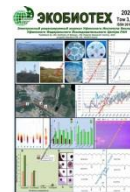




ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ТРАНСПИРАЦИИ, РОСТА КОРНЕЙ И ГИДРАВЛИЧЕСКОЙ ПРОВОДИМОСТИ У РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО УРОЖАЙНОСТИ В УСЛОВИЯХ ЗАСУХИ

Тимергалина Л.Н.¹, Иванов Р.С.¹,
Никонов В.И.², Иванов И.И.¹

¹ Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН,
Уфа (Россия)

² Башкирский научно-исследовательский институт сельского
хозяйства УФИЦ РАН, Уфа (Россия)

*E-mail: leinaz@mail.ru

В лабораторных условиях проведена сравнительная оценка транспирации, роста корней и гидравлической проводимости у растений пшеницы сортов Башкирская 28 и Омская 35. Растения сорта Башкирская отличались повышенной транспирацией и гидравлической проводимостью как в стрессовых, так и нормальных условиях, а для сорта Омская 35 была характерна способность экономить воду. Сравнение урожайности растений в полевых условиях за последние 5 лет выявило ее более высокий уровень у растений сорта Башкирская 28. Гидротермический коэффициент (ГТК) был за эти годы ниже 1,0, что указывает на пониженную влагообеспеченность, а более высокая урожайность растений сорта Башкирская 28 свидетельствует о том, что в данных климатических условиях способность поддерживать приток воды важнее, чем ее экономия.

Ключевые слова: пшеница, *Triticum aestivum*, гидравлическая проводимость, транспирация, засуха, урожайность

COMPARATIVE ASSESSMENT OF TRANSPIRATION, ROOT GROWTH AND HYDRAULIC CONDUCTIVITY OF WHEAT PLANTS DIFFERING IN YIELD UNDER DROUGHT CONDITIONS

Timergalina L.N.¹, Ivanov R.S.¹,
Nikonov V.I.², Ivanov I.I.¹

¹ Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre
of the RAS, Ufa (Russia)

² Bashkir Research Institute of Agriculture of the Ufa Research
Center of the RAS, Ufa (Russia)

*E-mail: leinaz@mail.ru

A comparative assessment of transpiration, root growth, and hydraulic conductivity in wheat plants varieties Bashkirskaya 28 and Omskaya 35 was performed under laboratory conditions. Plants of the Bashkirskaya variety were characterized by increased transpiration and hydraulic conductivity under both stress and normal conditions, and the Omskaya 35 variety was characterized by the ability to save water. Comparison of plant productivity over the past 5 years revealed its higher level in plants of the variety Bashkirskaya 28. Hydrothermal coefficient has been below 1.0 over the years, indicating that reduced water availability, and a higher yield of plants of the Bashkirskaya 28 variety indicates that the ability to maintain water flow is more important than to save it in these climatic conditions.

Keywords: wheat, *Triticum aestivum*, hydraulic conductivity, transpiration, drought, yield

Поступила в редакцию: 17.12.2020

DOI: 10.31163/2618-964X-2020-3-4-734-740

ВВЕДЕНИЕ

Адаптация растений к условиям вызванного засухой дефицита воды непосредственно связана с регуляцией водного обмена. Поддержание оводненности тканей растений в условиях дефицита воды достигается двумя альтернативными способами: (1) за счет экономии воды и (2) повышения эффективности ее поглощения. Первый из этих механизмов реализуется за счет закрытия устьиц [см. обзор Kudoyarova et al., 2013 и ссылки в нем]. Он наиболее важен в тех климатических условиях, при которых запасы воды в почве ограничены и практически не возобновляются в течение вегетационного сезона. В условиях циклической засухи, когда периодически выпадают дожди, важна способность растений ее поглощать. Повышение эффективности поглощения воды достигается за счет активации роста корневой системы и оптимизации способности тканей растений проводить воду

[см. обзор Kudoyarova et al., 2015 и ссылки в нем]. Гидравлическая проводимость корней, регулируемая на уровне активности аквапоринов, вносит существенный вклад в засухоустойчивость растений [Shekoofa, Sinclair, 2018]. Хотя эти принципы кажутся очевидными, недостаточно информации о том, в какой мере они реализуются у разных сортов растений, и как это сказывается на их засухоустойчивости в конкретных климатических условиях. В связи со сказанным, задача данной работы состояла в выявлении особенности сортов пшеницы по показателям водного обмена (транспирация, водный потенциал листа, рост корней и гидравлическая проводимость растений) при имитации мягкой засухи в лабораторных условиях и в их сопоставлении с урожайностью растений в полевых условиях Башкортостана. Для работы были выбраны сорта мягкой пшеницы Башкирская 28 и Омская 35, районированные в данном регионе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Выращивание растений. Семена пшеницы *Triticum aestivum* L. сортов Башкирская 28 и Омская 35, предварительно выдержанные в 1 % растворе $KMnO_4$ в течение 20 мин, раскладывали для проращивания во влажной темной камере на сутки (фильтровальная бумага, водопроводная вода). На следующий день проросшие семена рассаживали по 10 штук в сосуды с вермикулитом (62 г сухого вермикулита, 238 г водопроводной воды). Вермикулит агротехнический фирмы Florizel (ООО Терра Мастер, г. Новосибирск, Leroу Merlin). Через 2 суток сосуды с растениями помещали на светоплощадку с 14-ти часовым фотопериодом и освещенностью 240 $\mu\text{mol}/\text{m}^2$. Измеряли эвапотранспирацию растений весовым методом в динамике, начиная с 7-ми суток, поддерживая исходный вес сосудов до 300 г (контроль) или без дополнительного полива (засуха). Измеряли длину (мм) самого длинного корня и общую массу корневой системы (г) у каждого растения. На рисунках представлены средние значения для каждого из сортов и вариантов.

Измерение водного потенциала. Водный потенциал побегов определяли с помощью осмометра Osmomat 030, «Gonotec», Германия [Шарипова и др., 2012].

Измерение гидравлической проводимости. Общую гидравлическую проводимость на пути воды из корней в листья (L) по аналогии с законом Ома рассчитывали по формуле: $L = T/(\Psi_s - \Psi_l)$; где T – транспирация ($\text{mgH}_2\text{O} \cdot \text{растение}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$), Ψ_s – водный потенциал питательного раствора (МПа) и Ψ_l – водный потенциал листа (МПа) (модификация метода [Bunce, Ziska, 1998]). Водный потенциал питательного раствора (Ψ_s) определяли исходя из соотношения воды и вермикулита по экспериментальным данным статьи [Ridwan et al., 2014]. Водный потенциал листа (Ψ_l) определяли, помещая высечки средней зоны листа в датчики психрометра (PSYPRO, “Wescor”, США)).

Полевые эксперименты проводили на опытных полях Чишминского селекционного центра БНИСХ УФИЦ РАН (чернозем карбонатный).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Растения сорта Омская 35 испаряли меньше воды, чем Башкирская 28 (рис.1). Прекращение полива снижало скорость эвапотранспирации у растений обоих сортов, но на фоне засухи этот показатель был также ниже у Омской 35, чем у Башкирской 28. Суммирование данных по эвапотранспирации за 11 дней, в течение которых растения не поливали, показало, что содержание воды в субстрате снизилось в большей степени в сосудах с растениями Башкирской 28 (на 114 и 98 г в сосудах с Башкирской 28 и Омской 35, соответственно).

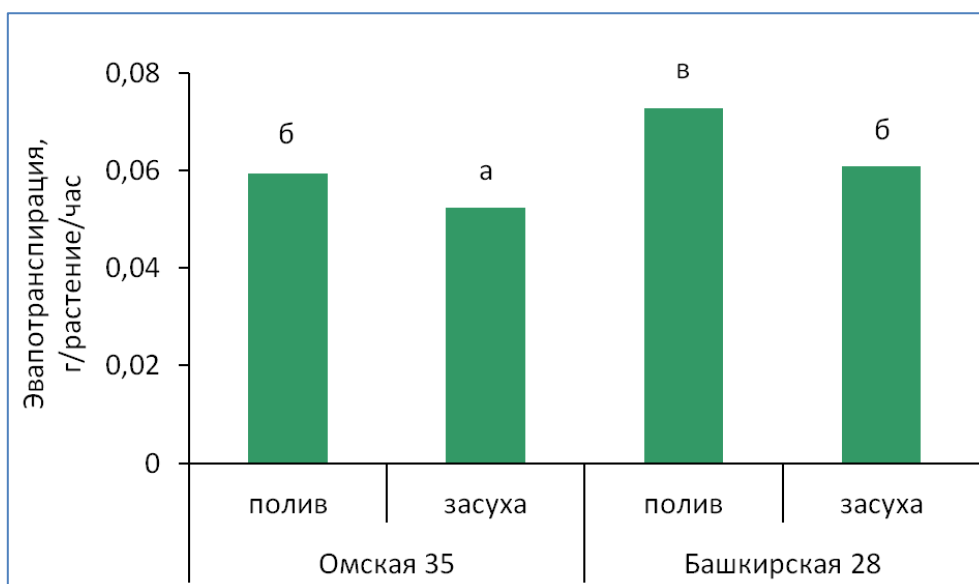


Рис. 1. Эвапотранспирация растений пшеницы сортов Омская 35 и Башкирская 28 в норме (полив) и при дефиците воды (засуха). Статистически различающиеся средние значения обозначены разными буквами (n=10, t-тест).

Показатели роста побега (вес, длина листьев) в данных опытах на протяжении 11 дней под влиянием засухи статистически значимо не менялись. Также не проявлялись различия между сортами по данным показателям (данные не приводятся). Поэтому очевидно, что различия между сортами по эвапотранспирации были обусловлены не размером листового покрытия, который ограничивает испарение воды из почвы, а устьичной проводимостью, которая явно была ниже у Омской 35, чем у Башкирской 28, как на фоне полива, так и дефицита воды.

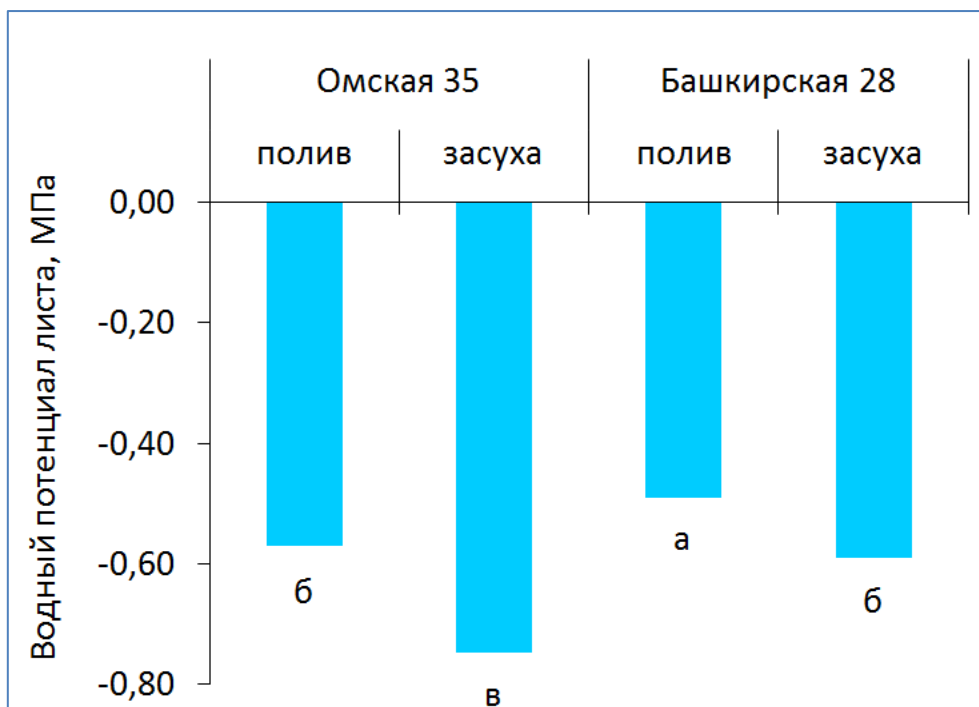


Рис. 2. Водный потенциал листьев пшеницы сортов Омская 35 и Башкирская 28 в норме (полив) и при дефиците воды (засуха).

Статистически различающиеся значения обозначены разными буквами (n=5, t-тест).

Длина и масса корней снижалась при прекращении полива у растений обоих сортов (рис. 3). Сортных различий по массе корней не было обнаружено ни на фоне полива,

ни при его прекращении. На фоне полива корни были длиннее у растений сорта Башкирская 28, но прекращение полива нивелировало эти различия.

При нормальном обеспечении водой, водный потенциал был ниже у растений сорта Омская 35; он снижался при прекращении полива в большей степени у растений сорта Омская 35, чем у Башкирской 28 (рис.2): на 0,18 МПа – у первого сорта и на 0,1 МПа – у второго. В результате на фоне засухи водный потенциал листа был также достоверно ниже в листе Омской 35, чем Башкирской 28.

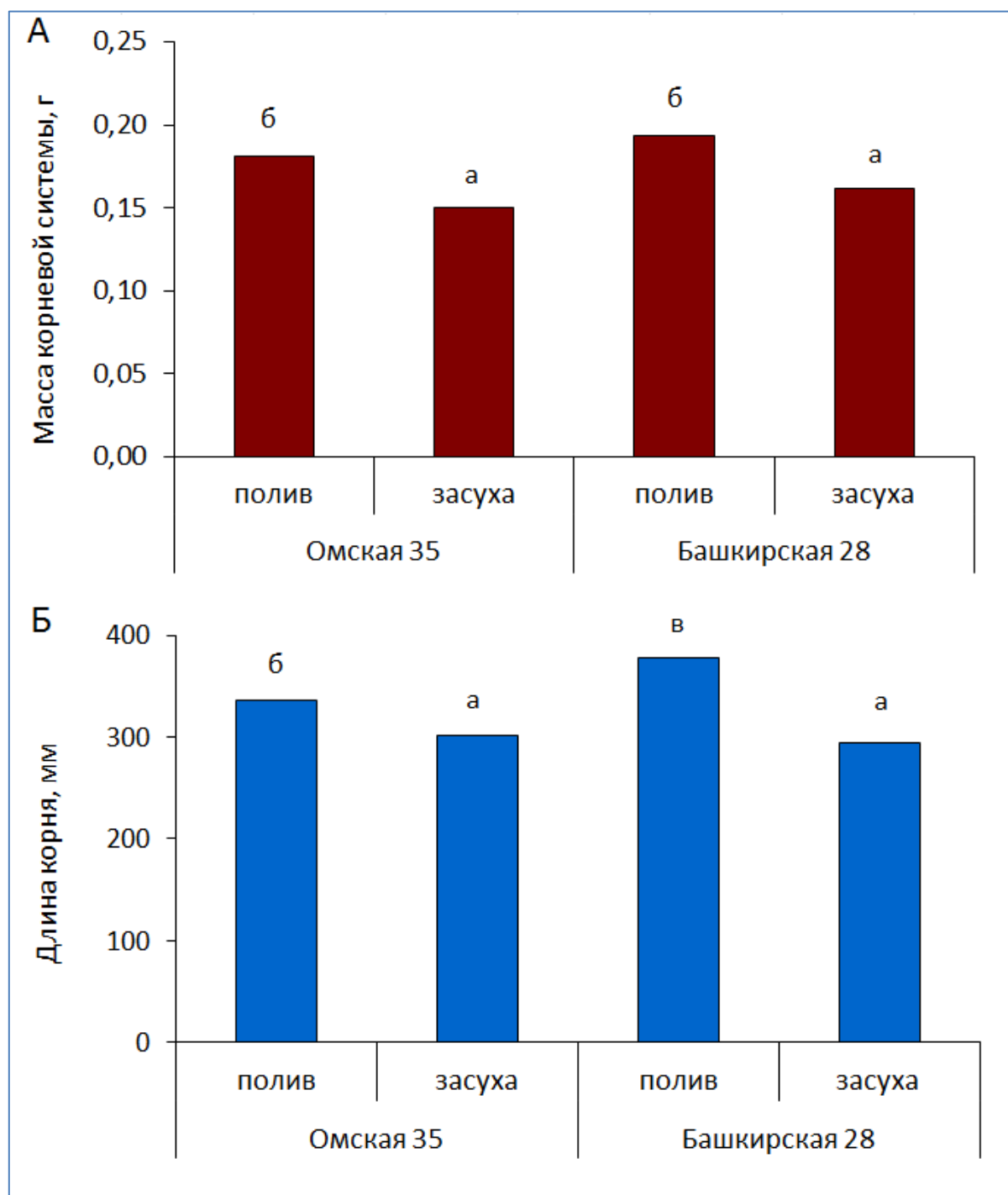


Рис. 3. Масса (А) и длина (Б) корней пшеницы сортов Омская 35 и Башкирская 28 в норме (полив) и при дефиците воды (засуха). Статистически различающиеся значения обозначены разными буквами (n=10, t-тест).

Расчет гидравлической проводимости растений выявил ее более низкий уровень у растений сорта Омская 35 как на фоне полива, так и без него (рис. 4).

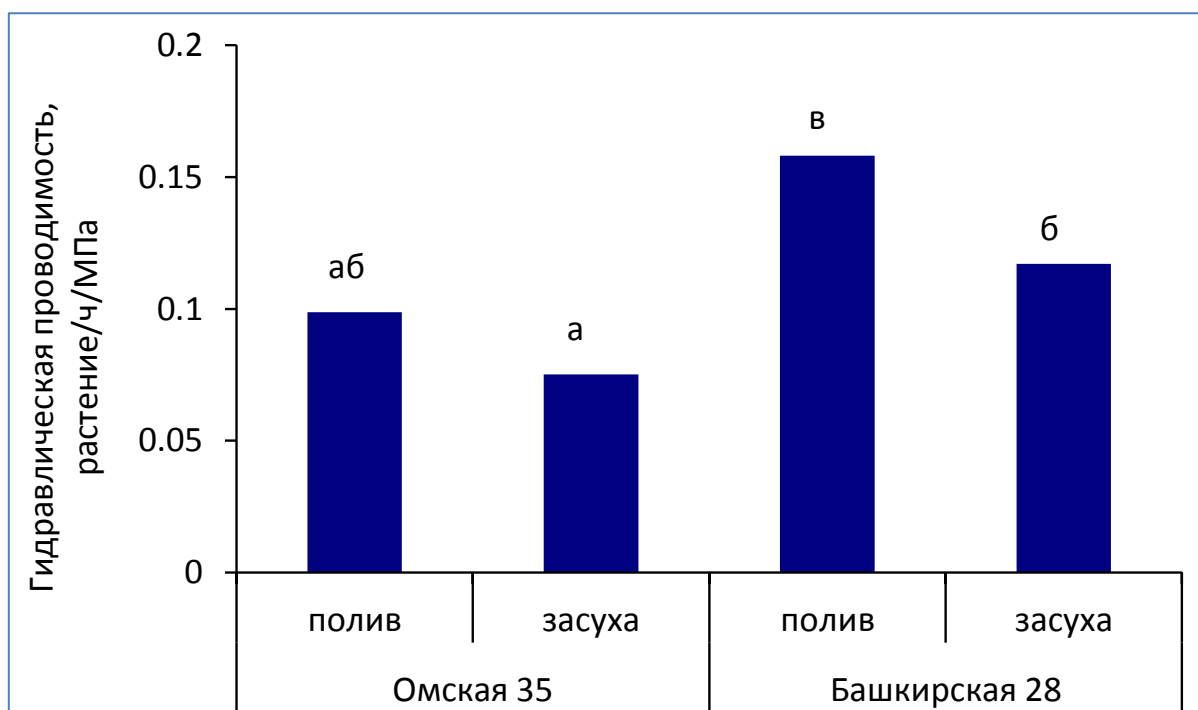


Рис. 4. Гидравлическая проводимость растений пшеницы сортов Омская 35 и Башкирская 28 в норме (полив) и при дефиците воды (засуха). Статистически различающиеся средние значения обозначены разными буквами (n=5, t-тест).

Урожайность растений пшеницы сорта Башкирская 28 была достоверно выше, чем у Омской, в 2017 и 2020 году (табл. 1), и, хотя в остальные годы тенденция более высокой урожайности у Башкирской 28 была статистически недостоверна, растения этого сорта не уступали Омской 35. Парный тест (сравнение средней урожайности по годам) показал достоверность различия между сортами ($p=0,016$).

Таблица 1. Урожайность растений пшеницы сортов Омская 35 и Башкирская 28 в 2016-2020 гг.

Сорта / годы	2016	2017	2018	2019	2020
Омская 35	40,5	25,8	19,6	26	30,5
Башкирская 28	42,1	29,3*	20,8	26,4	34,1*

* – различия достоверны при $p \geq 0,05$

ОБСУЖДЕНИЕ

Представляло интерес сравнить показатели их водного обмена сортов Омская 35 и Башкирская 28 при засухе и нормальном поливе. Хотя в полевых опытах дефицит воды может вызывать относительную активацию роста корней (подавление их роста в меньшей степени, чем роста побега), в лабораторных опытах редко удается моделировать этот эффект [Saidi et al., 2010], и в наших экспериментах дефицит воды подавлял рост корней. Тем не менее, были получены важные сведения о влиянии дефицита воды на устьичную и гидравлическую проводимость у двух сортов, различающихся по устойчивости к засухе.

Анализ полученных результатов свидетельствует о том, что у растений сорта Омская 35 эвапотранспирация была ниже, и они более эффективно экономили воду, чем растения сорта Башкирская 28, что было обусловлено более низкой устьичной проводимостью у этих растений. Эта особенность данного сорта проявлялась как на фоне полива, так и в его отсутствие. Снижение устьичной проводимости которая может быть следствием уменьшения доступности воды, и прекращение полива, очевидно, была причиной уменьшения

проводимости устьиц у растений обоих сортов. Однако выявленные различия между сортами нельзя объяснить разницей в доступности воды, поскольку больше воды оставалось в сосудах с растениями сорта Омская, а именно у этих растений, судя по уровню транспирации, устьичная проводимость была ниже.

Сравнение устьичной и гидравлической проводимости выявило корреляцию в изменении данных показателей: пониженный уровень гидравлической проводимости у растений сорта Омская соответствует меньшей транспирации по сравнению с Башкирской 28, а падение гидравлической проводимости, зарегистрированное у обоих сортов под влиянием засухи, – снижению транспирации при прекращении полива. Уменьшение гидравлической проводимости играет роль сигнала, вызывающего падение водного потенциала и закрытие устьиц [Moshelion et al., 2015]. Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что пониженная гидравлическая проводимость у растений Омской 35 сопровождалась и очевидно была причиной более низкого водного потенциала в листьях данного сорта, что, в свою очередь приводило к закрытию устьиц. Таким образом, именно генетически обусловленная низкая гидравлическая проводимость растений Омской 35 лежит в основе особенностей регуляции водного обмена у растений этого сорта, обеспечивая более низкий уровень транспирации и экономию воды.

Растения отдельных сотов пшеницы характеризуются как анизогидрические, т.е. способные переносить снижение водного потенциала [Galle et al., 2013]. В этом их отличие от изогидрических растений, которым свойственно гомеостатирование водного потенциала. Понижение водного потенциала способствует поддержанию его градиента между листом и средой обитания корней, который (градиент) является движущей силой для поддержания притока воды из корней в листья. По аналогии с законом Ома скорость потока воды из корней равна произведению градиента водного потенциала на гидравлическую проводимость. У растений Омской 35 низкая гидравлическая проводимость компенсируется большим градиентом водного потенциала, в то время как для Башкирской 28 характерно поддержание потока воды за счет большей гидравлической проводимости тканей.

В условиях Чишминского района Башкортостана урожайность растений сорта Башкирская 28 была выше, чем у Омской 35. Оба сорта относительно засухоустойчивы: в противном случае они не были бы районированы в данном регионе с континентальным климатом и нерегулярным выпадением дождей (шесть из последних семи лет ГТК был ниже 1, что свидетельствует о недостаточной обеспеченности растений влагой). Тем не менее, сравнение их урожайности показало, что особенности водного обмена Башкирской 28 (более высокая гидравлическая и устьичная проводимость по сравнению с Омской 35) лучше соответствовали особенностям данного региона. Способность Омской 35 лучше экономить воду может быть более полезной в условиях со стабильно низкими осадками, когда растения, в основном, используют воду, накопленную в зимний период. Однако в Чишминском районе осадки, хотя и не регулярно, но выпадали, и способность растений сорта Башкирская 28 лучше поглощать воду, очевидно, обеспечивала их более высокую урожайность. Ранее нами было также показано, что в условиях Предуралья более высокая урожайность была зарегистрирована у сортов, способных поддерживать более высокую устьичную проводимость [Фархутдинов и др., 2004].

Таким образом, проведенные нами исследования особенностей водного обмена пшеницы в лабораторных условиях выявляет различия между ними, что может быть полезно для прогноза их урожайности в определенных климатических условиях.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-04-00460 А.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Фархутдинов Р.Г., Веселова С.В., Золотов А.Л., Леонтьев И.П., Кудоярова Г.Р. Гидравлическая и устьичная проводимость проростков пшеницы при повышении температуры воздуха // *Агрохимия*. 2004. № 7. С. 53–57.
2. Шарипова Г.В., Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Тимергалин М.Д., Wilkinson S. Влияние ингибитора рецепции этилена на рост, водный обмен и содержание абсцизовой кислоты у растений пшеницы при дефиците воды // *Физиология растений*. 2012. Т. 59. № 4. С. 619–626.
3. Bunce J.A., Ziska L.H. Decreased hydraulic conductance in plants at elevated carbon dioxide // *Plant, Cell & Environment*. 1998. V. 21 (1). P. 121–126. DOI: [10.1046/j.1365-3040.1998.00256.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1998.00256.x)
4. Galle A., Csiszár J., Benyó D., Laskay G., Leviczky T., Erdei L., Tari I. Isohydic and anisohydric strategies of wheat genotypes under osmotic stress: biosynthesis and function of ABA in stress responses // *J Plant Physiol*. 2013. V. 170 (16). P. 1389–1399. DOI: [10.1016/j.jplph.2013.04.010](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.04.010)
5. Kudoyarova G.R., Dodd I.C., Veselov D.S., Rothwell S.A., Veselov S.Y. Common and specific responses to availability of mineral nutrients and water // *Journal of Experimental Botany*. 2015. V. 66 (8). P. 2133–2144. DOI: [10.1093/jxb/erv017](https://doi.org/10.1093/jxb/erv017)
6. Kudoyarova G.R., Veselov D.S., Kholodova V.P. Current state of the problem of water relations in plants under water deficit // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2013. V. 60 (2). С. 165–175. DOI: [10.1134/S1021443713020143](https://doi.org/10.1134/S1021443713020143)
7. Moshelion M., Halperin O., Wallach R., Oren R., Way D.A. Role of aquaporins in determining transpiration and photosynthesis in water-stressed plants: crop water-use efficiency, growth and yield // *Plant Cell Environ*. 2015. V. 38 (9). P. 1785–1793. DOI: [10.1111/pce.12410](https://doi.org/10.1111/pce.12410)
8. Ridwan I., Brown P.H., Lisson S.N., Wahyuni C. Effect of temperature and water potential on sprout vigor of potato (*Solanum tuberosum* L.) seed tuber // *International Journal of Agriculture System*. 2014. V. 2 (2). P. 103–111. DOI: [10.20956/ijas.v2i2.26](https://doi.org/10.20956/ijas.v2i2.26)
9. Saidi A., Ookawa T., Hirasawa T. Responses of root growth to moderate soil water deficit in wheat seedlings // *Plant Prod. Sci*. 2010. V. 13 (3). P. 261–268. DOI: [10.1626/pps.13.261](https://doi.org/10.1626/pps.13.261)
10. Shekoofa A., Sinclair T.R. Aquaporin activity to improve crop drought tolerance // *Cells*. 2018. V. 7 (9). Art. 123. DOI: [10.3390/cells7090123](https://doi.org/10.3390/cells7090123)