процесс роста. О том, что это так, свидетельствуют результаты регистрации скорости роста листьев растений в наших лабораторных экспериментах. Повышение температуры воздуха приводило к прекращению роста и сжатию первого листа, которое было более явно выражено у растений сорта Омская 20 и менее заметно у растений сорта Ирень (рис. 8). Однако через 30-40 минут у растений обоих сортов рост листа возобновлялся со скоростью не ниже исходной, что указывает на то, что растениям удалось восстановить оводненность, очевидно, путем восстановления баланса между поглощением

и потерей воды. Анализ данных по устьичной и гидравлической проводимости позволяет понять, каким образом это достигается.



**Рис. 8.** Изменение скорости роста проростков пшеницы сортов Омская 20 и Ирень при повышении температуры воздуха на 3-4<sup>0</sup>С.

Важно то, что один и тот же результат (восстановление баланса между поглощением и потерей воды) достигался разными путями у растений двух изученных сортов. Растения сорта Омская 20 закрывали устьица, что приводило к снижению у них транспирации до исходного уровня к концу первого часа температурного воздействия. В тех же условиях у растений сорта Ирень, наоборот, устьичная проводимость возрастала и транспирация не только не снижалась, а продолжала расти. Данные по гидравлической проводимости указывают на то, что это достигалось за счет уменьшения сопротивления потоку воды из корней, которое обеспечивало увеличение ее потока в побег. Таким образом, наши результаты соответствуют данным литературы о том, что в некоторых случаях гидравлическая проводимость может меняться в соответствии с транспирационным запросом (Stuedle, Peterson, 1998). Важно то, что, по нашим данным, это может происходить достаточно быстро. Интересно, что и у растений сорта Омская 20 гидравлическая проводимость также

изменялась в соответствии с транспирационным запросом (в данном случае она снижалась параллельно со снижением устьичной проводимости и транспирации). Эти данные соответствуют данным литературы о существовании механизма, который координирует изменения устьичной и гидравлической проводимости у растений (Steudle, Peterson, 1998).

Важно было убедиться, что различия в поведении устьиц проявляются не только в лабораторных экспериментах при работе с проростками, которые выращивали в водной культуре, но и в полевых условиях у более взрослых растений.

**Таблица 5.**

**Устьичная проводимость ( $\text{ммоль} \times \text{м}^{-2} \times \text{с}^{-1}$ ) растений разных сортов пшеницы, выращенных в полевых условиях Чишминского опытного хозяйства**

Сорта	Дата проведения измерения (относительная влажность воздуха, %), 2005 г.	
	11 июня (80 %)	22 июня (40 %)
Ирень	418±3	547±5
Башкирская-26	468±4,5	361±3

У растений в фазе трубкования сортовые различия ярко проявлялись 22 июня на фоне пониженной относительной влажности воздуха. У растений сорта Ирень устьичная проводимость в этот день была в 1,5 -2 раза выше, чем у Башкирской 26. По сравнению с предыдущими измерениями, которые проводились на фоне более высокой относительной влажности воздуха 11 июня, устьичная проводимость у растений сорта Ирень возросла, а у растений сортов и Башкирская-26 - снижалась. Необходимо отметить, что влажность почвы 22 июня оставалась высокой после дождей, которые прошли во вторую декаду месяца. Поэтому сортовые различия в устьичной проводимости были обусловлены действием исключительно воздушной засухи.

Таким образом, растения изученных сортов реагировали на повышение температуры диаметрально противоположным образом: растения сорта Ирень открывали устьица и одновременно увеличивали приток воды из корней, а растения сорта Омская 20 и Башкирская 26 – закрывали устьица. На первый взгляд обе реакции должны были приводить к одному и тому же результату: восстановлению оводненности побега и роста растяжением. Однако в отдаленной перспективе эти два типа реакции должны были привести к не-

одинаковым последствиям. Закрытие устьиц позволяет растению экономить воду, уменьшая ее расход на транспирацию. Вместе с тем, закрытие устьиц нарушает газообмен, что должно отрицательно сказаться на фотосинтезе и, в конечном итоге, - на урожайности растений (Jones, 1998). Поэтому способность растений быстро снижать гидравлическое сопротивление при возрастании транспирационного запроса имеет то преимущество, что поддерживает оводненность листьев, сохраняя устьица открытыми (Vysotskaya et al., 2004).

На основании данных литературы и результатов наших собственных исследований мы предположили, что различная реакция устьиц на повышение температуры может дать растениям преимущества в разных условиях произрастания. Быстрое закрытие устьиц должно быть выгодным в условиях сильной почвенной засухи, а способность растений поддерживать устьица в открытом состоянии – обеспечивать поддержание фотосинтеза и формирование хорошего урожая при достаточном содержании воды в почве.

Для того чтобы проверить правильность этого предположения, необходимо было проанализировать данные по урожайности растений с контрастной устьичной реакцией в различных условиях. С этой целью было проведено сравнение урожайности растений сортов Ирень и Башкирская 26 по результатам, полученным в Чишминском опытном хозяйстве в 2003 и 2004 гг., которые различались по уровню влагообеспеченности. Кроме того, были проанализированы данные по урожайности растений сортов Ирень и Омская 20, полученные в 2001 г. на Госсортоучастках (ГСУ), контрастных по уровню влагообеспеченности.

Как видно из данных ГТК (гидротермический коэффициент), Буздякский район отличается более высокой влагообеспеченностью, чем Хайбулинский, что ярко проявилось в 2001 г. (табл. 6). На фоне нормальной увлажненности растения сорта Ирень отличались более высокой урожайностью. Урожайность растений обоих сортов была ниже в более засушливом районе. Однако степень снижения урожайности под влиянием засухи была выражена сильнее у растений сорта Ирень по сравнению с растениями сорта Омская 20. В результате в Хайбулинском районе урожайность была выше у растений сорта Омская 20 по сравнению с сортом Ирень.

Таблица 6.

Данные гидротермического коэффициента (ГТК) (средние значения за май-июль) и урожай зерна сортов на госсортучастках (ГСУ) в 2001 г.

ГСУ	ГТК	Урожайность, ц/га	
		Ирень	Омская 20
Буздякский	1.38	29.5±1,1	27.7±1,0
Хайбуллинский	0.41	20.8±0,7	22.2±0,8

Отзывчивость сортов на уровень обеспеченности растений влагой оценивалась также в полевых условиях Чишминского опытного хозяйства (табл. 7).

Таблица 7.

Урожайность зерна (ц/га) сортов яровой пшеницы в Чишминском опытном хозяйстве в контрастные по ГТК годы (данные представлены Чишминским ОПХ БашНИИСХ РАСХН).

Год	ГТК в мае	Сорта	
		Ирень	Башкирская 26
2003	2,0	25,0±1,1	21,8±1,0
2004	0,33	16,8±0,7	17,6±0,8

Для экспериментов в Чишминском опытном хозяйстве вместо сорта Омская 20 использовали сорт Башкирская 26, устьица которого реагировали сходным образом, что и растения сорта Омская 20, т.е. закрывались при снижении относительной влажности воздуха. Для сравнения взяты результаты 2003 и 2004 гг. Эти года различались по степени влагообеспеченности в начале вегетационного периода (табл. 7).

В условиях отсутствия почвенной засухи сорт Ирень заметно превосходил по урожаю зерна Башкирскую 26. Однако засуха приводила к более резкому снижению урожая данного сорта, чем это происходило у Башкирской 26 (на 30 %, и на 20 % соответственно).

При нормальной влагообеспеченности растения сорта Ирень оказались более урожайными, чем остальные сорта. Таким образом, подтвердился наш прогноз, что способность растений этого сорта поддерживать устьица открытыми за счет увеличения притока воды из корней, может обеспечивать высокий уровень фотосинтеза и урожайности при достаточном содержании воды в почве. Вместе с тем, такая особенность устьичной реакции растений могла привести к их большей уязвимости при почвенной засухе, что и проявилось в

более резком снижении их урожайности в засушливых условиях по сравнению с остальными сортами. Результаты наших экспериментов соответствуют данным литературы о том, что растения с высоким уровнем транспирации проявляли высокую урожайность в условиях полива (Lu et al., 1998).

Растения сортов Омская 20 и Башкирская 26 наоборот были более устойчивыми к недостатку влаги. Их урожайность при снижении оводненности снижалась в меньшей степени, чем у растений сорта Ирень. Это также соответствовало нашему прогнозу, который был сделан на основе лабораторных экспериментов, которые показали способность растений этих сортов быстро закрывать устьица в ответ на возрастание транспирационного запроса, что позволяло им экономно расходовать воду. Отбор сортов пшеницы по способности срезанных листьев быстро закрывать устьица был описан в литературе (Quarrie et al., 1999). Однако корреляцию между устьичной проводимостью и урожайностью растений в отдельные годы не удавалось обнаружить (Fischer et al., 1998). Наши данные позволяют понять причину неоднозначности связи между устьичной проводимостью и урожайностью растений. Они указывают на необходимость проведения оценки устьичной проводимости в условиях достаточной влажности почвы.

Сравнение результатов лабораторных и полевых экспериментов свидетельствует о перспективности использования анализа реакции устьиц растений на уменьшение влажности воздуха в лабораторных и полевых условиях в качестве теста, который может быть полезен для получения более полной характеристики сортов. Оценка засухоустойчивости растений по их урожайности в полевых условиях требует многолетних испытаний. Предложенный нами подход позволяет подбирать сорта для скрещивания, анализируя их устьичную реакцию непосредственно в поле в течение одного вегетационного периода, и в дальнейшем отбирать растения в популяции гибридных растений, что может способствовать ускорению селекционного процесса.

Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют о способности растений быстро реагировать на действие такого важного экологического фактора как влажность воздуха. Важную роль в этой реакции играет АБК, которая влияет не только на устьичную, но и гидравлическую прово-

димось. Характер реакции растений на влажность воздуха определяет приспособленность растений к обитанию в определенных климатических условиях.

### **Выводы.**

1. Установлено, что у растений сортов яровой пшеницы поддержание водного баланса и роста побега при дефиците воды в воздухе достигается за счет разных механизмов: у одних путем закрытия устьиц (Омская 20, Башкирская 26), у других (Ирень, Безенчукская 139) – повышения гидравлической проводимости и притока воды из корней.

2. Впервые показано, что сортовые особенности устьичной реакции проявляются не только у проростков в условиях гидропоники, но и у растений в фазе кущения и трубкования, выращенных в поле.

3. Анализ устьичной реакции растений может быть использован в качестве диагностического признака: растения, способные поддерживать транспирацию при воздушной засухе, дают хороший урожай при высокой влажности почвы, растения, склонные быстро закрывать устьица в этих условиях - более засухоустойчивы.

4. Выявлено, что накопление АБК в корнях, коррелирующее с увеличением гидравлической проводимости растений, обусловливается усилением притока гормона из побега по флоэме и снижением его загрузки в ксилему.

5. Показано, что мутантные растения ячменя с пониженной активностью синтеза АБК не способны быстро восстанавливать рост и поддерживать оводненность побега при дефиците воды, что обусловлено не только нарушением у них регуляции устьичной проводимости, но и притока воды из корней. Это подтверждает роль АБК в адаптации к неблагоприятным экологическим факторам.

### **Список работ, опубликованных по материалам диссертации:**

1. Митриченко А.Н., Веселова С.В., Иванов Е.А., Дедов А.В., Веселов Д.С., Фархутдинов Р.Г. Влияние повышения температуры воздуха на рост, содержание гормонов и водный режим проростков пшеницы. Докл. конф. «Иммуноанализ регуляторов роста в решении проблем физиологии растений, растениеводства и биотехнологии». Уфа, 2000. – С. 122–126.
2. Митриченко А.Н., Веселова С.В., Иванов Е.А., Веселов Д.С., Фархутдинов Р.Г. Влияние увеличения температуры на транспирацию, скорость роста листьев и содержание гормонов в проростках пшеницы. Тезисы 7-й молод. конф. ботаников. – СПб., 2000. – С. 136.
3. Иванов Е.А., Фархутдинов Р.Г., Веселов Д.С., Золотов А.Л., Никонов В.И., Трапезников В.К., Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р. Реакция устьиц растений разных сортов пшеницы на увеличение транспирационного запроса как диагностический признак в селекции на засухоустойчивость. Вестник Башкирского университета. 2005. №1. 65-68.
4. Иванов Е.А., Фархутдинов Р.Г., Веселов Д.С., Золотов А.Л., Никонов В.И., Трапезников В.К., Фаизов Р.Г., Кудоярова Г.Р. Изменение устьичной проводимости растений разных сортов яровой мягкой пшеницы при увеличении дефицита воды в воздухе как диагностический признак в селекции на засухоустойчивость. Сельскохозяйственная биология. 2007, № 1 (в печати).
5. Кудоярова Г.Р., Веселов Д.С., Фаизов Р.Г., Веселова С.В., Иванов Е.А., Фархутдинов Р.Г. Реакция устьиц на изменение температуры и влажности воздуха у растений сортов пшеницы, районированных в контрастных климатических условиях. Физиология растений. 2007, №1, Т. 54. С. 54-58 (в печати).