

Н.В. Терлецкая^{1,2}, Н.А. Алтаева^{1,3}, У. Ережетова²

¹ *Институт биологии и биотехнологии растений, Алматы, Казахстан*

² *Казахский национальный университет имени аль-Фараби, Алматы, Казахстан*

³ *Центральная лаборатория биоконтроля, сертификации и предклинических испытаний, Алматы, Казахстан*

(E-mail: teni02@mail.ru, daizy-c@mail.ru, erezhetkyzy@mail.ru)

Влияние засухи на функционирование фотосинтетического аппарата флагового листа у аллоплазматических линий, полученных в результате межвидовых скрещиваний пшеницы

Аннотация: Недостаток влаги является ключевым стрессором в условиях глобального изменения климата. Целью работы был анализ изменения фотосинтетических параметров флагового листа аллоплазматических линий пшеницы, полученных в результате межвидовых скрещиваний, при воздействии засухи. Спектрофотометрически в спиртовых экстрактах определяли содержание хлорофилла и каротиноидов у флагового листа аллолиний и родительских форм пшеницы, выращенных в полевых условиях и подвергнутых индуцированной засухе на стадии колошения сразу после опыления. Произведен анализ содержания воды в листовых пластинках. С помощью РАМ-флуориметра изучена фотосинтетическая активность флагового листа. Показано, что содержание хлорофилла при засухе отрицательно коррелирует с содержанием воды во флаговом листе, а величину таких показателей интенсивности фотосинтеза, как Fv/Fm, Y(II) и Y(NPQ), ограничивает именно снижение водного потенциала. Выявлены корреляционные зависимости значений фотосинтетических параметров при засухе с показателями продуктивности. На основании проведенных экспериментов выделена наиболее засухоустойчивая аллолиния D-41-05.

Ключевые слова: пшеница, аллоплазматические линии, засухоустойчивость, фотосинтез.

DOI: <https://doi.org/10.32523/2616-7034-2019-129-4-58-68>

Введение. Среди ряда абиотических стрессов, с которыми на протяжении вегетации может столкнуться растение, водный стресс (засуха) является наиболее распространенным. Засуха может повредить растение и на стадии всходов, и в цветении, и во время формирования зерна, - на любом этапе жизненного цикла, приводя к потерям урожая. Проблема засухоустойчивости сложна и неоднозначна. Так, физиологическая устойчивость к засухе требует, чтобы растение сохраняло свою жизнеспособность, могло производить минимальное количество семян или просто выживало, в то время как агрономическая устойчивость требует сохранения в неблагоприятных условиях экономически значимого урожая [1]. При этом достаточная гидратация листьев не обязательно связана с агрономической засухоустойчивостью, но является критической для физиологической толерантности, отражая баланс между подачей воды к ткани листьев и скоростью транспирации [2-4]. Засуха является важным фактором, ответственным не только за ингибированный рост и снижение оводненности растений с сопутствующим этому изменением клеточного гомеостаза и метаболизма, но и за снижение энергобаланса и фотосинтеза [5-8]. Фотосинтез является жизненно важным процессом, влияя на который засуха вызывает снижение скорости углеродной фиксации из-за уменьшения переноса электронов, а также усвоения углерода [5, 9]. Фотосинтетические реакции на засуху очень сложны; они зависят от интенсивности и продолжительности стресса, а также от стадии развития растений. Фотосинтетические реакции развивающихся и зрелых растений на водный стресс принципиально различны. У проростков, испытывающих осмотический стресс, существует возможность подавления биосинтеза хлорофилла и сокращения синтеза и сборки светосборных комплексов PSI и PSII, а также адаптации растений к тому, чтобы они не поглощали избыточный свет, что вредно. На поздних этапах онтогенеза в листьях уже образуются функциональные фотосинтетические комплексы, а водный стресс вызывает

образование АФК из-за избыточного поглощения света, что влияет на фотосинтетический аппарат [10].

У озимой пшеницы фотосинтез флагового листа вносит основной вклад в конечную сухую массу зерна. Понимание того, как флаг-лист реагирует на возникающий дефицит воды, особенно на этапе развития сразу после опыления, имеет непосредственное отношение к познанию продукционного процесса пшеницы. Мы считаем, что анализ различных по засухоустойчивости линий, полученных от межвидовых скрещиваний *T. aestivum* L. с *T. dicocum* Shuebl., являются весьма интересными для изучения работы фотосинтетического аппарата флагового листа пшеницы при засухе.

Материалы и методы. В качестве материала для исследований взяты виды *T. aestivum* L. (сорт Мироновская-808) и *T. dicocum* Shuebl. и девять аллоплазматических линий пшеницы, ранее полученных доктором Н.А. Хайленко от скрещиваний вида *T. aestivum* (сорт Мироновская-808) и вида *T. dicocum* с последующим многолетним отбором (F11).

Растительный материал выращивался в условиях полевого стационара НПЦ КазНИИЗиР (п.Алмалыбак). Экспериментальные растения были срезаны на стадии колошения сразу после опыления, перенесены в лабораторные условия и в течение 72 часов при температуре $26 \pm 2^{\circ}\text{C}$ и освещении 3000 люкс. экспонировались на 17,6% растворе сахарозы (вес/объем), наглядно дифференцирующих образцы по росту и накоплению био массы на проростках. Контролем служили растения, экспонируемые в аналогичных условиях температуры и освещения на воде.

Площадь листьев определяли весовым методом.

Общую оводненность листовых пластинок рассчитывали по формуле:

$$OB = (a - b) : a, \times 100\%, \quad (1)$$

где a – первоначальная масса листьев, мг; b – масса листьев после высушивания при 105°C , мг [11].

Содержание хлорофиллов a и b и каротиноидов определяли дифференциально в спиртовых экстрактах после центрифугирования при 4°C (14,000 rpm), при длинах волн 665, 649 и 470 нм., использовали спектрофотометр LEKI SS2107UV (Finland) согласно Lichtenthaler [12] в расчете на сырую биомассу.

Определение квантового выхода флуоресценции ФСII и фиксацию скорости транспорта электронов через фотосистему 2 (ETR) проводили в полевых условиях в динамике развития растений, а также в лаборатории в режиме записи световой кривой на флуориметре Junior-РАМ (Chlorophyll Fluorometer, "Heinz Walz GmbH", Германия) при длине волны 450 нм. Для оценки ФА листа учитывали область средней трети листа как наиболее гомогенную по интенсивности ФА. Полученные данные сохраняли в формате электронной таблицы. Из данных исключали нетипичные значения на основе Т-критерия, рассчитывали стандартную ошибку средней по выборке. Состояние фотосинтетического аппарата определяли на основе нескольких параметров, по Baker [13]. Фотосинтетические параметры рассчитывались с использованием программного обеспечения Im-agingWinv2.41a (Walz). На основании полученных результатов строили графики. Обработка данных, полученных на флуориметре, и построение графиков осуществлялись с использованием возможностей MS Excel.

Все эксперименты проводились не менее, чем в трех повторностях. Статистическую обработку данных проводили по методу Удольской [14]. Знак плюс/минус в таблицах показывает относительную ошибку среднего значения. Знаки * и ** показывают достоверность результатов по t-критерию на 0.05 и 0.01 уровне значимости соответственно.

Результаты и обсуждение. По истечении 72-часового периода культивирования срезанных растений на растворе сахарозы было отмечено резкое снижение оводненности листовых пластинок у всех изучаемых форм. Результаты представлены в таблице 1.

Таблица 1 – Общая оводненность флагового листа в условиях индуцированной засухи (сахароза, 17,6%.

| Вид, линия | 72 ч) | | |
|---|-----------------|--------------------------|--------------|
| | контроль, ОВ, % | засуха, ОВ, % | % к контролю |
| <i>T. dicoccum</i> Shuebl. | 89 ± 3,6 | 52 ± 1,4 ^{*a} | 58 |
| <i>T. aestivum</i> L. (Мироновская-808) | 88 ± 3,8 | 48 ± 1,3 ^{*d} | 54 |
| D-a-05 | 85 ± 2,8 | 26 ± 1,6 ^{*a,d} | 30 |
| D-b-05 | 88 ± 3,8 | 25 ± 1,6 ^{*a,d} | 32 |
| D-d-05 | 87 ± 3,0 | 37 ± 1,3 ^{*a,d} | 42 |
| D-d-05b | 86 ± 2,9 | 34 ± 1,2 ^{*a,d} | 40 |
| D-f-05 | 85 ± 2,8 | 21 ± 0,7 ^{*a,d} | 25 |
| D-n-05 | 83 ± 3,8 | 17 ± 0,5 ^{*a,d} | 20 |
| D-40-05 | 87 ± 3,0 | 35 ± 0,8 ^{*a,d} | 40 |
| D-41-05 | 89 ± 3,2 | 50 ± 1,5 ^{*a} | 56 |
| D-42-05 | 85 ± 2,8 | 40 ± 1,3 ^{*a,d} | 47 |
| Примечание – Знак* показывает достоверные отличия от контроля, знаки ^{a,d} – достоверные отличия от <i>T. aestivum</i> (a) и от <i>T. dicoccum</i> (d) при $p \leq 0.05$ | | | |

Изучаемые аллоплазматические линии, в целом, характеризовались высоким содержанием хлорофилла ($a + b$) на уровне флаг-листа в контрольных и засушливых условиях (рисунок 1, 1а). Однако следует отметить, что в данном эксперименте наблюдалась отрицательная корреляция содержания хлорофилла ($a + b$) в тканях листа и его оводненности ($r = -0,6^*$), значения которой достоверно снижались в стрессовых условиях засухи у всех изучаемых форм. При этом более оводненные, живые и, как следует далее, лучше фотосинтезирующие флаг-листья более засухоустойчивых форм отличались менее интенсивной зеленой окраской, нежели практически высохшие листовые пластины менее засухоустойчивых аллолиний.

В целом, на фоне общей тенденции к снижению содержания хлорофилла ($a + b$) в стрессовых условиях индуцированной засухи, у сорта Мироновская-808, аллолиний D-a-05, D-b-05, D-f-05, D-n-05, практически лишенных влаги, значение данного показателя при засухе сохранялось на уровне контрольного, а у линии D-d-05b даже возрастало, составив 124% к контролю. Эти формы достоверно отличались от эуплазматической формы *T. dicoccum* в сторону повышения значения признака (рис. 1). Обычно хлорофилл в нормальных зеленых листьях находится в избытке [15]. Как следует из данных нашего эксперимента на флаговых листьях, содержание хлорофилла при засухе отрицательно коррелирует с содержанием воды в листовых пластинках, но снижается значительно медленнее, чем фотосинтетические параметры, что согласуется с данными литературы [16]. Поэтому мы предполагаем, что интенсивность фотосинтеза флагового листа в условиях внезапной и сильной индуцированной засухи ограничивают другие факторы и, и прежде всего вероятно, параметры водного режима.

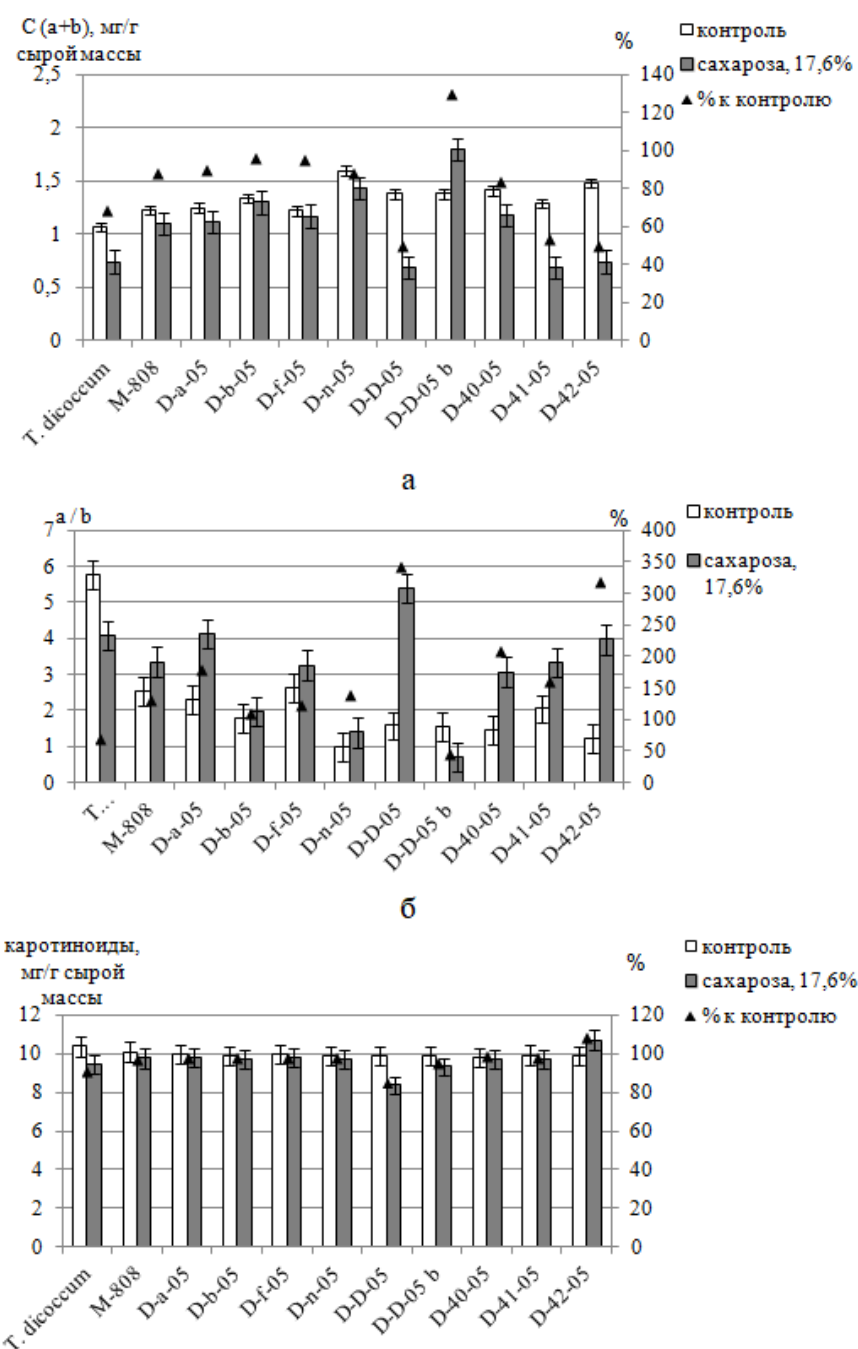


Рисунок 1 – Концентрация хлорофилла ($a+b$) (а), соотношение хлорофилла a/b (б) и концентрация каротиноидов (в) во флаг-листьях видов и аллоплазматических линий пшеницы в условиях индуцированной засухи

По соотношению хлорофилла a/b отмечен большой размах варьирования признака как в контрольных условиях, так и при засухе (рисунок 1б).

Среди аллолиний наибольшим значением при засухе по отношению к контролю характеризовалась аллолиния D-d-05 (342%), наименьшим – линия D-d-05 b (46%), тогда как для эуплазматических родительских форм отмечены значения 131 и 71% (*T. aestivum* и *T. dicoccum* соответственно).

Таким образом, возрастание показателя соотношения хлорофилла a/b при засухе свидетельствует о повреждении засухой флаг-листа, подтверждая данные литературы [17] о том, что формы с низким отношением хлорофилла a к b , как, в данном случае, вид *T. dicoccum*, показывают большую приспособляемость к условиям окружающей среды.

При этом количественные показатели каротиноидов флаг-листа в условиях индуцированной засухи изменялись незначительно, варьируя от 85 до 108% к контролю (рисунок 1в).

Стресс может сопровождаться снижением эффективности светопоглощающей функции листьев. Широко используемый исследователями показатель F_v/F_m – это коэффициент измерения, который представляет собой максимальную потенциальную квантовую эффективность фотосистемы II, если все работоспособные реакционные центры открыты [18]. Снижение отношения F_v / F_m считается хорошим индикатором фотоингибирования [19].

Изменение соотношения F_v/F_m у большинства изучаемых линий в условиях индуцированной засухи было существенным, лишь вид *T. dicoccum* и линии D-d-05b и D-41-05 сохраняли этот показатель при засухе относительно высоким. При этом в условиях засухи выявлены аллолинии, достоверно превышающие по данному показателю эуплазматическую форму *T. aestivum* (табл. 2).

Таблица 2 – Максимальная фотохимическая эффективность ФСII (F_v/F_m) флагового листа видов и аллоплазматических линий пшениц в условиях засухи (сахароза, 17,6%, 72 ч)

| Вид, линия | контроль | засуха | % к контролю |
|---|-------------|-----------------------------|--------------|
| <i>T. dicoccum</i> Shuebl. | 0,69±0,01 | 0,62 ± 0,04 | 89,9 |
| <i>T. aestivum</i> L. (Мироновская-808) | 0,68 ± 0,01 | 0,05 ± 0,02* | 7,4 |
| D-a-05 | 0,66 ± 0,03 | 0,11 ± 0,05 ^{*a,d} | 16,7 |
| D-b-05 | 0,67 ± 0,01 | 0,24 ± 0,00 ^{*a,d} | 35,8 |
| D-d-05 | 0,65 ± 0,02 | 0,46 ± 0,04 ^{*a,d} | 70,8 |
| D-d-05b | 0,67 ± 0,02 | 0,57 ± 0,00 ^{*a,d} | 85,1 |
| D-f-05 | 0,64 ± 0,01 | 0,24 ± 0,02 ^{*a,d} | 37,5 |
| D-n-05 | 0,69 ± 0,02 | 0,38 ± 0,00 ^{*a,d} | 55,1 |
| D-40-05 | 0,68 ± 0,01 | 0,37 ± 0,02 ^{*a,d} | 54,4 |
| D-41-05 | 0,60 ± 0,02 | 0,57 ± 0,03a | 95,0 |
| D-42-05 | 0,66 ± 0,03 | 0,40 ± 0,03 ^{*a,d} | 60,6 |
| Примечание – Знак* показывает достоверные отличия от контроля, знаки ^{a,d} – достоверные отличия от <i>T. aestivum</i> (a) и от <i>T. dicoccum</i> (d) при $p \leq 0.05$ | | | |

Это практически все изучаемые аллоплазматические линии, но особенно – аллолинии D-d-05, D-d-05b, D-41-05 и D-42-05. По отношению к *T. dicoccum* значения F_v/F_m у всех аллолиний снижались, только у линии D-41-05 в стрессовых условиях значения показателя F_v/F_m были на уровне эуплазматической формы *T. dicoccum*.

Из данных, представленных на рисунке 2, следует, что высокой квантовой эффективностью фотохимического рассеяния энергии $Y(II)$ в стрессовых условиях индуцированной засухи характеризовались вид *T. dicoccum* (90% к контролю), у сорта Мироновская-808 этот показатель имел наименьшие значения (8% к контролю), а остальные аллоплазматические линии существенно отличались как от родительских форм, так и друг от друга.

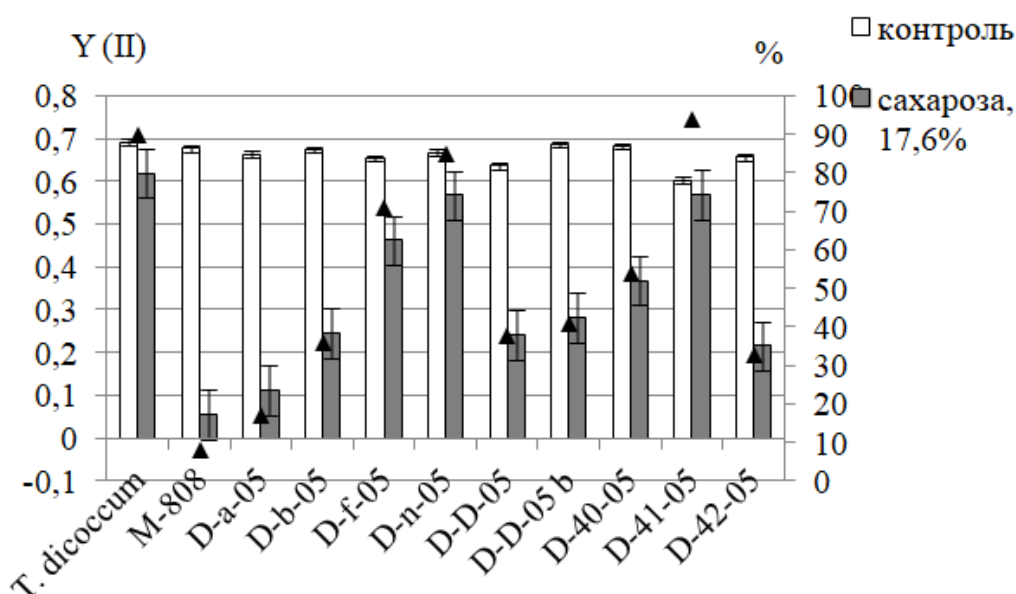


Рисунок 2 – Изменение квантовой эффективности фотохимического рассеяния энергии $Y(II)$ флагового листа видов и аллоплазматических линий пшениц в условиях индуцированной засухи

Наибольшие значения $Y(II)$ при засухе отмечены у линий D-d-05b и D-41-05 (85 и 94% к контролю соответственно).

Относительные значения скорости нециклического транспорта электронов (ETR) важны для измерений стрессового воздействия при сравнении одного растения с другим, если сопоставляемые растения имеют аналогичные характеристики поглощения света [20].

В условиях проведенного эксперимента только вид *T. dicoccum* и линия D-41-05 сохраняли высокую ETR в условиях индуцированной засухи (118 и 70% к контролю соответственно) (рис.3, 3а).

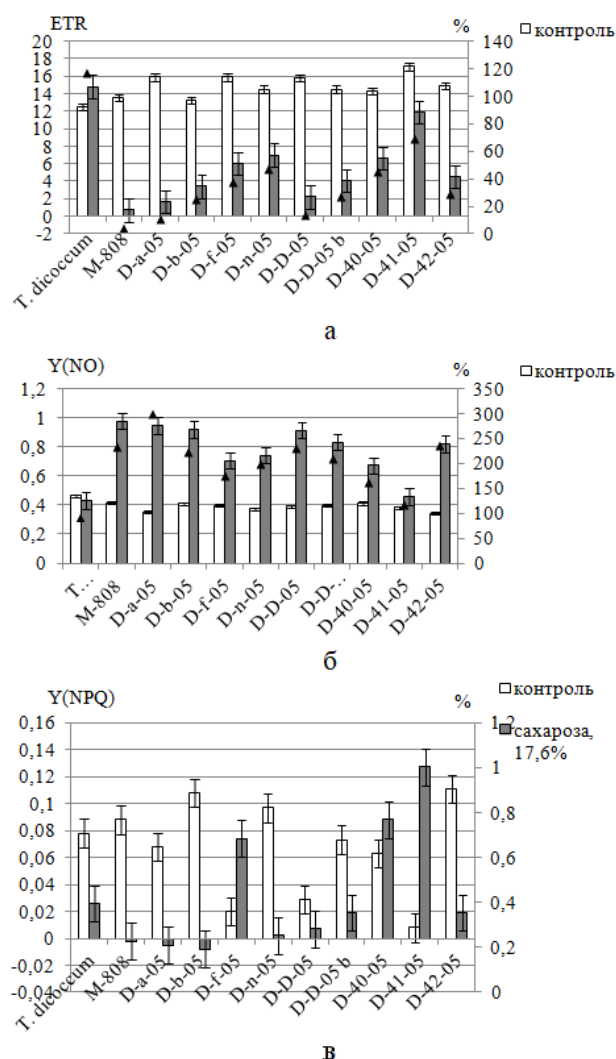


Рисунок 3 – Изменения фотосинтетических параметров ETR (а), Y(NO) (б), Y(NPQ) (в) (относительные единицы) у флаг-листа видов и аллоплазматических линий пшеницы в условиях индуцированной засухи

У остальных линий величина данного показателя заметно снижалась под действием стрессора. Изменения в уровне данного показателя при стрессе, в сравнении с контрольными значениями, предположительно демонстрируют уровень устойчивости каждой аллолинии к действию стрессора. При этом как в контрольных, так и в стрессовых условиях выявлены четкие достоверные отличия у большинства изучаемых аллолиний в сторону повышения значения ETR относительно эуплазматической формы *T. aestivum*, и в сторону понижения значения ETR относительно эуплазматической формы *T. dicoccum*. Несмотря на то что снижение значений этого показателя у большинства аллолиний может быть связано с активацией механизмов нефотохимического тушения, максимальные значения скорости транспорта электронов могут быть индикатором уровня фотосинтетической активности [21], а вид *T. dicoccum* и линия D-41-05 являются наиболее засухоустойчивыми из всех изучаемых образцов по данному показателю.

С помощью анализа гашения идентифицирован один из ключевых параметров - квантовый выход вызванного светом нефотохимического тушения флуоресценции Y(NPQ), который представляет собой самый быстрый процесс обратимого теплового рассеяния поглощенной световой энергии в антенне ФСII [22, 23]. Как следует из результатов эксперимента (рис. 3 в), величина данного параметра имела тенденцию к сильному снижению в условиях засухи. Максимальное значение Y(NPQ) отмечено у засухоустойчивой аллолинии D-41-05.

Если увеличение $Y(NPQ)$ выражает попытку рассеивания избыточной энергии, то увеличение квантового выхода нерегулируемого рассеяния тепла и излучения флуоресценции $Y(NO)$ означает, что потоки избыточной энергии вышли из-под контроля, что может вызвать фотоповреждение растений [24].

Показатель изменения квантового выхода нерегулируемого рассеяния энергии $Y(NO)$ в условиях засухи возрастал у всех изучаемых форм кроме *T. dicoccum*, достигнув 234% к контролю у сорта Мироновская-808, и от 119% у линии D-41-05 до 269% у линии D-a-05, (рис. 3b). При этом у линий D-d-05, D-d-05 b, D-40-05 и D-41-05 мы наблюдали наглядно выраженную тенденцию снижения величины данного признака в стрессовых условиях относительно эуплазматической формы *T. aestivum*. У всех линий, кроме D-41-05, значения этого показателя возрастали относительно эуплазматической формы *T. dicoccum*. Так как высокие значения $Y(NO)$ могут являться признаком серьезных проблем у растения с перераспределением избыточной световой энергии, поступающей в ФСII [23], вероятно, у этих форм имелись нарушения в работе ФСII или даже в ее структуре, а линию D-41-05 можно считать наиболее засухоустойчивой на поздних этапах онтогенеза.

Значения показателя квантового выхода регулируемого рассеяния энергии $Y(NPQ)$ в стрессовых условиях имели тенденцию к существенному снижению у всех изучаемых форм, кроме аллолиний D-d-05, D-40-05 и D-41-05, у которых, напротив, значения данного показателя возрастали, свидетельствуя об их лучшей стрессоустойчивости (рис. 3c), что подтверждает выводы, сделанные нами ранее.

Так как дефицит воды, возникший сразу после опыления, может повлиять на завязываемость и формирования зерна, рассчитаны возможные корреляционные взаимодействия между изучаемыми фотосинтетическими параметрами при засухе элементами зерновой для показателей Fv/Fm , $Y(II)$, ETR, и $Y(NPQ)$ и отрицательными для параметра $Y(NO)$ при засухе.

Зключение. Таким образом, показано, что содержание хлорофилла при засухе отрицательно коррелирует с содержанием воды во флаговом листе, а величину таких показателей интенсивности фотосинтеза, как Fv/Fm , $Y(II)$ и $Y(NPQ)$, ограничивает именно снижение водного потенциала. Выявлены корреляционные зависимости значений фотосинтетических параметров при засухе с показателями продуктивности ($r = 0,5^*-0,6^*$).

На основании проведенных экспериментов наиболее засухоустойчивой из изучаемых форм можно считать аллолинию D-41-05, устойчивость которой к засухе в большой степени, по-видимому, определяется механизмами, обеспечивающий водный режим.

Список литературы

- 1 Schafleitner R., Gutierrez Rosales R O., Gaudin A., Alvarado Aliaga C.A., Martinez G.N., TincopaMarca L.R., et al. Capturing candidate drought tolerance traits in two native Andean potato clones by transcription profiling of field grown plants under water stress // Plant Physiol. Biochem. – 2007. – Vol. 45, – P. 673-690. doi.org/10.1016/J.PLAPHY.2007.06.003
- 2 Ruggiero A., Punzo P., Landi S., Costa A., Van Oosten M., Grillo S. Improving plant water use efficiency through molecular genetics // Horticulturae – 2017. – Vol. 3 – P. 31. doi.org/10.3390/horticulturae3020031
- 3 Blum A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential - Are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? // Aust. J. Agric. Res. – 2005. – Vol. 56. – P.1159-1168. doi.org/10.1071/AR05069
- 4 Lugojan C., Ciulca S. Evaluation of relative water content in winter wheat. J. Hortic // Fores. Biotechnol. – 2011. – Vol. 15. – P.173-177.
- 5 Lawlor D.W. Tezara W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. Annal. Bot. – 2009. – Vol. 103, P.561–579.
- 6 Pinheiro C., Chaves, M.M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? // J. Exp. Bot. – 2011. – Vol. 62. - P. 869–882.
- 7 Ramos ML.G., Parsons R., Sprent J.I., Games E.K. Effect of water stress on nitrogen fixation and nodule structure of common bean // Pesq. Agropec.Brasilia., – 2003.– V.38. – P. 339-347.
- 8 Efeoglu B., Ekmekci Y., Cicek N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery // J. Bot. South African, – 2009.–V.75. –P.34-42.
- 9 Chaves M. M., Flexas J., Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell // Annal. Bot. – 2009.–V. 103. – P. 551–560.

- 10 Dalal V.K., Tripathy B.C. Water-stress induced downsizing of light-harvesting antenna complex protects developing rice seedlings from photo-oxidative damage // *Scientific Reports*. – 2018.– V. 8. – P. 5955. doi:10.1038/s41598-017-14419-4
- 11 Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям (методическое руководство) / под ред. Удовенко Г. В. – Ленинград, 1988. – 89 с.
- 12 Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic membranes // *Method Enzymol.* – 1987. – Vol. 148. – P.350-382.
- 13 Baker N.R. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo, *Annu // Rev. Plant Biol.*–2008. – T.59. – P.89–113.
- 14 Удольская Н.Л. Введение в биометрию. – Алма-Ата. – 1976. – 85 с.
- 15 Hoffmann P. Chlorophyll Formation and Photosynthesis in *Arabidopsis thaliana* L. Heynh // *Biol. Rdsch.* – 1963. – Vol.1. – P.109-123.
- 16 Schüttler M.A., Tyth S.Z. Photosynthetic complex stoichiometry dynamics in higher plants: environmental acclimation and photosynthetic flux control // *Front. Plant Sci.* – 2014. doi.org/10.3389/fpls.2014.00188
- 17 Fedulov Yu.P., Podushin Yu.V. The content and ratio of chlorophylls in winter wheat leaves, depending on the agrotechnical methods of its cultivation // *Scientific Journal of KubSAU.* – 2009. – 51(7). –P. 1-13.
- 18 Maxwell K., Johnson G. N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide // *Journal of Experimental Botany.* – 2000. – Vol. 51.– № 345. –P.659-668.
- 19 Guidi L., Piccolo E.L., Landi M. Chlorophyll Fluorescence, Photoinhibition and Abiotic Stress: Does it Make Any Difference the Fact to Be a C3 or C4 Species? // *Front. Plant Sci.* – 2019. doi.org/10.3389/fpls.2019.00174
- 20 Baker N.R. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo, *Annu // Rev. Plant Biol.*–2008. – T.59. – P.89–113.
- 21 Ralph P.J., Gademann R. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity // *Aquatic Botany.* – 2005. – Vol. 82. – P.222-237.
- 22 Horton P., Ruban A.V. Molecular design of the photosystem II light-harvesting antenna: photosynthesis and photoprotection // *J. Exp. Bot.* – 2005. – Vol. 56. – P. 365-373. doi.org/10.1093/jxb/eri023
- 23 Ruban A.V., Johnson M.P., Duffy C.D.P. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna // *Biochim. Biophys. Acta*– 2012. – Vol. 1817– P.167-181. doi.org/10.1016/j.bbap.2011.04.007
- 24 Sperdoui I., Moustakas M. Spatio-temporal heterogeneity in *Arabidopsis thaliana* leaves under drought stress // *Plant Biology.* – 2012. – Vol.14. – P.118-128.

Н.В. Терлецкая^{1,2}, Н.А. Алтаева¹, У. Ережетова²

¹ Өсімдіктер биологиясы және биотехнологиясы институты, Алматы, Қазақстан

² Эль-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті, Алматы, Қазақстан

Бидайды тұраралық будандастыру нәтижесінде алынған аллоплазмалық тізбектеріндегі жалауша жапырақтарының фотосинтетикалық аппараты жұмысына құрғақшылықтың әсері

Аңдатпа. Ылғалдың жетіспеушілігі жаһандық климаттың өзгеруі жағдайында негізгі стресс болып табылады. Жұмыстың мақсаты құрғақшылық әсерінен тұраралық будандастыру нәтижесінде алынған аллоплазмалық бидай тізбектерінің жалауша жапырағының фотосинтетикалық параметрлерінің өзгеруін талдау болды. Егістік жағдайда өскен, масақ беру сатысында, тозаңданып болғаннан кейін бірден индукцияланған құрғақшылық жағдайына ұшыраған бидайдың ата-аналық пішіндері мен аллотізбектерінің жалауша жапырақтарындағы хлорофиллі мен каротиноидтардың мөлшері спирт сығындыларында спектрофотометриялық жолмен анықталды. Сондай-ақ, ол жапырақтардың құрамындағы су мөлшеріне талдау жасалды. Жалауша жапырағының фотосинтетикалық белсенділігі ПАМ-флуориметрінің көмегімен зерттелді. Құрғақшылықта жалауша жапырақтағы судың мөлшері хлорофиллі мөлшерімен кері корреляцияға түседі, ал дәл су потенциалының төмендеуі, осы Fv/Fm, Y(II) және Y(NPQ) сияқты фотосинтез қарқындылығының көрсеткіштерінің көлемін шектейтіндігі көрсетілді. Құрғақшылық кезінде өнімділік көрсеткіштері мен фотосинтетикалық параметрлері мәндерінің корреляциялық тәуелділігі анықталды. Тәжірибелер негізінде құрғақшылыққа төзімді аллотізбек D-41-05 анықталды.

Түйін сөздер: бидай, аллоплазмалық тізбектер, құрғақшылыққа төзімділік, фотосинтез.

N.V. Terletskaia^{1,2}, N.A. Altayeva¹, U. Erezhetova²

¹ Institute of Plant Biology and Biotechnology, Almaty, Kazakhstan

² Kazakh National Al-Farabi University, Almaty, Kazakhstan

The effect of drought on the functioning of the flag leaf photosynthetic apparatus in alloplasmic lines which obtained as a result of wheat interspecific crosses

Abstract. The lack of precipitation is a key stressor under the global climate change conditions around the world now. The aim of this work was analysis of the photosynthetic parameters' changes under the influence of drought in flag leaf of alloplasmic wheat lines which obtained as a result of interspecific crosses. The content of chlorophyll a and b was determined in ethanol extracts from the flag-leaf blades of alloplasmic wheat lines and its parental forms whose were grown under field conditions. The photosynthetic activity of the flag-leaf blades was studied using a PAM fluorometer. It was shown that the chlorophyll content during drought had negatively correlated with flag-leaf water content and the magnitude of such indicators of photosynthesis intensity as Fv / Fm, Y (II) and Y (NPQ) limits by precisely the water potential decrease. The correlation dependences between

photosynthetic parameters were revealed under the drought and productivity indicators. Based on the experiments, the most drought tolerant alloline D-41-05 was identified.

Keywords: wheat, alloplasmic lines, drought tolerance, photosynthesis.

References

- 1 Schaffleitner R., Gutierrez Rosales R O., Gaudin A., Alvarado Aliaga C.A., Martinez G.N., TincopaMarca L.R., et al. Capturing candidate drought tolerance traits in two native Andean potato clones by transcription profiling of field grown plants under water stress, *Plant Physiol. Biochem*, 45, 673-690(2007).
- 2 Ruggiero A., Punzo P., Landi S., Costa A., Van Oosten M., Grillo S. Improving plant water use efficiency through molecular genetics, *Horticulturae*, 5, 31 (2017).
- 3 Blum A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential - Are they compatible, dissonant, or mutually exclusive?, *Aust. J. Agric. Res.*, 56, 1159-1168 (2005).
- 4 Lugojan C., Ciulca S. Evaluation of relative water content in winter wheat. *J. Hortic, Fores. Biotechnol*, 15, 173-177 (2011).
- 5 Lawlor D.W. & Tezara W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes, *Annal. Bot.*, 103, 561-579 (2009).
- 6 Pinheiro C., Chaves, M.M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? *J. Exp. Bot.*, 62, 869-882 (2011).
- 7 Ramos ML.G., Parsons R., Sprent J.I., Games E.K. Effect of water stress on nitrogen fixation and nodule structure of common bean, *Pesq. Agropec.Brasilia.*, 38, 339-347 (2003).
- 8 Efeoglu B., Ekmekci Y., Cicek N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery, *J. Bot. South African*, 75, 34-42 (2009).
- 9 Chaves M. M., Flexas J., Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell, *Annal. Bot.*, 103, 551-560 (2009).
- 10 Dalal V.K., Tripathy B.C. Water-stress induced downsizing of light-harvesting antenna complex protects developing rice seedlings from photo-oxidative damage, *Scientific Reports*, 8, 5955 (2018).
- 11 *Diagnostika ustoičivosti rastenii k stressovym vozdeistviyam (metodicheskoe rukovodstvo)* [Diagnosis of plant resistance to stress (methodical guide)] (edited by Udovenko G.V. Leningrad, 1988. 89 p.)
- 12 Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomes- mbranes, *Method Enzymol*, 148, 350-382 (1987).
- 13 Baker N.R. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo, *Annu, Rev. Plant Biol.*, 59, 89-113 (2008).
- 14 Udolskaya N.L. *Vvedenie v biometriyu [Introduction to Biometrics]* (Alma-Ata, 1976).
- 15 Hoffmann P. Chlorophyll Formation and Photosynthesis in *Arabidopsis thaliana* L. *Heynh Biol. Rdsch.*, 1, 109-123 (1963).
- 16 Schüttler M.A., Tyth S.Z. Photosynthetic complex stoichiometry dynamics in higher plants: environmental acclimation and photosynthetic flux control, *Front. Plant Sci.*, (2014).
- 17 Fedulov Yu.P., Podushin Yu.V. The content and ratio of chlorophylls in winter wheat leaves, depending on the agrotechnical methods of its cultivation, *Scientific Journal of KubSAU*, 51(7), 1-13 (2009).
- 18 Maxwell K., Johnson G. N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide, *Journal of Experimental Botany*, 51, 659-668 (2000).
- 19 Guidi L., Piccolo E.L., Landi M. Chlorophyll Fluorescence, Photoinhibition and Abiotic Stress: Does it Make Any Difference the Fact to Be a C3 or C4 Species? *Front. Plant Sci.*, (2019).
- 20 Baker N.R. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo, *Annu, Rev. Plant Biol.*, 59, 89-113 (2008).
- 21 Ralph P.J., Gademann R. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity, *Aquatic Botany*, 82, 222-237 (2005).
- 22 Horton P., Ruban A.V. Molecular design of the photosystem II light-harvesting antenna: photosynthesis and photoprotection, *J. Exp. Bot.*, 56, 365-373 (2005).
- 23 Ruban A.V., Johnson M.P., Duffy C.D.P. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna, *Biochim. Biophys. Acta*, 1817, 167-181 (2012).
- 24 Sperdouli I., Moustakas M. Spatio-temporal heterogeneity in *Arabidopsis thaliana* leaves under drought stress, *Plant Biology*, 14, 118-128 (2012).

Сведения об авторах

Терлецкая Н.В. - ведущий научный сотрудник лаборатории клеточной инженерии Института биологии и биотехнологии растений, ул. Тимирязева, 45, Алматы, Казахстан.

Алтаева Н.А. - научный сотрудник лаборатории клеточной инженерии Института биологии и биотехнологии растений, ул. Тимирязева, 45, Алматы, Казахстан.

Ережетова У. - PhD докторант кафедры биоразнообразия и биоресурсов, Казахский национальный университет имени аль-Фараби, ул. Тимирязева, 71, Алматы, Казахстан.

Terletsckaya N.V. - Leading researcher, laboratory of cell engineering, Institute of Plant Biology and Biotechnology, Timiryazev str. 45, Almaty, Kazakhstan.

Altayeva N.A – Researcher, laboratory of cell engineering, Institute of Plant Biology and Biotechnology, Timiryazev str. 45, Almaty, Kazakhstan.

Erezhetova U. – Student PhD department of biodiversity and bioresources, Kazakh National Al-Farabi University, Timiryazev str. 71, Almaty, Kazakhstan.

Поступила в редакцию 18.09.2019