

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ОБЩЕСТВО ФИЗИОЛОГОВ РАСТЕНИЙ

***Актуальные проблемы картофелеводства:
фундаментальные и прикладные аспекты***

Материалы всероссийской научно-практической конференции

с международным участием

10–13 апреля 2018 г.

Издание вышло в свет при финансовой поддержке

Российского научного фонда

Томск
Издательский Дом Томского государственного университета
2018

УДК 581.1

РОЛЬ ЭКЗОГЕННЫХ СТЕРОИДНЫХ ФИТОГОРМОНОВ В РЕГУЛЯЦИИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ

*И.Ф. Головацкая**, *О.Г. Бендер***, *М.В. Ефимова**, *Е.В. Бойко**, *М.К. Малофий**,
*О.К. Мурган**, *И.Н. Плюснин**

* Национальный исследовательский Томский государственный университет
пр. Ленина, 36, Томск, Россия

** Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
пр. Академический, 10/3, Томск, Россия
E-mail: golovatskaya.irina@mail.ru

Ключевые слова: *Solanum tuberosum*, аквакультура, 28-гомобрассинолид, 24-эпибрассинолид, фотосинтез, транспирация.

Продуктивность растений картофеля во многом определяется продолжительностью периода функционирования ассимилирующей поверхности. При этом сухая биомасса картофеля более чем на 90% является результатом фотосинтетической деятельности растений [1]. Известно существование положительной связи между максимальной массой листьев и урожайностью клубней [2, 3].

Одним из эндогенных факторов, контролирующих формирование фотосинтезирующей поверхности растений, служит гормональная система. Развертывание и растяжение листьев в процессе деэтиоляции сопровождается существенными изменениями в уровнях гиббереллинов и ауксинов, и чувствительно к цитокининам [4]. С изменением уровня брассиностероидов (БР) связывают деэтиолированный фенотип растений в темноте. Экзогенный брассинолид увеличивает площадь семядоли в темноте [5]. БР опосредуют многие физиологические процессы в растениях, включая углеводный обмен. Они участвуют в контроле выгрузки сахара в ягодах *Vitis vinifera* [6], что является решающим этапом в переносе на большие расстояния углеводов из листьев виноградной лозы в ягоды. Показано, что индуцированный дефицит БР нарушает накопление крахмала, активность цикла трикарбоновых кислот, клеточное растяжение и производство биомассы [7]. Не достаточно сведений по влиянию БР на функционирование фотосинтетического аппарата листа. В связи с этим целью исследования было изучение роли экзогенных стероидных фитогормонов в регуляции функционирования фотосинтетического аппарата растений *Solanum tuberosum*.

Объектом исследования служили растения-регенеранты картофеля сорта Луговской. С помощью микрочеренкования материнских растений *in vitro* получали клоны, которые культивировали на безгормональной агаризованной половинной среде МС в течение 28 дней. Корни растений отмывали от твердой среды и растения переносили в условия гидропоники на жидкую МС при температуре $20 \pm 2^\circ\text{C}$ и интенсивности светового потока 130 мкм фотонов/ ($\text{m}^2 \cdot \text{s}$). После адаптации к атмосферной влажности (50–60%) и жидкой среде $\frac{1}{2}$ МС, корни обрабатывали $\frac{1}{2}$ МС (контроль) или растворами стероидных гормонов (28-гомобрассинолида – ГБЛ и 24-эпибрассинолида – ЭБЛ) в концентрациях 10 и 100 пМ (опыт) в течение 4 ч. Скорость ассимиляции углекислоты и транспирации определяли через 4 ч, сразу после воздействия экзогенных стероидных гормонов. Затем корни отмывали дистиллированной водой и растения переносили на $\frac{1}{2}$ МС, по истечении 20 ч повторно измеряли активность физиологических процессов.

Для измерения интенсивности видимого фотосинтеза и транспирации использовали портативный инфракрасный газоанализатор Li-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, Nebraska,

USA). В качестве искусственного источника света применяли систему фотодиодов (6400-02B LED). Определение интенсивности фотосинтеза проводили на неотделенных от растений листьях 5-6 ярусов с использованием камеры-прищепки (листовой камеры). Температура внутри камеры поддерживалась специальной системой теплообмена с электрическим нагревателем и воздушным охлаждением. Температура, влажность и интенсивность ФАР в листовой камере устанавливали в соответствии с условиями выращивания растений, чтобы исключить влияния этих параметров на интенсивность фотосинтеза (P_n) и транспирации (E). В листовой камере скорость потока CO_2 составляла 400 мкмоль/с, а его содержание 400 мкмоль/моль. Скорость фотосинтеза, транспирации, устьичной проводимости и содержания CO_2 фиксировали в течение 1 минуты после стабилизации в листовой камере скорости потока и концентрации CO_2 и влажности воздуха. Продолжительность экспозиции каждого варианта в листовой камере, включая время стабилизации и собственно измерений, составляла от 1,5 до 3 мин. Все измерения проводили с 10:00 до 14:00 часов. Параллельно с измерением газо- и водообмена листа фиксировали устьичную проводимость (g_s) и концентрацию CO_2 в межклеточном пространстве (C_i).

В листьях, у которых измеряли параметры фотосинтеза и транспирации, брали сверлом высечки для спектрофотометрического определения содержания пигментов. На основе количественного определения суммы хлорофиллов и фотосинтеза рассчитывали ассимиляционное число (количество ассимилированной листом CO_2 за 1 ч, приходящееся на единицу содержащегося в листе хлорофилла).

В результате исследований показано, что в результате 4-часовой корневой обработки ЭБЛ низкой концентрации увеличивалась интенсивность фотосинтеза в листе картофеля сорта Луговской (рис. 1). Через 20 ч после отмывания корней от гормонов увеличение интенсивности фотосинтеза продолжалось. Более активным становилось последствие ГБЛ. При сравнении эффективности БР между собой в регуляции ростовых процессов ранее было установлено, что в ряду активности стероидных гормонов можно выделить последовательность брассинолид > ЭБЛ > ГБЛ. Следовало ожидать, что менее активный гормон проявляет свое действие через некоторое время, необходимое для его метаболизма в активный БР.

Изменение интенсивности фотосинтеза сопровождалось изменением интенсивности транспирации. Четко прослеживалось падение интенсивности транспирации под влиянием ГБЛ через 4 и 20 ч после начала обработки, через 20 ч снижение было более сильным.

Практически одинаковое и высокое содержание углекислоты в межклетниках опытных и контрольных вариантов свидетельствует о том, что устьица остались открытыми через 4 и 20 ч после воздействия гормонов. Падение устьичной проводимости, которая характеризует поток водяных паров из межклетников через устьица наружу, и транспирации произошло в результате каких-то внутриклеточных изменений, включился механизм удержания воды внутри клетки. Возможно, изменились состояние воды, вязкость протопласта или другие внутриклеточные параметры, обусловленные механизмами действия гормонов. Вследствие этого видимый фотосинтез растет не очень сильно, возможно из-за конкуренции с другими процессами за воду или энергию.

По данным других авторов восстановление роста корней, гипокотилей и черешков мутантов *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh *cpd* и *bri1* брассинолидом коррелировали с увеличением осмотической проницаемости протопластов гипокотыля. Эти исследования показали, что брассинолид участвует в модификации водно-транспортных свойств клеточных мембран с участием аквапоринов [8].

Вода может играть роль лимитирующего фотосинтез фактора, входя в состав клеточных мембран и являясь средой для всех биохимических реакций, активируя ферменты темновой фазы. Кроме того, от количества воды в замыкающих клетках зависит степень открытия устьиц и тургорное состояние всего растения. Количество воды косвенно влияет

на изменение скорости отложения крахмала в строме хлоропласта и даже на изменение структуры и расположение тилакоидов в строме.

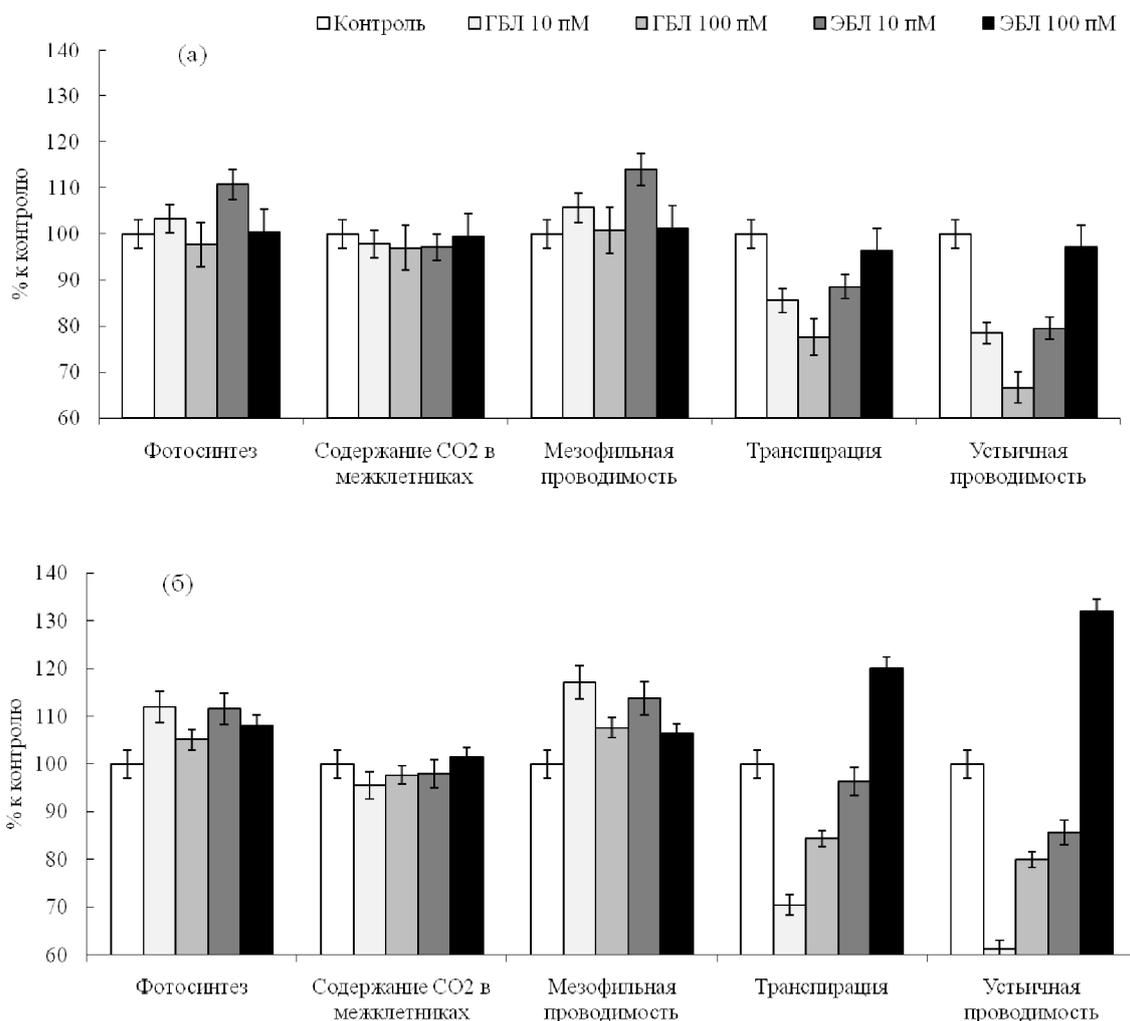


Рис. 1. Влияние brassinостероидов на интенсивность фотосинтеза (фотосинтез) и транспирации (транспирация), мезофильную и устьичную проводимость, содержание CO₂ в межклетниках листа растений-регенерантов *S. tuberosum* после 4 ч (а) и 24 ч (б) воздействия

В соответствии с нашими более ранними данными, корневая предобработка 24-ЭБЛ увеличивала формирование ассимиляционного потенциала (площадь поверхности листьев и содержание фотосинтетических пигментов) растений-регенерантов картофеля сорта Жуковский ранний в условиях гидропоники в течение вегетации по отношению к контрольному варианту [9]. Эффект БР также связан с активацией транскрипции пластидных генов и содержания цитокининов, ответственных за рост и развитие фотосинтетического аппарата [10].

Изменения содержания фотосинтетических пигментов коснулись и листьев растений картофеля сорта Луговской, корни которых обработаны растворами низкой концентрацией ГБЛ и обеими концентрациями ЭБЛ (рис. 2).

Результаты показали, что через 24 ч после обработки БР увеличилось ассимиляционное число. Максимальное ассимиляционное число отмечено у растений, обработанных высокой концентрацией 10 нМ ЭБЛ 17,9 мг CO₂/мг хлорофилла·ч, что составило 136% от контроля. Это было обусловлено, прежде всего, повышенным уровнем фотосинтетической

активности. Наименьшее значение ассимиляционного числа зафиксировали у растений картофеля, обработанных 10 нМ ГБЛ – 11,4 мг CO_2 /мг хлорофилла·ч, что было связано с 20%-ным повышением содержания хлорофиллов.

На практике для ускорения созревания картофеля нередко используют прием, известный как сеникация. Он заключается в опрыскивании посадок картофеля 20%-ным настоем суперфосфата с добавкой 0,05% 2,4Д (синтетический ауксин) [1]. Такая обработка оказывает сильное влияние на отток и распределение продуктов фотосинтеза. В связи с этим используемая нами корневая обработка brassinosterоидами может также влиять на изменение донорно-акцепторных взаимодействий в растении.

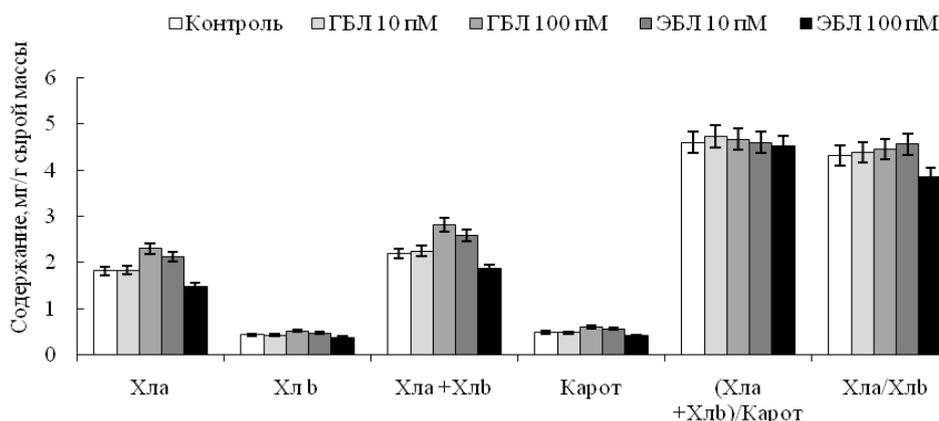


Рис. 2. Влияние brassinosterоидов на содержание фотосинтетических пигментов в листе растений картофеля через 20 ч воздействия

Таким образом, нами показано, что предобработка стероидными гормонами корней оздоровленных растений-регенерантов картофеля сорта Луговской обуславливала увеличение интенсивности фотосинтеза, мезофильную проводимость и снижение транспирации листьев в условиях аквакультуры.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта Российского научного фонда № 16-16-04057.

ЛИТЕРАТУРА

1. Маркаров А.М., Головки Т.К., Табаленкова Г.Н. Морфофизиология клубнеобразующих растений. СПб.: Наука, 2001. 207 с.
2. Мокронос А.Т. Фотосинтез и рост как основа продуктивности растений // Рост растений и его регуляция / Под ред. В.И. Кефели, С.И. Тома. Кишинев: Штиинца, 1985. С. 183–198.
3. Мокронос А.Т. Клубнеобразование и донорно-акцепторные связи у картофеля // Регуляция роста и развития у картофеля / Под ред. М.Х. Чайлахяна, А.Т. Мокроносова. М.: Наука, 1990. С. 6–12.
4. Chory J., Reinecke D., Sim S. et al. A Role for cytokinins in de-etiolation in *Arabidopsis* // Plant Physiol. 1994. V. 104. P. 339–347.
5. Головацкая И.Ф., Винникова Ю.М. Роль гиббереллинов и brassinosterоидов в регуляции роста и развития арабидопсиса // Вестник ТГПУ. 2007. Вып. 6 (69). С. 48–53.
6. Xu F., Xi Z.-M., Zhang H., Zhang C.-J., Zhang Z.-W. Brassinosteroids are involved in controlling sugar unloading in *Vitis vinifera* «Cabernet Sauvignon» berries during véraison // Plant Physiology and Biochemistry. 2015. Vol. 94. P. 197–208. Doi: 10.1016/j.plaphy.2015.06.005.
7. Schröder F., Lisso J., Obata T., Erban A., Maximova E., Giavalisco P., Kopka J., Fernie A.R., Willmitzer L., Müssig C. Consequences of induced brassinosteroid deficiency in *Arabidopsis* leaves // BMC Plant Biology. 2014. Vol. 14. P. 309.
8. Morillon R., Catterou M., Sangwan R.S., Sangwan B.S., Lassalles J.P. Brassinolide may control aquaporin activities in *Arabidopsis thaliana* // Planta. 2001. Vol. 212 (2). P. 199–204.
9. Головацкая И.Ф., Ефимова М.В., Плюснин И.Н., Бойко Е.В., Малофий М.К., Коломейчук Л.В., Видершпан А.Н., Мурган О.К., Медведева Ю.В., Дорофеев В.Ю., Лаптев Н.И., Большакова М.А., Кузнецов Вл.В.,

- Хрипач В.А. Стероидные гормоны регулируют образование клубней у растений-регенерантов картофеля в условиях аквакультуры // Актуальные проблемы картофелеводства: фундаментальные и прикладные аспекты: материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (Россия, Томск, 10–13 апреля 2018 года). Томск, 2018. С. 211–215.
10. Efimova M.V., Vankova R., Kusnetsov V.V., Litvinovskaya R.P., Zlobin I.E., Dobrev P., Vedenicheva N.P., Savchuk A.L., Karnachuk R.A., Kudryakova N.V., Kuznetsov V.V. Effects of 24-epibrassinolide and green light on plastid gene transcription and cytokinin content of barley leaves // Steroids. 2017. Vol. 120. P. 32–40. doi:10.1016/j.steroids.2016.12.004.

УДК 635.21

ВЫРАЩИВАНИЕ НЕКОТОРЫХ СОРТОВ КАРТОФЕЛЯ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ В КАЧЕСТВЕ ЗЕЛЁНОГО УДОБРЕНИЯ СИДЕРАТОВ СЕМЕЙСТВА БОБОВЫЕ В КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

С.А. Ермаков

Санкт-Петербургский государственный аграрный университет, Калининградский филиал
ул. Советская, 12, Калининградская обл., Полесск, Россия
E-mail: sergej.ermakov.1964@mail.ru

Ключевые слова: картофель, сидераты семейства бобовые, урожайность, крахмал.

В научной агрономии зеленое удобрение или сидерация определяется как группа агротехнических приемов, при которых для повышения плодородия в почву заделывают зеленую массу посеянных для этих целей сидеральных культур [2]. Урожайность основных сидеральных культур – различных видов люпина, сераделлы, донника и других бобовых сидератов – в занятых парах Нечерноземной зоны достигает 400–500 ц/га зеленой массы, удобрительная ценность которой не уступает подстилочному навозу хорошего качества. В зеленой массе таких сидератов содержится 200–250 кг/га азота, что при их запашке в почву равноценно внесению 6–7 ц/га дорогостоящей аммиачной селитры [2]. При этом в свежей зеленой массе, богатой углеводами, белками, соотношение С:N узкое и не превышает 10–15:1, что очень важно с позиций повышения биологической активности почвы и мобилизации питательных веществ. Поэтому зеленое удобрение в сидеральных парах всегда было одним из наиболее эффективных приемов биологического окультуривания дерново-подзолистых и других малоплодородных почв [2].

Исключительный интерес для получения безнитратной продукции представляет использование биологического азота последующими небобовыми культурами. Более эффективным путём перевода культур на питание биологическим азотом является использование бобовых культур на сидерацию [4].

Задачей наших исследований являлось изучение влияния зелёного удобрения из семейства бобовые, в энергосберегающей безнитратной технологии, на урожайность пяти сортов картофеля.

На опытном поле Калининградского филиала СПбГАУ в 2017 году был заложен микрополевым опытом по выращиванию пяти сортов картофеля, четыре из которых входят в госреестр (сорта Сантэ, Сантана, Снегирь, Винета) и один не входит в госреестр (сорт Гала). Общая площадь опыта составила 0,04 га, в пяти вариантах и шести повторностях.

Предшественниками сортов Гала, Сантэ и Сантана являлись парозанимающие посе-вы люпина узколистного, предшественниками сортов Сегирь и Винета была пелюшка. Посев осуществлялся вручную, в нарезанные предварительно борозды, расстояние между которыми составляло 70 см. Расстояние в рядах между клубнями от 0,7 до 0,52 см (табл. 1).