

УДК 581.131:632.954

УГЛЕКИСЛОТНЫЙ ГАЗООБМЕН И АКТИВНОСТЬ СУПЕРОКСИДДИСМУТАЗЫ ФЛАГОВЫХ ЛИСТЬЕВ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

О.Г. СОКОЛОВСКАЯ-СЕРГИЕНКО, Д.А. КИРИЗИЙ

Институт физиологии растений и генетики НАН Украины

Украина, 03022, Киев, ул. Васильковская, 31/17

e-mail: sokolovskay@rambler.ru

В вегетационном опыте изучали динамику интенсивности фотосинтеза и фотодыхания, а также активности супероксиддисмутазы (СОД) хлоропластов флаговых листьев в фазы цветение – молочно-восковая спелость трех сортов озимой пшеницы, различающихся по продуктивности – Мироновской 808, Смуглянки и Фаворитки. Показано, что для высокопродуктивных сортов пшеницы в период налива зерна характерна более высокая интенсивность фотодыхания и активность первичного фермента антиоксидантной системы защиты фотосинтетического аппарата – хлоропластной СОД, что сопровождается повышенной интенсивностью фотосинтеза и способствует более полной реализации потенциала их зерновой продуктивности.

Ключевые слова: Triticum aestivum L., сорта, фотосинтез, фотодыхание, супероксиддисмутаза, продуктивность.

Введение. В основе продуктивности растительного организма лежит процесс фотосинтеза, однако связь между его интенсивностью и продуктивностью хозяйственно-ценных органов прослеживается не всегда. Это обусловлено опосредованным влиянием характера распределения ассимилированного углерода в донорно-акцепторной системе растения [1, 2]. Однако в отдельные периоды вегетации эта связь может усиливаться, например у пшеницы после цветения, когда рост вегетативных органов заканчивается и все ассимиляты направляются в зерно. Вместе с тем в этот период начинается реутилизация из листьев азотсодержащих соединений, которые идут на формирование запасных белков зерновки [3], что приводит к снижению интенсивности фотосинтеза. Старение листьев ускоряется и к концу налива зерна они отмирают. Эти процессы можно рассматривать как своего рода стрессовое состояние.

Из литературы известно, что ферментативные антиоксидантные системы [4–6], а также фотодыхание [7] могут играть защитную роль в поддержании активности фотосинтетического аппарата при стрессовых воздействиях.

Исходя из этого целью нашей работы было выяснение роли фотодыхания и одного из ферментов системы антиоксидантной защиты – хлоропластной супероксиддисмутазы (СОД) в поддержании активности фотосинтетического аппарата в процессе налива зерна у различных по продуктивности сортов озимой пшеницы.

Материалы и методы

Объектами исследования были сорта озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.): высокопродуктивные – Смуглянка и Фаворитка, а также менее продуктивный – Мироновская 808. Растения выращивали в вегетационном домике в сосудах Вагнера, вмещающих 10 кг дерново-подзолистой почвы, удобренной NPK. Удобрения вносили при набивке сосудов и в начале фазы выхода в трубку по 2 г действующего вещества на сосуд. Влажность почвы в сосудах поддерживали на уровне 70 %.

Интенсивность фотосинтеза регистрировали на установке, смонтированной на базе оптико-акустического инфракрасного газоанализатора ГИАМ-5М, включенного по дифференциальной схеме [3]. Интенсивность фотодыхания оценивали по уровню выброса CO₂ в первые 60 с после выключения света. Показатели газообмена рассчитывали по общепринятой методике [8].

Хлоропласты выделяли механическим способом при температуре 0 – 4 °С. Среднюю навеску (2 г) флаговых листьев пшеницы гомогенизировали в 7-кратном объеме буферного раствора такого состава: 0,33 М сорбитол, 5 мМ MgCl₂, 0,1 % БСА, 4 мМ аскорбиновая кислота и 50 мМ трис-HCl (pH 7,5).

Гомогенат фильтровали через 2 слоя капроновой ткани и центрифугировали на центрифуге K-24 D при 80 g и температуре 0 – 4 °С на протяжении 5 мин. для осаждения тяжелых частиц. Надосадочную жидкость сливали в другие охлажденные центрифужные пробирки и центрифугировали при 2000 g 10 мин. для получения фракции хлоропластов. Осадок хлоропластов ресуспендировали в изотонической среде с 4 мМ аскорбиновой кислоты, 50 мМ трис-HCl (pH 7,5) объемом 2 мл и в

дальнейшем использовали для определения активности СОД.

Активность СОД определяли с помощью нитротетразолиевого синего при длине волны 560 нм [9].

Содержание хлорофилла в суспензии хлоропластов определяли по методу Арнона [10].

Эксперименты и анализы проводили в 3-4-кратной повторности, результаты обрабатывали статистически.

Результаты и обсуждение

В период налива зерна интенсивность фотосинтеза флаговых листьев исследуемых сортов пшеницы постепенно снижалась (рис. 1). Растения сорта Мироновская 808 имели наименьшие значения этого показателя, а его падение происходило быстрее. Интенсивность фотосинтеза у Смуглянки и Фаворитки была на 20–30% выше, чем у Мироновской 808, а ее снижение происходило медленнее. В то же время между Смуглянкой и Фавориткой не наблюдалось существенных различий по этому показателю. Для высокопродуктивных сортов Смуглянка и Фаворитка была характерна более высокая интенсивность фотодыхания флаговых листьев на протяжении исследуемого периода (рис. 2). Это связано с тем, что ключевой фермент цикла Кальвина – рибулозобисфосфаткарбоксилаза/оксигеназа (РБФК/О), как отражено в его названии, кроме карбоксилазной активности обладает также и оксигеназной [7]. От него же берет начало гликолатный цикл, в результате функционирования которого выделяется CO₂. В нормальных (не стрессовых) условиях произрастания соотношение карбоксилазной и оксигеназной активностей поддерживается примерно на одном уровне, поэтому с повышением интенсивности фотосинтеза обычно возрастает и фотодыхание.

В нормально функционирующем листе количество РБФК/О весьма велико и составляет до 50 % растворимого белка, который содержит до 30 % общего азота листа [11]. В процессе налива зерна азотсодержащие соединения ремобилизуются из вегетативных органов растения и оттекают к зерновкам, где из них образуются запасные белки. РБФК/О, как наибольшее депо азота в листьях, включается в этот процесс, что приводит к уменьшению ее количества. Данное явление лежит в основе снижения ассимиляции CO_2 листьями в процессе налива зерна. Вследствие это-

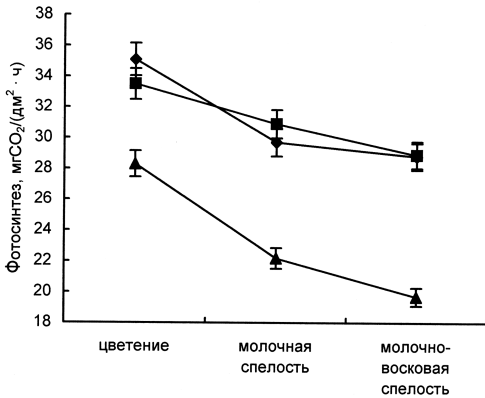


Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза флаговых листьев озимой пшеницы разных сортов в период налива зерна

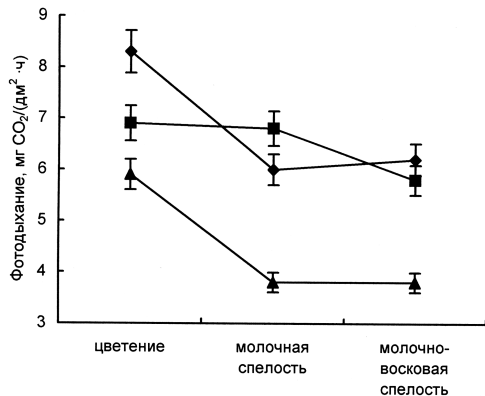


Рис. 2. Интенсивность фотодыхания флаговых листьев озимой пшеницы разных сортов в период налива зерна

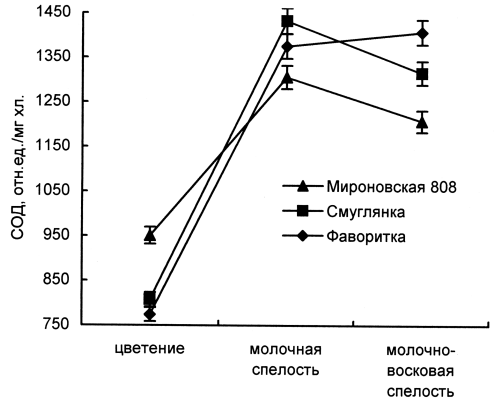


Рис. 3. Активность хлоропластной СОД флаговых листьев озимой пшеницы разных сортов в период налива зерна

го уменьшается использование НАДФН в цикле Кальвина, что ведет к перевосстановлению электронтранспортной цепи и образования АФК в хлоропластах (в первую очередь супероксидного анион-радикала), которые повреждают фотосинтетические мембраны [12]. Известно, что процесс фотодыхания может играть роль альтернативного акцептора электронов [7] и таким образом защищать фотосинтетический аппарат от повреждения. В связи с этим следует отметить, что повышенный уровень фотодыхания флаговых листьев у растений высокопродуктивных сортов Фаворитка и Смуглянка сохранялся дольше по мере старения, чем у менее продуктивного сорта Мионовская 808, а их фотосинтетическая активность была выше.

Другим механизмом защиты фотосинтетического аппарата от супероксидного анион-радикала, образующегося в результате переноса электрона с электронтранспортной цепи фотосинтеза на молекулярный кислород в условиях перевосстановления хлоропластного пула НАДФ, является СОД [13]. Полученные нами данные свидетельствуют, что во флаговых листьях всех исследуемых сортов в период между цветением и молочной спе-

Таблица. Структура урожая главного побега разных сортов озимой пшеницы ($K_{хоз}$ – коэффициент хозяйственной эффективности)

Сорт	Масса сухого вещества			Количество зерен, шт.	Kхоз
	целого побега, г	зерен, г/колос	1000 зерен, г		
Мироновская 808	3,62±0,12	1,69±0,03	47±4	36±3	0,47±0,01
Смуглянка	4,56±0,28	2,12±0,06	48±1	44±2	0,50±0,03
Фаворитка	4,79±0,12	2,48±0,04	55±3	45±2	0,53±0,01

лостью происходило увеличение активности хлоропластной СОД (рис. 3). Следует отметить, что этот эффект был значительно сильнее выражен у Смуглянки и Фаворитки (активность СОД увеличилась на 77 %) по сравнению с Мироновской 808 (активность фермента возросла на 37 %). В период между молочной и молочно-восковой спелостью у Мироновской 808 и Смуглянки наблюдалась тенденция к снижению этого показателя, а у Фаворитки он сохранялся на прежнем высоком уровне. Повышенная активность хлоропластной СОД в период молочной – молочно-восковой спелости по-видимому является защитной реакцией фотосинтетического аппарата на окислительный стресс. Можно предположить, что благодаря большему увеличению активности СОД и усиленному фотодыханию у Фаворитки и Смуглянки по сравнению с Мироновской 808, интенсивность фотосинтеза в исследуемый период у высокоинтенсивных сортов снижалась медленнее и поддерживалась на более высоком уровне.

Поддержание высокой интенсивности фотосинтеза флагового листа пшеницы в период налива зерна рассматривается в литературе как важный фактор увеличения зерновой продуктивности этой культуры [14, 15]. Действительно, масса зерна с целого колоса у сортов Смуглянка и Фаворитка была соответственно на 24 и 46 % выше, чем у Мироновской 808 (таблица). Это преимущество по зерновой продуктивности у высокоинтенсивных сортов

обеспечивалось как за счет увеличенной озерненности колоса, так и благодаря повышенной массе 1000 зерен, особенно у Фаворитки.

Выводы

Таким образом, наши данные позволяют предположить, что более высокие интенсивность фотодыхания и активность хлоропластной СОД во флаговых листьях растений сортов Фаворитка и Смуглянка способствуют поддержанию функционального состояния фотосинтетического аппарата на более высоком уровне по сравнению с Мироновской 808 в период налива зерна. В свою очередь повышенная интенсивность фотосинтеза флаговых листьев у этих сортов обеспечивает лучшую выполненность зерен и озерненность колоса, результатом чего является их более высокая зерновая продуктивность.

Список литературы

1. Киризий Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. – К.: Логос, 2004. – 192 с.
2. Шадчина Т.М., Гуляев Б.И., Кірізій Д.А. та ін. Регуляція фотосинтезу і продуктивність рослин: фізіологічні та екологічні аспекти. – Київ: Фітосоціоцентр, 2006. – 384 с.
3. Кірізій Д.А., Лісневич Л.О., Починок В.М. Продуктивність та особливості реутилізації азоту в контрастних за якістю зерна рослин озимі пшениці різних генотипів // Физиология и биохимия культ. растений. – 2008. – Т. 40, № 1. – С. 23–32.
4. Стороженко В.О., Шадчина Т.М. Роль антиоксидантних ферментів у захисті фотосинтетичного апарату від окисного стресу // Регуляція фотосинтезу і продуктивність рослин: фізіологіч-

- ні та екологічні аспекти. – Київ: Фітосоціоцентр, 2006. – С. 100–130.
5. Трач В.В., Стороженко В.А. Супероксиддисмутаза как компонент антиоксидантной системы растений при абиотических стрессовых воздействиях // Физиология и биохимия культ. растений. – 2007. – Т. 39, № 4. – С. 291–302.
 6. Selote D.S., Khanna-Chopra R. Drought acclimation confers oxidative stress tolerance by inducing co-ordinated antioxidant defense at cellular and subcellular level in leaves of wheat seedlings // *Physiol. Plant.* – 2006. – Vol. 127, № 3. – P. 494–506.
 7. Стасик О.О. Фотодихання і його фізіологічне значення // *Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку*. Т. 1. – Київ: Логос, 2009. – С. 170–199.
 8. Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения / Под ред. А.Т. Мокроносова и А.Г. Ковалева. – М.: Агропромиздат, 1989. – 460 с.
 9. Giannopolitis C.N., Ries S.K. Superoxide dismutase. Occurrence in higher plants // *Plant Physiol.* – 1977. – Vol. 59, № 2. – P. 309–314.
 10. Arnon D.I. Copper enzyme in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris* // *Plant Physiol.* – 1949. – Vol. 24, № 1. – P. 1–15.
 11. Lawlor D.W. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems // *J. Exp. Bot.* – 2002. – Vol. 53, № 370. – P. 773–787.
 12. Foyer C.H., Noctor G. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling // *New Phytol.* – 2000. – Vol. 146. – P. 359–388.
 13. Asada K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions // *Plant Physiol.* – 2006 – Vol. 141, № 2. – P. 391–396.
 14. Применение физиологии растений в селекции пшеницы / Под. ред. В.В. Моргуна. – К.: Логос, 2007. – 492 с.
 15. Моргун В.В., Швартау В.В., Киризий Д.А. Фізіологічні основи отримання високих врожаїв пшениці // *Физиология и биохимия культ. растений.* – 2008. – Vol. 40, № 6. – С. 463–479.

Представлена О.В. Дубровной.
Поступила 21.12.2009.

ВУГЛЕКИСЛОТНИЙ ГАЗООБМІН І АКТИВНІСТЬ СУПЕРОКСИДДИСМУТАЗИ ПРАПОРЦЕВИХ ЛИСТКІВ РІЗНИХ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

О.Г. Соколовська-Сергієнко, Д.А. Кірізії

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України
Україна, 03022, Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: sokolovskay@rambler.ru

У вегетаційному досліді вивчали динаміку інтенсивності фотосинтезу і фотодихання, а також активності супероксиддисмутази (СОД) хлоропластів прапорцевих листків у фазі цвітіння – молочно-воскової стиглості трьох сортів озимої пшениці різних за продуктивністю – Миронівської 808, Смуглянки та Фаворитки. Показано, що для високопродуктивних сортів пшениці в період наливу зерна характерна вища інтенсивність фотодихання і активність первинного ферменту антиоксидантної системи захисту фотосинтетичного апарату – хлоропластної СОД, що супроводжується підвищеною інтенсивністю фотосинтезу і сприяє повнішій реалізації потенціалу їхньої зернової продуктивності.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., сорти, фотосинтез, фотодихання, супероксиддисмутаза, продуктивність.

CARBON DIOXIDE GAS EXCHANGE AND SUPEROXIDE DISMUTASE ACTIVITY OF FLAG LEAVES OF DIFFERENT WINTER WHEAT VARIETIES

O.G. Sokolovska-Sergienko, D.A. Kiriziy

Institute of Plant Physiology and Genetics NAS
of Ukraine
Ukraine, 03022, Kyiv, Vasilkivska st., 31/17
e-mail: sokolovskay@rambler.ru

The net photosynthetic and photorespiration rate and chloroplast superoxide dismutase (SOD) activity dynamics in flag leaves of three winter wheat varieties differed in productivity – Mironovskaya 808, Smuglyanka and Favoritka were studied in flowering – milky-wax ripeness in pot experiment. It was shown, that more productive varieties were characterized by higher photorespiration rate and activity of primary enzyme of photosynthetic apparatus antioxidant defense system – chloroplast SOD, that is accompanied by enhanced net photosynthetic rate and promote more complete realization of their grain productivity potential.

Key words: *Triticum aestivum* L., varieties, photosynthesis, photorespiration, superoxide dismutase, productivity.