

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РФ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования

ПЕНЗЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Факультет
физико-математических
и естественных наук

Кафедра
«Общая биология и биохимия»

Направление подготовки 06.03.01 Биология
Профиль подготовки Биохимия
Форма обучения очная

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

на тему:

**«ДИНАМИКА ИЗМЕНЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА У
РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ СТРЕССА»**

Студент _____ Суляева Анна Юрьевна

Руководитель _____ Солдатов С.А.

Нормоконтролер _____ Клыченков С.В.

Работа допущена к защите (протокол заседания кафедры от 19.06.23 № 14)

Заведующий кафедрой _____ Карпова Г.А.

Работа защищена с отметкой отлично

(протокол заседания ГЭК от 04.07.23 № 8)

Секретарь ГЭК _____ Клыченков С.В.

Пенза, 2023

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	6
1.1 Фотосинтез и изменения интенсивности фотосинтеза у растений в условиях стресса.....	6
1.2 Влияние внутренних и внешних факторов на фотосинтез	14
1.3 Агроклиматические ресурсы региона	30
1.4 Климатические условия в годы проведения исследований	31
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	32
2.1 Объект исследования	32
2.2 Методы исследования.....	41
ГЛАВА 3. ДИНАМИКА ИЗМЕНЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕ- ЗА В УСЛОВИЯХ СТРЕССА	44
3.1 Действие температурного стресса на рост и развитие растений пшеницы	44
3.2 Изменение содержания пигментов у растений пшеницы в условиях стресса	46
3.3 Динамика изменения интенсивности фотосинтеза у пшеницы в условиях стресса	48
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	51
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	53

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования обусловлена тем, что температура, связанная с увеличением засушливого или холодного периода, вызывает радикальные изменения в фенологии пшеницы, следовательно, раннее цветение, длительный период налива зерна и поздний период созревания следует учитывать при отборе в условиях этих стрессов на фенологической основе.

Воздействие жары, засухи и холода благоприятно сказываются на некоторых качественных характеристиках, таких как зольность и белок, но отрицательно – на урожайности, поскольку качество и количество обратно пропорциональны друг другу.

Стресс от засухи является одним из основных ограничений роста растений и вызывает во всем мире серьезные потери урожая, особенно зерновых. Засуха уже вызвала среднее снижение урожайности на 9-10% по всему миру в период с 1964 по 2007 г., и современные климатические модели предсказывают дальнейшее ухудшение этой ситуации. Следовательно, стрессоустойчивость к засухе была признана главной целью будущих селекционных программ. Стресс от засухи ставит перед растениями дилемму: с одной стороны, им необходимо закрывать устьица, чтобы избежать чрезмерной потери воды, а с другой стороны, им необходимо держать устьица открытыми для охлаждения и поглощения CO_2 . Соответственно, фотосинтетическая активность сильно снижается, когда растения вынуждены реагировать на засуху. Засухи, препятствующие фотосинтезу, были тщательно изучены. Однако относительная важность различных факторов, ограничивающих фотосинтез, все еще остается спорной. Ясно, что ограничение доступности CO_2 из-за снижения устьичной проводимости обычно считается основной причиной снижения фотосинтеза при слабом или умеренном ограничении воды. Важно отметить, что в полевых условиях устьица закрываются особенно в полдень, когда интенсивность света становится максимальной, что приводит к избытку падающей энергии по отношению к доступному межклеточному CO_2 .

Следовательно, количество собранной световой энергии и генерируемой восстановительной мощности может легко превысить скорость ее потребления в цикле Кальвина-Бенсона-Бэсшема (СВВ), что вызывает избыток активных форм кислорода (АФК) и последующее повреждение клеток. Следовательно, растения используют ряд различных защитных механизмов для рассеивания избыточной энергии при сборе света в условиях ограничения выбросов CO₂. Пшеница является одной из важных основных продовольственных культур в мире. Исследования показывают, что в большинстве регионов мира, где выращивается пшеница, наблюдаются периоды превышения оптимальных температур, приводящие к значительному снижению урожайности зерна. Кроме того, МГЭИК прогнозировала, что в будущем посевы будут сталкиваться с кратковременными периодами экстремальных температур, что усугубит негативное влияние температур на урожайность зерна.

Пшеница чувствительна к высокой температуре на репродуктивных стадиях по сравнению с вегетативными стадиями. Оптимальная температура для пшеницы на репродуктивных стадиях составляет от +15 до +20°C. Однако в регионах мира, где выращивается пшеница, ожидается повышенная частота высоких дневных температур (> +34°C). Если возникновение высоко-температурного стресса совпадает с чувствительными стадиями пшеницы, это окажет значительное негативное влияние на урожай зерна. У полевых культур повышение температуры на критических стадиях роста может привести к снижению урожайности на 2,5-10%.

Для пшеницы повышение минимальной или максимальной температуры на 1°C в течение сезона сбора урожая может снизить мировое производство пшеницы на ~ 5,6%. Повышение прогнозируемой температуры на 1°C во время репродуктивных стадий может снизить урожай зерна на 21%. Мировое производство пшеницы будет снижаться на 6% при каждом повышении текущей средней температуры на 1°C и станет более изменчивым во времени и пространстве. Поэтому важно выводить генотипы, устойчивые к высокой температуре, для поддержания производства пшеницы.

Фотосинтез листьев серьезно страдает от высокочастотного стресса, влияющего на рост и развитие растений. Внутри хлоропласта фотосистема II, присутствующая в тилакоидных мембранах, очень чувствительна к высокой температуре, а повреждения тилакоидной мембраны снижают перенос фотосинтетических электронов, синтез аденозинтрифосфатфосфата и изменения в фотохимических реакциях. Кроме того, высокая температура увеличивает выработку активных форм кислорода (АФК), включая супероксидный радикал (O_2^-), перекись водорода (H_2O_2) и перекисное окисление липидов, что приводит к увеличению повреждения мембран. Высокотемпературный стресс также вызывает набухание тилакоидной мембраны и непроницаемость, что приводит к физическому отделению хлорофиллового комплекса II для сбора света от основного комплекса фотосистемы. Снижение скорости фотосинтеза при стрессе высоких температур у пшеницы является взаимосвязью между повреждением тилакоидной мембраны, липидным составом мембраны и окислительным повреждением клеточных органелл.

Цель и задачи исследований. Целью дипломной работы являлось изучение динамики изменения интенсивности фотосинтеза у растений пшеницы в условиях стресса.

В соответствии с целью были поставлены следующие задачи:

- исследовать процесс фотосинтеза и изменения интенсивности фотосинтеза у растений в условиях стресса;
- охарактеризовать влияние внутренних и внешних факторов на фотосинтез;
- проанализировать агроклиматические ресурсы региона;
- выявить изменение содержания пигментов у растений пшеницы в условиях стресса;
- проследить изменения интенсивности фотосинтеза у пшеницы в условиях стресса.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Фотосинтез и изменения интенсивности фотосинтеза у растений в условиях стресса

Стресс является значительным ограничением развития растений и вызывает существенное снижение урожайности. Так, растения, подверженные низким температурам или заморозковым повреждениям, часто проявляют серьезные физиологические и морфологические изменения, такие как повреждение клеточных структур, снижение скорости фотосинтеза, устьичной проводимости, транспирации и транспорта электронов. Поэтому изучение реакций растений на стресс – вопрос первостепенной важности. Во-первых, развитие представлений об ответных реакциях растений на воздействие неблагоприятных условий среды представляет научный интерес и позволяет более точно понять закономерности функционирования не только растений, но и всех живых организмов, включая и человека. Во-вторых, эта область физиологии растений является практически важной, поскольку выявление механизмов устойчивости и адаптации растений к неблагоприятным условиям окружающей среды даёт возможность для дальнейшего развития селекции и биотехнологий.

В фитофизиологии термин «стресс» имеет разные значения. В одних случаях он используется для обозначения «воздействия» (стрессовое воздействие, стрессовый фактор, стрессовые нагрузки, индуцированный стресс), если стресс отражает количественную сторону раздражителя. В других случаях, когда, например, говорят о водном, солевом или окислительном стрессе, то под данным термином понимают сложный комплекс ответных неспецифических и специфических изменений.

Фотосинтез является уникальным процессом, который обеспечивает жизнь большинства живых организмов за счет поставки органических веществ и энергии. Он изучается традиционно в физиологии и биохимии растений. В настоящее время идут активные исследования фотосинтеза на моле-

кулярном, биофизическом и молекулярно-генетическом уровнях, как в биологических, так и в искусственных системах разных сложностей. Вместе с тем, все больше внимания уделяется исследованиям фотосинтеза в глобальных масштабах, из-за его значительной роли в экосистемах и биосфере в целом. Современная наука о фотосинтезе представляет собой сложный комплекс научных знаний, изучающих все аспекты этого процесса [21].

Фотосинтез поддерживает жизнь растений на земле и необходим для роста и развития растений. Такие факторы, как неблагоприятные условия окружающей среды, сети регулирования стресса и биохимические процессы в растениях, ограничивают эффективность фотосинтеза растений и тем самым угрожают продовольственной безопасности во всем мире. Хотя для оценки эффективности ключевых компонентов фотосинтеза и их реакции на стресс использовались многочисленные физиологические подходы, эти подходы недостаточно обширны и не способствуют стратегическому улучшению фотосинтеза в условиях абиотических стрессов.

Снижение фотосинтетической способности растений из-за этих стрессов напрямую связано со снижением урожайности. Таким образом, подробная информация о реакциях растений и лучшее понимание механизмов фотосинтеза могут помочь в разработке новых культурных растений с более высокой урожайностью даже в условиях стресса. Интересно, что нарушение сигнальных и метаболических путей, идентификация некоторых ключевых регуляторных элементов, характеристика потенциальных генов и реакции фитогормонов на абиотические факторы расширили наши знания, связанные с фотосинтезом. Однако понимание динамической модуляции фотосинтеза в условиях резких колебаний природных условий остается ограниченным. Логическая концепция регуляции фотосинтеза в условиях абиотических стрессов наряду со стратегиями улучшения расширит и, несомненно, ускорит развитие механизмов устойчивости к стрессам, более широкой приспособляемости, более высокой выживаемости и потенциала урожайности видов растений.

Хотя многочисленные физиологические, биохимические и молекулярные процессы совместно определяют продуктивность растений, считается, что стабильные показатели фотосинтеза необходимы для здорового роста и развития растений. Фотосинтез подпитывает ряд метаболических процессов, запуская процесс преобразования световой энергии в химическую энергию.

Хлоропласт – место протекания как световых, так и темновых реакций фотосинтеза. Он достаточно чувствителен к абиотическим стрессам, токсичности тяжелых металлов, дефициту или токсичности питательных веществ, гипоксии или аноксии, ультрафиолетовому (УФ) излучению, колебаниям интенсивности света. Абиотические стрессы также оказывают негативное влияние на фотосистемы I (PSI) и PS II, цепи переноса электронов (ETC) и биосинтез хлорофилла (Chl). Кроме того, абиотические стрессы снижают проводимость устьиц, вызывая окислительный стресс, который снижает активность рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы/ оксигеназы (Rubisco) и затрудняет процесс фотосинтеза.

Активные формы кислорода (АФК) синтезируются в различных компартментах, включая пластиды, митохондрии, пероксисомы и апопласт, различными путями и контролируются сетью генов АФК. Кроме того, каждый клеточный компартмент контролирует свой собственный гомеостаз АФК, где различные уровни АФК в разных компартментах генерируют определенную сигнатуру АФК. Кроме того, различная сигнатура АФК, возникающая в результате непохожих абиотических стрессов и / или комбинации различных абиотических стрессов, декодируется с помощью разных датчиков АФК и впоследствии инициирует специфичный для стресса сигнал в поражающем растении. Выработка АФК происходит в хлоропластах в ETC PSI и PSII во время световых реакций и усиливается, когда ограничивается поступление диоксида углерода (CO_2) и нарушается синтез АТФ. Образование АФК в нормальных условиях является побочным продуктом метаболических путей, таких как фотосинтез, дыхание и фотодыхание, при избыточном производстве активных форм кислорода (АФК), таких как перекись водорода (H_2O_2),

синглетный кислород ($*O_2$), супероксид (O_2^-), и гидроксильные (OH^-) радикалы, являются общей особенностью при абиотических стрессах. Во время абиотических стрессов существует два основных источника АФК: метаболические АФК (образующиеся в результате нарушений метаболической активности) и сигнальные АФК (вырабатываемые для передачи сигналов в ответ на сеть передачи сигналов в ответ на абиотический стресс).

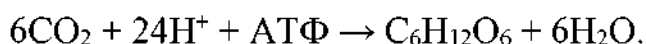
Повышенный уровень внутриклеточных АФК в клетках смягчается белками, детоксифицирующими АФК, такими как супероксиддисмутаза (SOD), аскорбатпероксидаза (APX), каталаза (CAT), глутатионпероксидаза (GPX) и пероксиредоксин (PRX) и аскорбат или глутатион (GSH), которые присутствуют почти во всех субклеточных компартментах. Однако системы поглощения АФК не настолько эффективны для полного удаления внутриклеточных АФК, поэтому для повышения устойчивости к абиотическому стрессу более подходящим вариантом может быть генетическая манипуляция антиоксидантами и ферментами, поглощающими АФК [32].

Растения используют несколько механизмов для фотозащиты, таких как фотодыхание, циклический поток электронов, альтернативный поток электронов и антиоксидантные системы. Фотодыхание поглощает избыток NADPH и, таким образом, уменьшает его чрезмерное накопление на акцепторной стороне PSI, предотвращая чрезмерное сокращение фотосинтетических электронных цепей. Например, у альпийской травы *Ranunculus glacialis* избыточные электроны переносятся в кислород при блокировании фотодыхания из-за высокого содержания оксидазы на концах пластид (PTOX). Этот PTOX обладает способностью переносить электроны от пластохинона непосредственно к кислороду и, таким образом, избегать сокращения пула пластохинонов, тем самым защищая хлоропласты от чрезмерного сокращения. Более того, PTOX может поддерживать окисление пула пластохинолов при стрессах холода, тепла или высокой освещенности и, таким образом, ослаблять фотоингибирование PSII.

Темновая фаза фотосинтеза растений протекает в строме хлоропласта.

Для ее реакций не нужна энергия света, поэтому они происходят не только на свету, но и в темноте. Реакции темновой фазы представляют собой цепочку последовательных преобразований углекислого газа (поступает из воздуха), приводящую к образованию глюкозы и других органических веществ.

Первая реакция в этой цепочке – фиксация углекислого газа; акцептором углекислого газа является пятиуглеродный сахар рибулозобифосфат (РиБФ); катализирует реакцию фермент рибулозобифосфат-карбоксилаза (РиБФ-карбоксилаза). В результате карбоксилирования рибулозобисфосфата образуется неустойчивое шестиуглеродное соединение, которое сразу же распадается на две молекулы фосfogлицериновой кислоты (ФГК). Затем происходит цикл реакций, в которых через ряд промежуточных продуктов фосfogлицериновая кислота преобразуется в глюкозу. В этих реакциях используются энергии АТФ и НАДФ·Н₂, образованных в световую фазу; цикл этих реакций получил название «цикл Кальвина»:



Кроме глюкозы, в процессе фотосинтеза образуются другие мономеры сложных органических соединений – аминокислоты, глицерин и жирные кислоты, нуклеотиды.

У растений начальные ферменты цикла Кальвина локализованы в хлоропластах. В клетках фототрофных бактерий рибулозодифосфаткарбоксилаза найдена в карбоксисомах, хотя не исключено, что там она пребывает в латентном состоянии.

В процессе функционирования цикл Кальвина подвергается строгой метаболической регуляции. Особенно тонко регулируется активность фосфорибулокиназы, в частности, чувствительной к энергетическому заряду клетки и к степени восстановленности NAD. Цикл работает эффективно только в условиях нормального снабжения энергией и восстановителями [5].

Процесс темновой фазы фотосинтеза регулируется двумя основными ферментами: фосфорибулокиназой и ФЕП-карбоксилазой. У СЗ растений, под действием фосфорибулокиназы продуктами фотосинтеза являются трех-

углеродные (C3) соединения, а под действием ФЕП-карбоксилазы осуществляется C4-фотосинтез, при котором первым продуктом являются четырехуглеродные (C4) соединения.

По многолетним наблюдениям [1-3] условиями высокой продуктивности растений является высокая активность фотосинтетического аппарата и оптимальная листовая поверхность. Её зависимость от освещённости можно проследить по световой характеристике [4] с увеличением интенсивности света поглощение углекислого газа происходит линейно, а затем при некоторых значениях светового потока выходит на «плато», сохраняясь неизменной, несмотря на увеличение интенсивности. Угол наклона соответствует её эффективности использования лучистой энергии. У светолюбивых растений насыщение фотосинтеза наступает при больших интенсивностях света, а теневыносливых - при меньших. По мнению В.Н. Любименко различие в интенсивности фотосинтеза тех и других растений связаны с адаптацией растений к солнечной радиации при произрастании в естественных условиях.

Энергия, поглощаемая листом, используется не только для фотосинтеза, но и для различных процессов морфогенеза, таких как клеточное деление, рост осевых органов, образование пигмента. Поглощённая ими энергия находится в диапазоне 320-700 нм с максимальной концентрацией в области синезеленого и красного цветов. Согласно закону Грот Гуса, фотохимические процессы осуществляются только под воздействием тех лучей, которые поглощаются регулирующей системой. Для оценки эффективности спектрального состава излучения на рост были проведены эксперименты с разными значениями интенсивности. При всех различных физиологических процессах реакция осуществляется светом, наиболее поглощаемым пигментом листа [37].

В свою очередь, состояние и свойства оптического аппарата листа, поглощающего радиацию с меняющейся интенсивностью и спектральным составом, могут определить и различать их эффективность для жизнедеятельности растений. При снижении освещённости возникает необходимость в

увеличении хлорофилла в листе, что позволяет растению сохранить достаточно выгодную эффективность фотосинтеза. Механизм фотосинтеза приводится в соответствии с уровнем фотонасыщения. С уменьшением освещённости на 10-15% у большинства светолюбивых растений увеличивается поверхность листа, размер колеоптиля пластид, без изменения числа листьев. При большем уменьшении освещённости происходит уменьшение точности всех параметров. При затемнении возрастает содержание пигмента, вызванное адаптацией растительного организма к недостатку освещённости.

На рост растения оказывают влияние питание, температура и освещённость. Освещённость действует на механизм фотосинтеза, его качество и интенсивность. Синие лучи стимулируют химическое деление, но задерживают растяжение. При освещении красными лучами, наоборот, наблюдается линейное удлинение органов, тогда как клеточное деление замедляется. Вытягивание обусловлено ИК - излучением, стимулирующим клеточное растяжение. Подтверждением тому являются низкорослые горные растения, произрастающие в условиях коротковолнового УФ - излучения и пониженной температуры. Качество света влияет в зависимости от стадии развития органов. Все эти условия должны быть учтены при выращивании в искусственном освещении. Непременным условием жизни является фотосинтез. Его упрощённая схема выглядит следующим образом: $H_2O + CO_2 \rightarrow CH_2O + O_2 + Q$. Величина энергии химической связи в соединениях участвующих в фотосинтезе составляет 344 кДж/моль. Эту величину принимают за меру энергии, запасённой при фотосинтезе. При окислении глюкозы в присутствии углекислого газа, кислорода и воды освобождается энергии 362 кДж/моль. Из источника света энергия вносится 8 квантами световой энергии красного излучения с длиной волны 680 нм [5]. Хлорофилл поглощает энергию и возбуждается, переход из синглетного (одиночного) в триплетное состояние.

Таким образом, исследована биопродуктивность светолюбивых и теневыносливых культур вблизи порога светового насыщения фотосинтеза. Уменьшение активности фотосинтетического аппарата может иметь множе-

ство причин, одна из которых – уменьшение концентрации пигмента в зеленых листьях при увеличении освещенности. В условиях искусственного света оптимальной продуктивности можно достичь при малой освещенности и большем фотопериоде (световом дне).

Трансгенные подходы по-прежнему имеют более широкие возможности для лучшего улучшения урожая, где необходимо протестировать широкий спектр абиотических стрессов на основе индуцируемого промотора, нацеленного на конкретную ткань, стадию и специфический экологический стресс. Это может позволить выращивать трансгенные растения в суровых условиях с минимальными потерями урожая как помощь в недооценке генетических и экологических взаимодействий. Более того, изменение фотосинтеза фитогормонами в условиях стресса основано не на единичном событии, а на сложном процессе сигнальных сетей и поведении экспрессии генов фотосинтеза, регулируемых фитогормонами. Здесь предполагаемые функции генов во время фотосинтеза и корреляция между транскриптомным профилированием и регуляторными сетями фитогормонов в значительной степени связывают ценный набор данных [21].

Окислительно-восстановительное состояние регулируется различными факторами окружающей среды, а дестабилизированное окислительно-восстановительное состояние перепрограммирует процесс фотосинтеза ЕТС, гены хлоропластов и различные другие метаболические и сигнальные реакции. Поэтому в будущих исследованиях эффективность использования света и выход фотосинтетических электронов, улучшение усвоения углерода и ограничение его потерь при фотодыхании являются основными вопросами, которые необходимо рассмотреть. Ранее документированные данные указывали, что эффективность фотосинтеза снижается из-за ингибирования активности Rubisco, поэтому мы предполагаем, что модификации Rubisco для получения более высоких скоростей оборота, когда специфичность к субстрату не является очень перспективным направлением для будущих исследований. Было бы более полезно сосредоточиться на трех подходах к улучшению фикс-

сации углерода с помощью генной инженерии, а именно на улучшении каталитических свойств Rubisco, внедрении механизмов концентрации углерода (CCM) и разработке фотодыхания. Это улучшило бы Rubisco и увеличило бы скорость фазы регенерации RuBP в хлоропласте. Хотя TF играют важную роль в ответах на абиотический стресс, регуляция фотосинтетических генов с помощью TF еще не полностью изучена. Кроме того, область должна быть исследована более тщательно с точки зрения их значения для улучшения фотосинтеза, продуктивности растений и устойчивости к стрессам. В целом, данные свидетельствуют о том, что усовершенствованный механизм фотосинтеза и метаболическая передача сигналов с улучшенной стрессоустойчивостью у растений требуют более полного понимания междисциплинарных стратегий, основанных на различных областях исследований.

Вывод. Данные показывают, что стрессы обычно зависят от их интенсивности и продолжительности, которые либо повышают, либо понижают регуляцию генов, участвующих в механизме фотосинтеза у растений. Таким образом, получение паттернов экспрессии таких генов может помочь понять фотосинтетические или другие метаболические реакции растений на различные стрессы, а дальнейшая функциональная проверка может повысить способность фотосинтеза у различных культур в условиях стресса. Мы предлагаем провести серию комплексных и более логичных исследований, которые охватывают геномный, протеомный и физиологический и биохимический анализ растений в условиях стресса.

1.2 Влияние внутренних и внешних факторов на фотосинтез

Различные аспекты фотосинтеза являются предметом детальных исследований, которые проводятся на уровне посевов, целого растения, его отдельных органов, клетки и клеточных структур. Экология фотосинтеза – это результат того, как растения взаимодействуют с конкретными условиями окружающей среды. В то же время знания, полученные в этой области, могут

быть использованы для регулирования продуктивности растений в различных агроклиматических зонах [40].

Среди различных показателей фотосинтетической функций наиболее часто используют интенсивность фотосинтеза (ИФ). Это понятие учитывает количество углекислого газа, которое усваивается единицей листовой поверхности за единицу времени. Наиболее распространенный метод определения ИФ – газометрический, который основан на инфракрасном анализе содержания диоксида углерода в потоке воздуха. Этот метод позволяет точно учитывать поглощение углекислого газа.

Измерение поглощения углекислого газа имеет ряд важных преимуществ перед определением динамики накопления сухой массы. Радиометрический метод определения ИФ использует введение метки по ^{14}C в виде углекислого газа. Полярографическое определение кислорода осуществляется при помощи электрода, который прикладывают к листу. Этот метод предоставляет дополнительную информацию о том, что соотношение между выделенным кислородом и поглощенным углекислым газом не всегда равно единице. Таким образом, используя тот или иной метод определения ИФ, можно изучить влияние различных внешних факторов на процесс фотосинтеза [31].

Свет является главным элементом фотосинтеза среди всех внешних влияющих факторов. Всего лишь 1-3% поглощенной энергии фотоактивных лучей расходуется на процесс фотосинтеза. Остальная часть энергии расходуется: до 10% отражается, 35% – тепловое излучение, 10% – пропускается через лист и 43% расходуется на испарение воды. Световая кривая отображает реакцию фотосинтеза на поток фотонов и состоит из двух фаз. В первой фазе интенсивность фотосинтеза линейно зависит от потока квантов. У теневыносливых растений и глубоководных водорослей угол наклона световой кривой обычно выше, так как они имеют хорошо развитый пигментный аппарат, позволяющий более эффективно использовать свет низкой интенсивности. Во второй фазе кривой наклон уменьшается по мере

увеличения потока квантов и выходит на плато, когда ИФ максимальна при ее насыщении светом. Светолюбивые растения требуют значительно большего освещения, чтобы достигнуть насыщения, чем теневыносливые. В области светового насыщения интенсивность фотосинтеза значительно выше интенсивности дыхания. При снижении освещенности до определенного значения интенсивность дыхания и фотосинтеза выравниваются.

Интенсивность фотосинтеза также зависит от спектрального состава света, наиболее высокая она в красных лучах. Растения, выращиваемые на синем и красном свете, различаются и по составу продуктов фотосинтеза: синий свет активизирует преимущественно биосинтез неуглеводных продуктов (амино- и органические кислоты, белки), а красный – сахаров и крахмала [29].

Элементы минерального питания могут существенно влиять на ИФ. Минеральные вещества входят в состав ферментов и пигментов или непосредственно участвуют в процессе фотосинтеза в качестве активаторов. Недостаток минеральных веществ может повлиять на содержание хлорофилла и на число, размеры и ультраструктуру хлоропластов. Среди элементов питания особое место занимает азот. До 65% белка листа находится в хлоропласте. Эффективность использования азота листом, измеряемая количеством углекислого газа, поглощенным единицей массы азота за единицу времени, увеличивается с повышением азота в листе до 2,0-2,5%, а затем постепенно снижается. Активный метаболизм азота стабилизирует работу фотосинтетического аппарата. При недостатке фосфора нарушаются фотохимические и темновые реакции фотосинтеза. Особенно резко дефицит фосфора проявляется при высокой освещенности, при этом наиболее чувствительными оказываются темновые реакции. Избыток фосфора также ингибирует фотосинтез, по-видимому, вследствие изменения проницаемости мембран.

Все первичные процессы фотосинтеза не зависят от значений температуры, а процессы, связанные с восстановлением углерода, являются температурозависимыми. Для значительного числа растений обратимое влияние тем-

пературы на фотосинтез наблюдается при температурах от 4 до 34°C. При температурах, лежащих за пределами устойчивости физиологических систем листа, фотосинтетическая активность падает. При низкой температуре растения, адаптированные к холоду, обладают более высокой скоростью поглощения углекислого газа, чем растения, адаптированные к теплу, и негативное влияние температуры происходит только после длительного воздействия. Снижение температуры вместе с ярким освещением оказывает более негативное действие, чем только одно понижение температуры.

Приспособление растений к высоким температурам связано с повышением температурной устойчивости мембран хлоропластов, а к низкой – с повышением количества и активности ферментов, а также содержания ненасыщенных жирных кислот.

Недостаток поглощаемой растениями воды отрицательно сказывается на процессах фотосинтеза несмотря на то, что при фотосинтезе используется около 1% воды. Фотодыхание снижается с увеличением дефицита воды, менее чувствительно к водному стрессу, чем ассимиляция углекислого газа. Реакция фотосинтеза на недостаток влаги зависит от немалого количества сопутствующих факторов. К ним относятся возраст растения, величина донорно-акцепторных отношений, предыдущих условий и частота возникновения стрессовых ситуаций для растения. Фотосинтез листа особенно чувствителен к дефициту влаги в фазе роста. По мере постепенного старения листа устойчивость к ассимиляции углекислого газа возрастает. Степень и продолжительность полуденной депрессии фотосинтеза довольно часто применяют для проведения диагностики засухоустойчивости сортов сельскохозяйственных культур [37].

Влияние интенсивности света на фотосинтез. Свет является ключевым фактором, ответственным за здоровый рост и развитие растений, а колебания интенсивности света негативно влияют на физиологию и биохимию растений и подавляют процесс фотосинтеза. Например, высокая интенсивность света генерирует вредные кислородные радикалы и нарушает работу LHC (light

harvesting complex), вызывая фотоингибирование, тогда как недостаточный свет снижает эффективность фотосинтеза, а также метаболизм углекислого газа и азота и усиливает окислительный стресс. Кроме того, слабый свет значительно снижает фотосинтез и эффективность устьичной проводимости, что приводит к быстрому увеличению межклеточной концентрации CO_2 в листьях. Таким образом, стресс при слабом освещении подавляет механизм фотосинтеза, устьичную проводимость, максимальную квантовую эффективность PSII, скорость транспирации, фотосинтетическую эффективность использования воды и чистую скорость фотосинтеза.

Фитохромы и криптохромы представляют собой множественные сенсорные фоторецепторы, которые реагируют на световые сигналы. Однако механистическое объяснение этих фитохромов еще не полностью понято. Функция прямого взаимодействия белок – белок, SPA1 / COP1 E3, убиквитинлигазного комплекса, факторов транскрипции bHLH и регуляции транскрипции генов BIC регулирует взаимодействие фоторецепторов, что может служить безопасным клапаном для предотвращения чрезмерной реакции криптохромов у проростков. Фотоингибирование вызвано функциональным сбоем реакционного центра PSII, когда плохое окисление при высокой интенсивности света повреждает внутренний ключевой ответственный белок D1, и деградация в реакционном центре PSII становится фотоинактивированной. Кроме того, высокая интенсивность света также снижает активность митохондрий, фотохимическую эффективность, а также рассеивание избыточной световой энергии в виде тепла, тем самым повреждая PSI и PSII. Кроме того, квантовой эффективности PSII препятствует перенос электронов, фотохимическая эффективность, фотоокисление при сильном световом стрессе, сопровождающемся высокой температурой. Помимо этого, высокая интенсивность света вызывает деградацию Chl b ферментом Chl b редуктазой, хотя растения обладают способностью изменять свою физиологию, изменяя такие процессы, как устьичная проводимость и транспирация.

Сильный световой стресс также вызывает фотоповреждение фотосин-

тетического аппарата. Например, в тропических регионах растения сталкиваются с высокой интенсивностью света при высокой температуре, что вызывает возбуждение фотонов в хлоропласте и снижение фотохимической эффективности. С другой стороны, листья растений, выращенных в тени, поглощают избыточную световую энергию, что приводит к фотоингибированию. Кроме того, эффективность PSII также снижается, когда верхние листья растут в тени, хотя в этих условиях на производительность PSI это существенно не влияет.

Выработка активных форм кислорода (АФК) во время фотосинтеза регулируется взаимодействием кислорода с фотосинтетической цепью переноса электронов (ETC). При избытке света производство АФК увеличивается, и чтобы избежать его накопления до критического уровня, растения используют антиоксидантные ферменты, механизмы детоксикации и репарации. Кроме того, выработка АФК при высокой интенсивности света вызывает гибель клеток растений. Пластохинон-9, прениловый липид, который служит переносчиком электронов между PSII и PSI, защищает фотосинтетический аппарат, контролируя фотоингибирование PSII при сильном световом стрессе.

Влияние сигнальных сетей фитогормонов на фотосинтез в условиях стресса. Взаимодействие растительных гормонов и окислительно-восстановительных процессов в клетках имеет решающее значение для процесса фотосинтеза при различных абиотических стрессах. Ранее было очевидно, что нарушение фотосинтетического сбора света у мутантов *Arabidopsis* имеет сильное взаимодействие между контролем передачи энергии возбуждения и гормональной регуляцией. Стриголактоны (SLs) играют важную роль в регуляции генов, связанных с получением света. Синтетические соединения SL регулируют несколько генов, кодирующих белки LHC, белки CAB и компоненты PSI и PSII в условиях стресса. Например, у сигнального мутанта *max2 Arabidopsis* SL реакция на обезвоживание угнетается из-за подавления генов, участвующих в фотосинтезе, что позволяет предположить, что связь между неправильной регуляцией генов, участвующих в фотосинтезе, снижает

устойчивость к засухе и чувствительность к высоким энергетическим требованиям фотосинтеза у растений *maх2* [21].

Гиббереллины (GAs) регулируют фотосинтез и способствуют прорастанию семян и делению клеток. В семядолях огурца GA и кинетин влияют на функциональный сайт реакционных центров PSI и PSII, тем самым стимулируя развитие фотосинтетической системы переноса электронов. Аналогичным образом, в широких протопластах бобов кратковременная обработка GA-3 увеличивала чистую скорость фотосинтеза и выделение O₂. У трансгенных растений *Brassica napus* фотосинтетическая способность увеличивалась с уменьшением биоактивности ГК. Более высокие уровни эндогенного ГК значительно повышают регуляцию генов, участвующих в фотосинтезе и засухоустойчивости. У растений арабидопсиса дикого типа и трансгенных растений обработка GA-3 активировала GA-чувствительные гены и повышала толерантность к тепловому, солевому и окислительному стрессам. Однако необходимы дальнейшие исследования для изучения взаимосвязи между фотосинтезом и эндогенными / экзогенными уровнями GA-3 при различных абиотических стрессах.

Брассиностероиды (BRS) играют важную роль в росте и развитии растений, реакции на абиотический стресс и защитном механизме. BRS также влияют на эффективность фиксации PSII и фотосинтетического CO₂ в наземных растениях. Так, у мутанта *Arabidopsis brassinosteroid-insensitive1* (*bri1*) гены, участвующие в регуляции фотосинтеза, были значительно подавлены, что привело к снижению роста растений и фотосинтетической активности. Более того, дальнейший анализ показал, что мутанты *Arabidopsis* с измененными BR-реакциями демонстрируют резкие изменения в тилакоидах, ингибирование эволюции O₂, снижение квантового выхода PSII и меньший комплекс PSII. Изменения, вызванные BR в структуре тилакоидов и регуляции PSII во время фотосинтеза, также были описаны в других исследованиях. Хотя дефицит BR повышает содержание Chl и фотосинтетических белков в растениях, изменяя цвет листьев на темно-зеленый, экзогенная обработка BR в

перце (*Capsicum annuum*) привела к вредному воздействию на фотосинтез в условиях засушливого стресса за счет снижения эффективности использования света и нефотохимического тушения (NPQ) в антеннах PSII. Основываясь на вышеупомянутых исследованиях, можно сделать вывод, что следует проводить интенсивные исследования для описания специфической роли BRs в системе восстановления повреждений PSII и улучшения изменений в структуре тилакоидов в процессе фотосинтеза.

Наиболее широко изученный гормон, абсцизовая кислота (ABA), играющая динамическую роль в реакции растений во время абиотических стрессов. ABA напрямую регулирует ассоциированную с PSII эволюцию O_2 и структуру гранулированных хлоропластов в растениях. Экзогенное поступление ABA увеличивало количество Chl, общих каротиноидов и ксантофиллов в листьях, а также способствовало избыточной энергии возбуждения при PSII. У проростков ячменя обработка ABA значительно увеличивала фотосинтетический аппарат при тепловом стрессе, хотя тепловой шок уменьшал повреждение начальной флуоресценции хлоропластов. Обработка ABA регулирует экспрессию семейства генов LHCB, которые в основном участвуют в адаптации к абиотическому стрессу. Кроме того, понижающая регуляция генов LHCB снижала передачу сигналов ABA, что указывает на участие передачи сигналов ABA в стрессе от засухи и модуляции АФК. Несоответствие в отношении роли ABA в фотосинтезе, возможно, связано с различной экспериментальной системой / методологией и данными фотосинтеза, полученными с использованием разных методов.

Салициловая кислота (SA), фенольное соединение, активно участвует в процессе регуляции роста растений, физиологии и биохимической активности клеток, а также в реакции на стрессовые условия. Поэтому важно выяснить роль генов, связанных с SA, в фотосинтезе во время абиотических стрессов. Исследование растений *Phillyrea angustifolia* в условиях засушливого стресса показало повышенную ассимиляцию эндогенного SA и значительное снижение показателя максимального квантового выхода PSII (F_v / F_m) в

листьях. Обработка SA улучшила фотосинтетическую способность растений пшеницы. Аналогичным образом, обработанные SA листья пшеницы показали улучшение F_v / F_m , фотохимической активности PSII, скорости фотосинтеза и переноса электронов, что уменьшило ущерб, наносимый высокой температурой и высокой интенсивностью света белку D1 и PSII. Следовательно, можно установить, что предварительная обработка SA связана с белками хлоропластического теплового шока (HSP), тем самым повышая скорость фотосинтеза. В других культурах, таких как ячмень, экзогенная обработка SA способствовала адаптации к солевому стрессу и улучшала целостность клеточной мембраны. В листьях виноградной лозы (*Vitis vinifera*) обработка SA в условиях теплового стресса улучшила параметры системы PSII и чистую скорость фотосинтеза [26].

На сегодняшний день лишь в нескольких исследованиях описана роль метилжасмоната (MeJA) и этилена в фотосинтезе, а регуляторные механизмы, которые обеспечивают стабильность PSI и PSII при абиотических стрессах, остаются неясными. Однако экзогенное применение этилена продемонстрировало его роль в регуляции толерантности к стрессу, вызванному тяжелыми металлами, вызванными Ni и Zn, путем повышения эффективности фотосинтеза. Кроме того, у подсолнечника обработка этиленом увеличивала чистую скорость фотосинтеза и уменьшала воздействие избытка Cu, тем самым стабилизируя соотношение F_v / F_m .

Селен (Se) защищает фотосинтетическую активность проростков *B. Napus* при Cd-стрессе, поскольку растения с высоким Cd-стрессом могут действовать как ловушка для свободных радикалов, стабилизированных крахмальной матрицей. Аналогичным образом, модификация кальция (Ca) отменяла изменения, вызванные стрессом Cd, и увеличивала межклеточную концентрацию CO₂ и NPQ, а также препятствовала накоплению Cd в проростках *B. napus*. Было показано, что у трансгенных растений табака цитокинин (СК) улучшает эффективность фотосинтеза, образование комплекса цитохрома b6f (Cytb6f), фотосинтетический аппарат и уровни экспрессии генов,

связанных с PSI и PSII, а также замедляет стресс от засухи.

Таким образом, исследования фитогормонов предоставляют фундаментальную справочную информацию об их потенциальных перекрестных помехах в условиях стресса, но регуляция генов и реакция растений могут быть более легко объяснены после мутационных исследований, которые дополнительно раскроют комплексные подходы и специфические роли различных растительных гормонов в фотосинтезе как в нормальных, так и в стрессовых условиях.

В дополнение к анализу отдельных фитогормонов, в некоторых исследованиях изучались совместно регулируемые гормональные реакции на различные стрессы. Например, ABA и SLs совместно регулируют биосинтез каротиноидов, предполагая, что потенциальные перекрестные помехи между ABA и SLs (гормонами, полученными из каротиноидов) играют роль в путях сбора света. Недавно было обнаружено, что BR-зависимый и GA-регулируемый транскриптом участвует в формировании клеточной стенки и фотосинтезе, данные указывают на сильную связь между различными гормонами и путями сбора света. Более того, исследования показали, что BRS модулируют эффективность PSII и архитектуру тилакоидов, что позволяет предположить, что скоординированные перекрестные помехи между BR и GA-сигнальной сетью регулируют адаптивную реакцию растений на неблагоприятные условия окружающей среды.

Кроме того, координация и перекрестные помехи между сигнальными сетями фитогормонов каким-то образом определяли адаптивные реакции растений в неблагоприятных условиях. Например, избыток этилена во время стресса от засухи вызывает старение листьев, а также нарушает опосредованную ABA регуляцию фотосинтеза при расширении листьев. Это говорит о том, что связь между этиленом и АБК и их относительное содержание контролируют поведение растений в ответ на стресс от засухи. Необходимы дальнейшие исследования для измерения влияния совместно регулируемых гормонов и точек пересечения, которые изменяют регуляцию фотосинтети-

ческого механизма или его компонентов и уменьшают фотоингибирование в хлоропластах в условиях стресса [29].

Влияние высокой температуры на эффективность фотосинтеза. Глобальное повышение температуры в настоящее время является одной из самых больших проблем, влияющих на выживание растений. Повышение температуры выше определенного порогового уровня ухудшает клеточный гомеостаз и метаболизм растений, снижает рост растений, биомассу и компоненты конечного урожая. Высокие или низкие температуры влияют на параметры фотосинтеза, такие как устьичная проводимость, цикл восстановления углерода, скорость транспирации и электронный транспорт тилакоидов (ТЕТ). Фотосинтез очень чувствителен к тепловому стрессу, поскольку высокие температуры разрушают тилакоидную мембрану и ингибируют связанные с мембраной переносчики электронов и ферменты, тем самым снижая скорость фотосинтеза. Хотя растения способны корректировать свою способность к фотосинтезу в ответ на высокие температуры, но кратковременные экстремальные температуры нарушают биосинтез Chl в пластидах, что приводит к снижению накопления Chl, в то время как высокая температура в течение более длительного времени запускает процесс деградации Chl и даже может вызвать необратимые повреждения синтеза Chl. Кроме того, фотосинтетический аппарат воспринимает тепловой стресс и реагирует, перенаправляя клеточную энергию в окислительно-восстановительный центр. Фотосинтетический аппарат очень чувствителен к тепловому стрессу, так как место торможения реагирует даже быстрее, чем клеточные нарушения. Таким образом, генетическая основа регуляции гена RCA и экспрессии двух изоформ может быть полезна для понимания механизма оптимизации активации Rubisco в преобладающих условиях окружающей среды.

Заметно, что высокая температура также нарушает водо-окисляющий комплекс (WOC) и структурную и функциональную целостность реакционного центра PSII и комплекса сбора света.

Сообщалось, что у растений высокая температура ингибирует биосин-

тез Chl, снижая активность биосинтетических ферментов. Например, при тепловом стрессе у листьев сельдерея (*Apium graveolens* L.) биосинтез Chl снижался из-за понижающей регуляции генов, участвующих в биосинтезе Chl. Аналогичным образом, у проростков ячменя (*Hordeum vulgare* L.) биосинтез Chl ингибировался обработкой при высокой температуре в течение 4-8 ч; вероятно, это было результатом активности 5-аминолевулинат-дегидратазы (ALAD), фермента, активно участвующего в пути биосинтеза пиррола, или ингибирования биосинтеза протохлорофиллида (Pchl_{ide}). Ранее сообщалось о подобных результатах на проростках пшеницы (*Triticum aestivum* L. cv. HD2329), где аналогичный эффект биосинтеза Pchl_{ide} приводил к идентичным результатам. Кроме того, в сое (*Glycine max* L.), обработка с переходом на высокую температуру (+28+38°C) снизила общее содержание Chl и Chl a на 18 и 7% соответственно, соотношение Chl a / Chl b на 3%, а также содержание сахарозы, сахара и растворимого в листьях сахара на 9, 47 и 36%, соответственно. У молодых саженцев огурца (*Cucumis sativus* L. cv. Poinsette) низкие (+7°C) и высокие (+42°C) температуры вызывали необратимое повреждение фотосинтетического аппарата, тем самым подавляя рост растений. У картофеля (*Solanum tuberosum* L.) тилакоидная мембрана была стабильной при умеренно высокой температуре (35-45°C); однако небольшой тепловой стресс (35°C в течение 2 ч) уменьшал перенос электронов и нарушал проницаемость тилакоидной мембраны, что позволяет предположить, что дезоксидизированная ксантофиллы и тилакоидные мембраны неэффективны против стресса, вызванного нагреванием [39].

Высокотемпературный стресс обычно сопровождается световым стрессом, а пространственно-временные циклы обоих стрессов повреждают механизмы фотосинтеза. Процесс фотоингибирования связан с термочувствительностью PSII к высокой температуре. В основном на перенос электронов влияют два ключевых фактора: (1) повышенная проницаемость тилакоидных мембран при высокой температуре, что приводит к снижению эффективности PSII и LHC, и (2) зависимость целостности PSII от переноса электро-

нов. Предыдущее исследование показало, что умеренно высокие температуры при низкой интенсивности света не наносят серьезного ущерба PSII, но препятствуют восстановлению PSII после стресса. PSI более стабилен, чем PSII. Умеренный тепловой стресс стимулирует активность PSI, характеризующуюся повышенной проводимостью протонов тилакоидов и потоком электронов вокруг PSI, за счет выработки большего количества АТФ. Впоследствии высокое соотношение NADPH / АТФ уменьшает пул пластохинона (PQ) в донорах стромы, что активирует опосредованный NADH циклический поток электронов.

В шпинате (*Spinacia oleracea* L.) собственные белки PSII расщепляли C-концевой конец белка D1 при тепловом стрессе (40 ° C в течение 30 мин), образуя 9- и 23-кДа N-концевые фрагменты в тилакоидах, а медленный процесс восстановления поврежденных белков D1 снижался циклический поток электронов при низкой интенсивности света, который негативно влиял на рост и продуктивность растений. Кроме того, протеаза FtsH, которая локализуется в тилакоидной строме, перемещается в тилакоидную гранулу для фосфорилирования белка D1. Здесь можно предположить, что белок D1, деградированный под воздействием тепла и светового стресса.

Кроме того, ущерб, вызванный тепловым стрессом у растений, приписывается комплексу, выделяющему кислород (ОЕС), с объединением кофакторов в PSII и фиксации CO₂ Rubisco, что в основном влияет на потенциал урожайности. Кроме того, некоторые исследования показали, что неработающий Rubisco снижает чистый фотосинтез при незначительном температурном стрессе. Было показано, что Rubisco катализирует два конкурирующих пути (фотосинтетическую ассимиляцию CO₂ и фотодыхание), которые связаны скоростью оксигеназной активности ученые заявили, что скорость фотодыхания увеличивается при высокой температуре из-за относительной специфичности и относительной растворимости CO₂ по сравнению с O₂). Сообщалось, что более низкая экспрессия Rubisco на единицу площади при тепловом стрессе снижает содержание белка у нескольких видов. Хотя растения,

выращенные в естественной среде, обычно демонстрируют большой потенциал для переносимости высоких температур, в зависимости от вида, из-за их приспособляемости и сильной системы защиты.

Более того, увеличение потока фотосинтетических электронов в кислород (O_2) может привести к избыточному образованию супероксидных радикалов, перекиси водорода (H_2O_2) и других АФК, которые могут повредить белки, липиды и пигменты. При низком тепловом стрессе АФК в основном разрушают систему репарации PSII; однако это не влияет непосредственно на реакционный центр PSII. Кроме того, накопление совместимых растворенных веществ, таких как глицинбетаин, вблизи мембраны PSII индуцирует экспрессию белков, связанных со стрессом, и помогает поврежденному стрессом механизму фотосинтеза. Тепловой стресс также вызывает изменения общего содержания Chl и каротиноидов в листьях, что влияет на интенсивность фотоингибирования / фотохимии, что приводит к снижению квантового выхода PSII (F_v / F_m), усилению перекисного окисления в клеточной мембране листа и снижению термостабильности мембраны, изменению содержания малонового диальдегида (MDA) и утечке электролита (EL). Эти данные свидетельствуют о том, что фотосинтез чувствителен к изменению температуры, а тепловой стресс значительно влияет на механизмы фотосинтеза, пигменты хлорофилла, пути биосинтеза, тем самым нарушая общую морфофизиологию высших растений. Идентификация зародышевой плазмы и создание трансгенных линий с превосходной термостойкостью могут быть полезны для борьбы с высокотемпературным стрессом.

Солевой стресс значительно влияет на фотосинтез. Избыток соли или засоленной почвы существенно изменяет биохимические и физиологические процессы, особенно во время фотосинтеза, вызывая замедление роста растений и низкую продуктивность. Солевой стресс приводит к снижению урожайности сельскохозяйственных культур на ~ 50%. Более того, вызванный соленостью осмотический стресс снижает фотосинтез за счет ионного воздействия на структуру субклеточных органелл и ингибирования метаболиче-

ских процессов. Клеточные мембраны проявляют реакцию на стресс, высокая концентрация ионов, таких как ионы натрия (Na^+) и хлорида (Cl^-), в хлоропластах вызывает значительное повреждение тилакоидной мембраны. Кроме того, неорганические соли в высоких концентрациях могут вызывать необратимую инактивацию фотофосфорилирования и препятствие переносу электронов в тилакоидной мембране [25].

Ранее несколько исследований показали, что сильный солевой стресс разрушает Chl, а избыток ионов натрия Na^+ влияет на перенос электронов и дестабилизирует фотосинтетическую активность. Сообщалось о снижении фотосинтетических пигментов при солевом стрессе у нескольких видов растений, таких как пшеница, люцерна (*Medicago sativa*), клещевина (*Ricinus communis*), и подсолнечник (*Helianthus annuus*). Изменения, вызванные солью, ухудшают биосинтез и ускоряют деградацию фотосинтетических пигментов. Другие исследования дополнительно обобщили снижение содержания Chl a и Chl b при солевом стрессе в полевых культурах, таких как *Paspalum vaginatum*, *Centaurea erythraea*, фасоль обыкновенная (*Phaseolus vulgaris*), *Catharanthus roseus*, коровий горох (*Vigna unguiculata*) и Вигна подземная.

Кроме того, при солевом стрессе предшественники Chl, глутамат и 5-аминолаэвулиновая кислота (ALA), заметно влияют на биосинтез Chl в каллусе и растениях подсолнечника. Солеустойчивые виды растений демонстрируют увеличение содержания Chl при выращивании в условиях засоления. Это приводит к концепции, что солеустойчивые виды растений с высоким содержанием Chl проявляют большую стабильность мембран и более высокое содержание пигмента Chl. До сих пор несколько солеустойчивых видов растений, таких как горох (*Pisum sativum*), дыня (*Cucumis melo*), подсолнечник, пшеница, люцерна и просо (*Panicum miliaceum*) были проверены на их способность переносить соли. В отличие от вышеупомянутой стратегии скрининга соли. Ученые наблюдали слабую связь между уровнем Na^+ в листьях и содержанием фотосинтетического пигмента в томате (Растения

Solanum lycopersicum), указывающие на то, что усвоение содержания хлорофилла не всегда связано с переносимостью соли, а является показателем засоленных условий в зависимости от вида растения [21].

Недавнее исследование показало, что солевой стресс ($7-8 \text{ м}^{-1}$) также ответственен за снижение количества каротиноидов и хлорсодержащих соединений в растениях сахарного тростника (*Saccharum officinarum* L.) на разных стадиях роста. Другое исследование на остром перце (*Capsicum annuum* L.) показало значительное увеличение содержания Chl и каротиноидов в присутствии 60 мм соли. Поэтому мы предполагаем, что содержание каротиноидов в растениях при солевом стрессе может быть полезным критерием отбора. Кроме того, устойчивость к соли на генном уровне обладает большим потенциалом; например, ген риса (*Oryza sativa* L.) OsSUV3, который кодирует семейство Ski2 геликаз DExH / D-box, функционирует в условиях солевого стресса для облегчения процессов фотосинтеза и содействия антиоксидантному механизму. В совокупности описанные выше исследования доказывают, что содержание хлора, фотосинтетические пигменты, повреждение мембран и биохимические изменения являются основными целями при солевом стрессе, когда нестабильность мембран и деградация пигментов серьезно влияют на рост, развитие и физиологические параметры растений.

Вывод. В естественных условиях факторы внешней среды действуют совместно, когда действие одного фактора зависит от всех остальных. Современные физиологические исследования [5] в природе, культурном поле-вом земледелии, биоинженерных системах указывают на то, что фотосинтез не представляет собой самостоятельную, изолированную от всех других функцию, а связан с общим метаболизмом растений.

1.3 Агроклиматические ресурсы региона

Пензенская область – субъект Российской Федерации. Регион расположен в Среднем Поволжье, входит в состав Приволжского федерального округа. Граничит с Ульяновской, Саратовской, Тамбовской, Рязанской областями и Республикой Мордовия. Территория области с запада на восток – 330 км, с севера на юг – 204 км; площадь – 43,3 тыс. кв. км. Административный центр области – город Пенза (524,6 тыс. жителей). Основная часть территории Пензенской области расположена на западном склоне Приволжской возвышенности и частично на восточной окраине Окско-Донской низменности. Климат области умеренно-континентальный. Континентальность постепенно нарастает с запада на восток.

Пензенская область расположена в лесостепной природной зоне, на рубеже широколиственных лесов и степей. Характерными типами растительности считаются северные (луговые) степи и дубравы. Физико-географическая характеристика Пензенской области и модельной территории. Наиболее большая часть Пензенской области находится в лесостепной зоне. Территория региона обладает достаточной протяженностью: с севера на юг почти на 200 км и с запада на восток более чем на 300 км, обладает довольно сложным строением поверхности. В совокупности эти факторы обусловили дифференциацию природных комплексов региона [30].

В области распространены дерново-подзолистые, отдельными пятнами среди дерново-подзолистых почв имеют распространение подзолисто-болотные и болотные почвы. В центральной части имеются серые лесные почвы, преимущественно на пылевато-суглинистых покровных отложениях и реже на суглинистой морене. Среди темно-серых лесных почв встречаются черноземы. В южной части распространены черноземы оподзоленные, выщелоченные и типичные тучные.

1.4 Климатические условия в годы проведения исследований

Температурные условия области по месяцам представлены в таблице 1.

Таблица 1 – Средняя месячная температура воздуха, °С

месяц	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь	Год
от	-11,6	-11,6	-5,3	4,4	12,5	16,0	19,1	16,5	10,5	4,0	-2,1	-8,2	3,8
до	-10,6	-10,4	-5,3	4,4	12,8	17,5	19,6	16,4	11,3	3,7	-2,4	-8,3	4,0

Обеспеченность области осадками по месяцам года представлены в таблице 2

Таблица 2 – Среднее месячное и годовое количество осадков, мм

месяц	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь	Год
от	39	26	32	27	39	63	70	58	44	47	42	39	540
до	45	36	37	41	53	76	76	67	52	59	40	54	630

Климат умеренно-континентальный, с нарастанием континентальности с запада на восток. Преобладающими воздушными потоками являются атлантические и северные, а также сибирские антициклоны. Среднегодовое количество осадков колеблется от 550 до 650 мм, из них от 240 до 300 мм приходится на теплый период года. В отдельные годы лето бывает очень жарким, с явлением засухи. Солнечного света достаточно много – примерно 1900 часов в году. Настоящая зима со снегом начинается здесь с конца ноября – начала декабря, а лето длится с мая до середины сентября.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Объект исследования

В качестве объекта исследования была выбрана пшеница яровая сорта «Злата» (*Triticum aestivum* L.), относящаяся к семейству злаковые (*Poaceae*, *Gramineae*).



Рисунок 1. *Triticum aestivum* L.

Пшеница (*Triticum* spp.) является одной из основных зерновых культур, на долю которой приходится около 30% мирового производства зерна и 50% мировой торговли зерном. Пшеница считается основным продуктом питания в более чем 40 странах мира, который обеспечивает основные калории и белок для 85% и 82% населения мира соответственно.

Ботаническое описание пшеницы. Яровая пшеница относится к семейству мятликовых (*Poaceae*). Семейство подразделяется на три подсемей-

ства: мятликовидные (*Poaceideae*), просовидные (*Panicoideae*) и бамбуковидные (*Bambusoideae*). Род *Triticum* находится в подсемействе мятликовидных и представлен большим количеством видов.

Корневая система. Пшеница формирует двухъярусную корневую систему. Нижний ярус – первичная корневая система – складывается из зародышевых и coleoptильных корней; верхний ярус – вторичная корневая система – формируется за счет корнеобразовательной деятельности узлов кушения. Основная масса узловых корней располагается в пределах пахотного слоя, на глубинах до 30 см, предельная глубина их проникновения редко превышает 50-60 см.

Стебель. Сформировавшийся стебель пшеницы называется соломиной и представляет собой эластичный цилиндр, внутри полый, с гладкой или слегка бороздчатой поверхностью. Начало образования стебля у пшеницы совпадает с кушением. Нормально развитый стебель состоит из узлов и междоузлий. Узлы – это утолщения на стебле, междоузлия – участки стебля между узлами. Стебель пшеницы имеет 5-6 надземных междоузлий; длина их книзу постепенно уменьшается.

Лист. Лист пшеницы состоит из листовой пластинки, влагалища, охватывающего соответствующее междоузлие, и язычка на границе пластинки и влагалища. Растения пшеницы образуют листья двух типов – прикорневые и стеблевые. Первые возникают из подземных узлов, а вторые – из надземной части стебля. Размер первого листа определяется крупностью зародыша, а последующих – условиями произрастания. Размер каждого последующего листа на побеге больше предыдущего, и при благоприятных условиях самый верхний лист бывает наиболее крупным.

Колос. Колос начинает закладываться в период кушения. По мере роста стебля внутри листового влагалища растет и формируется колос и во время колошения выходит наружу. Колос состоит из зигзагообразного стержня, составленного из отдельных члеников.

Фазы роста и развития. Яровая пшеница – однолетнее растение. В уме-

ренных широтах продолжительность ее вегетации составляет от 70-80 до 95-110 дней, в южных районах – вегетация более длительная. От посева до созревания в растении происходит ряд биохимических и морфологических изменений.

Всходы. Появление всходов в полевых условиях определяется большим количеством факторов, главные из которых водный и тепловой режимы и глубина заделки семян в почву. Установлено, что для прохождения ростком пшеничного растения одного сантиметра слоя почвы нужно $+10+11^{\circ}\text{C}$ суммы средних суточных температур. Это дает возможность, исходя из оптимальной глубины заделки семян, рассчитать время появления всходов. При мелкой глубине заделки семян и среднесуточной температуре в пределах $+20^{\circ}\text{C}$ всходы пшеницы могут появиться на поверхности почвы на 4-5 день. Чаще всего в полевых условиях период от посева до всходов продолжается 8-10 дней.

Кущение. После появления первого листа над почвой почки зародыша начинают постепенно перемещаться вверх от основания coleoptиле, увеличиваясь одновременно в объеме. Ко времени появления третьего-четвертого листа продвижение почек вверх почти полностью приостанавливается, и на подземной части растений образуются утолщения, называемые узлом кущения. Из почек, расположенных в нем, появляются побеги с листьями, в пазухах которых формируются новые почки. Боковые побеги образуют свои узлы кущения, как правило, возле главного стебля. Кущение продолжается в течение 25-30 дней, но в зависимости от складывающихся погодных условий эта величина может существенно изменяться.

Выход в трубку. Началом выхода в трубку принято считать момент, когда внутри листового влагалища главного побега хорошо прощупывается стеблевой узел на расстоянии 1-2 см от поверхности почвы. Срок выхода в трубку зависит от погодных условий, прохладная погода задерживает наступление фазы трубкования. Начало фазы выхода в трубку совпадает с образованием колосковых бугорков на конусе нарастания. С этой фазы уси-

ливается интенсивность роста накопления сырой массы и сухого вещества. В этот период особенно важно обеспечить растения всеми элементами минерального питания.

Колошение. Началом этой фазы принято считать выход колоса из влагалища верхнего листа, что происходит вследствие разрастания верхнего междоузлия стебля. В период выхода растений в трубку и до их колошения продолжается энергичное формирование репродуктивных органов, интенсивное нарастание вегетативной массы и накопление сухого вещества. **Цветение.** При нормальных условиях вегетации цветение пшеницы продолжается 3-6 дней. Фаза образования зерна начинается с момента оплодотворения и длится до начала молочного состояния, что составляет обычно 10-12 дней.

Фаза молочного состояния зерна охватывает период от конца формирования и до тестообразного состояния. Продолжительность ее составляет в среднем 15-20 дней и определяется сортовыми свойствами и условиями погоды. Влажность зерна постепенно понижается и к концу фазы достигает 50%. В этой фазе происходит наиболее интенсивное поступление сухого вещества в зерновку, и поэтому неблагоприятные погодные условия могут привести к резкому снижению урожая.

Фаза тестообразного состояния выделяется как переходная от молочного состояния до восковой спелости и длится 5-7 дней. Влажность зерна составляет 40-50%. Накопление сухого вещества еще продолжается, но сырая масса начинает уменьшаться.

Фаза восковой спелости длится от конца тестообразного состояния зерна до полной спелости. Продолжительность около 5-7 дней. В этой фазе зерно уменьшается в размерах, влажность снижается от 40% в начале фазы до 20% к концу ее. В начале восковой спелости заканчивается поступление питательных веществ в зерно.

Полная спелость. С ее наступлением все растение становится сухим, эндосперм затвердевает, зерно приобретает типичную окраску, влажность его снижается до 16-14%.

Биологические особенности пшеницы. Яровая пшеница – одна из основных продовольственных культур. Биологической особенностью яровой пшеницы является недостаточно развитая корневая система и, связанная с этим, повышенная потребность в доступных элементах минерального питания, а также плохая переносимость кислых почв. Средняя продуктивная кустиность колеблется от 1,22 до 2,0. Зерно сравнительно крупное, масса 1000 зерен у мягкой пшеницы 35-45 г.

Отношение к влаге. При прорастании семена мягкой яровой пшеницы поглощают 50-60%, влаги от массы сухого зерна. Потребление воды яровой пшеницей в течение вегетационного периода неравномерно. Критические периоды по отношению к влаге – выход в трубку – колошение, т.е. периоды образования репродуктивных органов. Недостаток влаги в это время увеличивает бесплодность колосков, а при формировании и наливе зерна снижает выполненность и крупность зерна, что приводит к значительному снижению урожайности.

Отношение к почве. Яровая пшеница по сравнению с другими зерновыми культурами наиболее требовательна к гранулометрическому составу и плодородию почвы. Это обусловлено слабой усвояющей способностью корневой системы. Для наилучшего роста яровой пшеницы рекомендуется использовать структурные черноземные и каштановые, а также плодородные дерново-подзолистые почвы. На тяжелых глинистых и легких песчаных почвах без добавления высоких доз удобрения, пшеница растет хуже. Кроме того, яровая пшеница плохо переносит повышенную засоленность и кислотность почвы. Оптимальной для её роста является нейтральная или слабощелочная реакция почвы со значением pH 6,0-7,5.

Требования яровой пшеницы к температуре. Яровая пшеница не предъявляет высоких требований к температуре. Мягкая яровая пшеница имеет более высокую степень устойчивости к низким температурам, по сравнению с твердой. Семена могут прорасти при температуре +1+2°C, а всходы появляются при +4+5°C, наиболее благоприятная температура для их

прорастания – +12+15°C. При температуре почвы на глубине заделки семян +5°C, всходы появляются на 20 день, при +8°C – на 10, а при +15°C – на 7. Яровая пшеница способна выдерживать короткие заморозки (в период прорастания зерна –13°).

Хозяйственное значение пшеницы. Зерно пшеницы является сырьем для производства спирта и крахмала. Кроме того, как зерно, так и отходы мукомольного производства (отруби) могут быть использованы как корм для животных. Яровая пшеница является одной из основных продовольственных культур. Ее зерно обладает высоким содержанием белка (18-24%) и клейковины (28-40%), отличными хлебопекарными качествами. Из муки мягкой пшеницы выпекают высококачественный хлеб, а из твердой изготавливают макаронные изделия. Основным достоинством твердой пшеницы является то, что только из данного вида муки получают высшие сорта макарон, вермишели, манной крупы и кондитерские изделия лучшего качества.

Ботаническая характеристика сорта «Злата». Пшеница яровая мягкая Злата.

Сорт создан в ГНУ МосНИИСХ «Немчиновка» совместно с Рязанским НИИСХ. Лауреат выставки «Золотая осень» (Москва, 2010).

Родословная сорта: получен методом индивидуального отбора из гибридной популяции F4 (Иволга, Прохоровка). Включен в Госреестр селекционных достижений в 2009 году.

Ботаническая характеристика сорта. Разновидность лютеценс. Куст полупрямостоячий. Лист зеленый, по ширине от промежуточного до узколистного. Колос цилиндрический, белый, плотный, по длине от среднего до длинного, с короткими остевидными отростками. Колосковая чешуя с сильно выраженной нервацией, зубец средней длины, прямой, плечо средней ширины, скошенное. Зерно красное, полуудлиненной формы, бороздка средней глубины.

Основное достоинство сорта. Хозяйственные и биологические особенности. Сорт раннеспелый, с потенциалом продуктивности до 6,5-7,0 т/га.

Устойчив к полеганию. Значительно слабее стандартного сорта поражается бурой ржавчиной и мучнистой росой, на уровне стандартного сорта – септориозом. Имеет хорошие и стабильные по годам хлебопекарные качества. Сила муки 250-350 е.а., содержание клейковины в муке до 35-38%.

При выборе объекта исследования учитывались биологические особенности и хозяйственная ценность растения.

Опыты проводили с проростками яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Злата, выращенными в чашках Петри при комнатной температуре (25°C). Семена выращивали на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой.

Для стерилизации семян был использован следующий метод. Стерилизацию проводили в септических условиях. Предварительно семена обрабатывали 0,5%-ным раствором марганцевокислого калия в течение 20 минут для предотвращения поражения бактериальными и грибковыми инфекциями.



Рисунок 2. Обработка семян в растворе марганцевокислого калия



Рисунок 3. Проросшие семена *Triticum aestivum* L.

В недельном возрасте проростки подвергали, в качестве стрессора, воздействию низким положительным температурам ($+4^{\circ}\text{C}$). Стрессор действовал однократно в течение 1 часа и 24 часов, в зависимости от задач эксперимента. Растения контрольного варианта оставались при 25°C . Все измерения проводили на первом листе проростков пшеницы.



Рисунок 4. Воздействие низкими положительными температурами ($+4^{\circ}\text{C}$) на проростки яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Злата

Варианты опыта:

1. Контроль – проращивание зерновок пшеницы и последующее выращивание проростков на дистиллированной воде в нормальных условиях.
2. Опыт – проращивание зерновок пшеницы и последующее выращивание проростков на дистиллированной воде при воздействии низких положительных температур ($+4^{\circ}\text{C}$).

При характеристике ростовых процессов и развития растений проводили измерение длины побега и корня, фиксировали интенсивность развития побега и корневой системы у проростков пшеницы.

2.2. Методы исследования

Исследования по изменению содержания пигментов и динамике изменения интенсивности фотосинтеза проводились на базе ПГУ ПИ им. В.Г. Белинского на кафедре «Общая биология и биохимия».

Для определения изменения содержания пигментов схема опыта была следующая.

1. Приготовление ацетоновой вытяжки из проростков пшеницы мягкой сорта «Злата».
2. Фильтрация вытяжки с помощью насоса Комовского в колбу Бунзена.
3. Доведение до нужного объема чистым растворителем полученной вытяжки.
4. Определение оптической плотности при соответствующих длинах волн (663,6 нм; 646,6 нм; 470 нм).



Рисунок 5. Ацетоновая вытяжка с суммой зеленых и желтых пигментов



Рисунок 6. Спектрофотометр Verian Cary 50



Рисунок 7. Насос Комовского

Для определения интенсивности фотосинтеза вырезанные из листа пшеницы диски (1см²), помещенные в колбу с раствором хромовой смеси в разбавленной серной кислоте, кипятили на электрической плитке в течение 5 минут. Данная колба являлась опытной, в контрольном варианте отсутствовал растительный материал. После охлаждения растворов и добавления в них дистиллированной воды, ортофосфорной кислоты и дифениламина содержимое колб оттитровывали раствором соли Мора до превращения окраски в зеленый цвет.

Количество углерода органического вещества рассчитывали по формуле:

$$X = \frac{(a - b) * K * 0,6 * 100}{S}$$

Определение содержания пигментов проводили спектрофотометрическим методом [7].

Интенсивность фотосинтеза определяли фотоэлектроколориметрическим методом [5].

Обработку результатов опытов проводили с использованием пакета программы Excel Windows 2007.

Результаты исследований были подвергнуты статистической обработке по общепризнанным методикам [13, 44].

ГЛАВА 3. ДИНАМИКА ИЗМЕНЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА В УСЛОВИЯХ СТРЕССА

3.1 Действие температурного стресса на рост и развитие растений пшеницы

Реакция растительных организмов на изменяющиеся условия окружающей среды является многогранной, включая изменения биохимических и физиологических процессов роста и развития. Фотосинтез, дыхание, минеральное питание и водный баланс являются ключевыми компонентами для приспособления растений к новым условиям среды. Оценка скорости роста основывается на увеличении массы, объема и размера растения. Критерием скорости развития является начало основных стадий развития в процессе онтогенеза.

Температура – важнейший лимитирующий фактор окружающей среды. В период прорастания растений воздействие низких положительных температур вызывает у них различные защитные и адаптивные реакции, направленные на борьбу с оксидативным стрессом, возникающим при действии стрессора. Понижение температуры приводит также к снижению водного потенциала в почвенном растворе, что вызывает дефицит воды у растений. Негативные последствия холодового стресса на начальных этапах роста проростков, в последующем затрагивают многие важные биохимических и физиологических процессы в растениях.

В период прорастания растений воздействие низких положительных температур вызывает у них различные защитные и адаптивные реакции, направленные на борьбу с оксидативным стрессом, возникающим при действии стрессора.

Результаты опытов стрессового воздействия низких положительных температур на рост проростков пшеницы яровой сорта Злата представлены в таблицах 3 и 4.

Таблица 3 – Влияние низких положительных температур на рост побега у проростков пшеницы мягкой сорта «Злата» (мм; $M \pm m$; $n = 10$; * – $p \leq 0,05$ по отношению к контролю)

Варианты опыта	Высота побега, см	Сырая масса побега, г	Сухая масса побега, г	Содержание воды, % от сырой массы
Контроль	8,88 $\pm 0,41$	0,538 $\pm 0,029$	0,127 $\pm 0,006$	76,4
Опыт	6,75 $\pm 0,34^*$	0,397 $\pm 0,039^*$	0,102 $\pm 0,09$	74,3

Таблица 4 – Влияние низких положительных температур на рост корней у проростков пшеницы мягкой сорта «Злата» (мм; $M \pm m$; $n = 10$; * – $p \leq 0,05$; ** – $p \leq 0,01$ по отношению к контролю)

Варианты опыта	Количество корней у одного растения, шт.	Длина корней, см	Сырая масса корней, г	Сухая масса корней, г	Содержание воды, % от сырой массы
Контроль	4,3 $\pm 0,2$	7,45 $\pm 0,23$	0,511 $\pm 0,032$	0,238 $\pm 0,019$	53,3
Опыт	4,0 $\pm 0,4$	6,29 $\pm 0,31^*$	0,294 $\pm 0,021^{**}$	0,138 $\pm 0,018^{**}$	52,8

Стрессовое воздействие низких положительных температур привело к значительному уменьшению длины побега (на 24,0%) и длины корней (на 15,6%). Количество корней на одном растении не уменьшалось и оставалось на уровне контроля. Ростовые процессы тормозились. Это произошло за счет снижения содержания воды в побегах растений на 2,1%. Это уменьшило сырой вес побега на 26,2%. Сырая масса корней также уменьшилась (на 42,5%), это было следствием снижения сухой массы корней (на 42,0%).

По полученным данным можно сделать вывод, что низкие положительные температуры отрицательно сказываются на ростовых процессах растений пшеницы. Воздействие стресса приводило к

уменьшению содержания воды в клетках побега и уменьшению сухой массы корней.

3.2 Изменение содержания пигментов у растений пшеницы в условиях стресса

Пигменты являются основными компонентами фотосинтетического аппарата. К основным группам пигментов растений относятся: хлорофиллы, каротиноиды (каротины и ксантофиллы).

У растений хлорофиллы встречаются только в пигмент-белковых комплексах (ПБК), так как, являясь мощными фотосенсибилизаторами, в свободном виде они могут приводить к повреждению мембран тилакоидов и стромы хлоропластов из-за фотодинамического эффекта. ПБК позволяют оптимизировать работу фотосинтетического аппарата.

Хлорофилл *b* служит вспомогательным светособирающим пигментом, улавливая и передавая световую энергию в реакционные центры фотосистем. На его долю приходится примерно 15-25% от общего содержания хлорофиллов. В отличие от хлорофилла *a*, который входит в состав коровых комплексов фотосистем, хлорофилл *b* находится только в светособирающих комплексах фотосистем (ССК I и ССК II) и в так называемой малой антенне ФС II. В ССК I хлорофилл *b* составляет около 22% от суммарного количества хлорофиллов, в ССК II – около 43%, в пигмент-белковом комплексе малой антенны – 31-46%. Каротиноиды – вспомогательные фотосинтетические пигменты и обязательный компонент пигментных систем всех фотосинтезирующих организмов. В хлоропластах каротиноиды находятся в составе ПБК и отчасти в липофильной фазе тилакоидных мембран.

С целью определения влияния низких положительных температур на синтез пигментов были проведены анализы по количественному определению в листьях контрольных и опытных растений хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов. Результаты опытов представлены в таблице 5.

Таблица 5 – Влияние низких положительных температур на пигментный состав у проростков пшеницы мягкой сорта «Злата» ($M \pm m$, $n=4-5$; * - $p \leq 0,05$ по отношению к контролю)

Варианты опыта	Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г сырого веса	Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г сырого веса	Содержание каротиноидов, мг/г сырого веса
Контроль	3,80±0,18	1,36±0,13	0,62±0,03
Опыт	4,01±0,12*	1,71±0,03*	0,66±0,04*

В ходе опытов было установлено, что стрессорное воздействие низкими положительными температурами увеличивает содержание хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов. Содержание хлорофиллов возросло на 10,8%, каротиноидов – на 6,5% по сравнению с контролем. Количество сухого вещества оставалось таким же, как и в контроле, поэтому пересчет на сырую массу растений позволил зафиксировать увеличение содержания пигментов.

Таким образом, воздействие на растения низкими положительными температурами приводит к увеличению содержания пигментов.

Полученные данные можно объяснить тем, что основное повреждающее действие низких положительных температур на растения – нарушение проницаемости мембран. Изменения физического состояния мембран влияют на активность Н⁺-АТФаз, переносчиков белков ионных каналов и многих ферментов. Мембраны теряют эластичность, молекулы липидов «сжимаются», поры мембран расширяются. В результате повышается проницаемость мембран и интенсивно выделяется водорастворимые соединения через плазмалемму и тонопласт. Органические кислоты из вакуоли попадают в хлоропласты и разрушают там структуру пигментов. Важной особенностью холодостойкости является способность стремительно восстанавливать фотосинтетический аппарат.

Содержание каротиноидов возрастает у растений, подверженных стрессу. Их увеличение – одна из адаптивных физиологических реакций

растения. Каротиноиды при стрессовых условиях активируют свои защитные свойства, являясь компонентами антиоксидантной системы, в функции которой входит защита мембран от повреждающего действия свободных радикалов. Повышение содержания хлорофилла создает условия для повышения продуктивности фотосинтеза и, как следствие, повышения урожайности.

3.3 Динамика изменения интенсивности фотосинтеза у пшеницы в условиях стресса

Интенсивность фотосинтеза возрастает с увеличением содержания хлорофилла, однако эти два показателя не имеют прямой связи. В 1918 году Р. Вильштеттером и А. Штоллем было введено понятие ассимиляционного числа, которое выражает количество углекислого газа (в миллиграммах), поглощаемое единицей содержания хлорофилла в единицу времени. По В.Н. Любименко, ассимиляционные числа уменьшаются с увеличением содержания хлорофилла и зависят от интенсивности освещения. В условиях низкой освещенности, когда скорость световых реакций ограничена, повышение уровня хлорофилла не сопровождается снижением ассимиляционного числа. При высокой освещенности увеличение содержания хлорофилла приводит к заметному снижению ассимиляционного числа. Отсюда следует, что содержание хлорофилла и интенсивность света можно рассматривать как единый фактор, определяющий поглощение света. При высокой интенсивности света даже относительно небольшое количество хлорофилла может поглотить его достаточно, чтобы достичь светового насыщения.

Результаты анализа интенсивности фотосинтеза у проростков пшеницы мягкой сорта «Злата» представлены на рисунке 8.

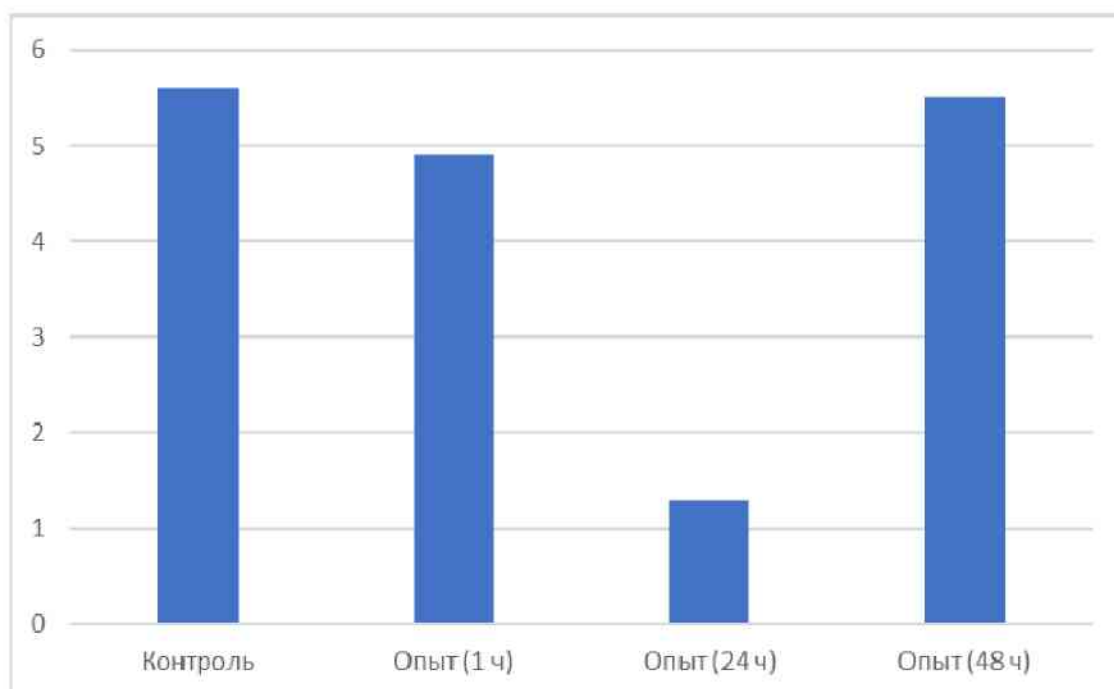


Рисунок 8. Влияние низких положительных температур на интенсивность фотосинтеза (мг CO₂/(дм²•ч)) у проростков пшеницы мягкой сорта «Злата»

Содержание пигментов не влияло на интенсивность фотосинтеза. Кратковременное воздействие (1 ч) низких положительных температур привело к снижению интенсивности фотосинтеза в опыте на 12,5% по сравнению с контролем. Более длительное воздействие стрессора (24 часа) снижало интенсивность фотосинтеза в опыте на 76,8% по сравнению с контролем. Это снижение, вероятно, связано со снижением активности фотосинтетических ферментов.

Устранение стрессовой ситуации приводило к восстановлению интенсивности фотосинтеза (5,6 мг CO₂/(дм²•ч) в контроле и 5,5 мг CO₂/(дм²•ч) в опыте).

Установлено, что растения яровой пшеницы в условиях холодогового стресса могут сохранять интенсивность газообмена CO₂ в световой период и суточный баланс ассимиляции CO₂ на прежнем уровне или частично повышать его.

По-видимому, этот эффект может проявляться в двух вариантах – краткосрочном и долгосрочном. Краткосрочный эффект может быть

обусловлен ограничением углеводного обмена при угнетении дыхания. Способность фотосинтетического аппарата проявлять это свойство может иметь важное значение для яровых злаков ранней весной как защитный механизм при чередовании кратковременных похолоданий и оттепелей. При длительных похолоданиях, вероятно, срабатывает регуляторная система, вследствие чего восстановление CO_2 происходит с преимущественным синтезом аминокислот (глицина, серина и аланина) и (или) жирных кислот с последующим образованием более энергоемких продуктов – белков и (или) липидов [18].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Температура – один из ведущих факторов внешней среды, оказывающий многогранное воздействие на все живые организмы. Даже при относительно высоких среднесуточных температурах часто наблюдаются большие перепады среднесуточной температуры в ночное время или в ранние утренние часы. В таких случаях воздействие низких температур на растения носит кратковременный характер и ежедневно сменяется периодом оптимальных температур.

Низкие температуры вызывают стрессовую реакцию у организма растения, что приводит к активации системы адаптации к новым условиям существования. Защитные механизмы зачастую направлены на преодоление последствий окислительного стресса, который возникает под действием стрессора. Также, низкотемпературное воздействие приводит к снижению водного потенциала почвенного раствора, индуцируя развитие водного дефицита у растений. Изменения, происходящие на начальных стадиях роста, под действием низкотемпературного стресса, влияют впоследствии на протекании многих биохимических и физиологических процессов у растений.

Нет сомнений в том, что урожайность пшеницы должна заметно увеличиваться по мере роста населения планеты, поэтому подробная информация и лучшее понимание реакций и механизмов фотосинтеза могут помочь вывести новые культуры с более высокой урожайностью даже в условиях стресса.

Изучение этой проблемы имеет не только очевидное практическое значение, но и не менее важно теоретически, так как в течение вегетационного периода в естественных условиях растения наиболее часто подвергаются воздействию перепадов температуры в суточном цикле, чем постоянному её действию.

В ходе работы были получены следующие выводы:

1. Низкие положительные температуры угнетают ростовые процессы у растений яровой пшеницы сорта «Злата». Длина корня и побега уменьшалась на 15,6% и на 24,0% относительно контроля. Это можно объяснить тем, что растения в молодом возрасте наиболее чувствительны, так как в условиях стресса в первую очередь повреждаются те метаболические звенья, которые связаны с активным ростом. Стрессовое воздействие приводило к снижению содержания воды в клетках побега и уменьшению сухой массы корней.

2. В ходе опытов было установлено, что воздействие низких положительных температур увеличивает содержание пигментов. По сравнению с контролем содержание хлорофилла увеличилось на 10,8 %, каротиноидов – на 6,5 %. Их увеличение является одной из адаптивных физиологических реакций растений, в частности, каротиноиды защищают хлорофиллы от фотодеструкции и действия активных форм кислорода, образующегося при низкотемпературном стрессе.

3. Кратковременное воздействие (1 ч) низкими положительными температурами приводило к снижению интенсивности фотосинтеза на 12,5% в опыте по сравнению с контролем. Длительное воздействие стрессора (24 ч) снижало интенсивность фотосинтеза на 76,8% в опыте по сравнению с контролем. Устранение стрессовой ситуации приводило к восстановлению интенсивности фотосинтеза (5,6 мг CO₂/(дм²•ч) в контроле и 5,5 мг CO₂/(дм²•ч) в опыте).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Амелин А.В. Морфофизиологические основы повышения эффективности селекции гороха: 03.00.12 «Физиология и биохимия растений»: автореф. дис. на соиск. уч. степ. д-ра с.-х. наук; [ОГАУ]. М., 2001. 46 с.
2. Амелин А.В., Чекалин Е.И. Селекция на повышение фотоэнергетического потенциала растений и эффективность его использования, как стратегическая задача в обеспечении импортозамещения и продовольственной безопасности России // Вестник Орловского государственного аграрного университета. 2015. Т. 57. № 6. С. 38-41.
3. Амелин А.В., Чекалин Е.И., Заикин В.В., Икусов Р.А. Отзывчивость современных сортов яровой пшеницы на различную интенсивность освещения // Труды Кубанского государственного аграрного университета. 2020. № 84. С. 26-31.
4. Василенко И.И., Москвина А.К. Фотосинтез и продуктивность интенсивных сортов озимой пшеницы // Земледелие. 1978. №7. С. 48-51.
5. Викторов Д.П. Практикум по физиологии растений. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1991. 160 с.
6. Вьюгин С.М., Вьюгина Г.В. Основа стабильности урожая // Защита и карантин растений. 2003. №11. С. 25-26.
7. Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. М: Высшая школа, 1975. 392 с.
8. Гончаренко А.А. Об экологической пластичности и стабильности урожайности сортов зерновых культур // Пути повышения устойчивости сельскохозяйственного производства в современных условиях: мат. Всероссийской научно-практической конференции 13-15 июля 2005 г. Орел: изд. ОрелГАУ, 2005. С. 46 -56.
9. Дугин А.В. Фотосинтетическая деятельность и продуктивность сортов озимой пшеницы в зависимости от условий питания на каштановых почвах Волгоградской области / Известия Нижневолжского агроуниверси-

тетского комплекса: наука и высшее профессиональное образование. 2011. № 2 (22). С. 70-73.

10. Дышко В.Н., Костина Л.П., Панкратенкова И.В. Дозы и сочетания удобрений при длительном их применении в севообороте // Плодородие. 2005. №4 (25). С. 5-7.

11. Дышко В.Н. Эффективность минеральных удобрений на многолетних травах в зависимости от содержания подвижного фосфора в почве // Бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института агрохимии им. Д.Н. Прянишникова. 2003. №117. С. 33.

12. Жиленко С.В., Винничек Л.Б., Аканова Н.И. Эффективность агрохимических приемов при возделывании озимых зерновых культур // Нива Поволжья. 2015. №2(35). С. 19-25.

13. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчётов. М.: Наука, 1973. 256 с.

14. Климов В. В. Фотосинтез и биосфера // Сорковский образовательный журнал. 1996. № 8. С. 6.

15. Климов В. В. Фотосинтетическое окисление воды // Фотобиология растений и фотосинтез: Годневские чтения VII. М., 2001. С. 5-21.

16. Кефели В.И., Протасова Н.Н. Гормональные аспекты взаимодействия роста и фотосинтеза // Фотосинтез и продукционный процесс / Под ред. Ничипоровича А.А. М.: Наука, 1988. С. 153-163.

17. Кольман Я., Рем К.-Г. Наглядная биохимия: пер. с нем. М.: Мир, 2000. 469 с.

18. Кириченко Е.Б. Устойчивость хлебных злаков к неблагоприятным температурным факторам в их онтогенезе / Лаборатория физиологии и биохимии растений Главного ботанического сада. М., 1996. 38 с.

19. Комов В.П., Шведова В.Н. Биохимия: учебник для вузов. 2-е изд., испр. М.: Дрофа, 2006. 638 с.

20. Комов В.П., Шведова В.Н. Биохимия: учеб. для вузов. 3-е изд., стер. М.: Дрофа, 2008. 640 с.

21. Кумаков В.А. Эволюция показателей фотосинтетической деятельности в процессе селекции яровой пшеницы // Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М., 1972. С. 500-503.
22. Лякина О.А., Самсонова Н.Е., Новикова Н.Е. Влияние фосфатов пониженной растворимости и кремния на продуктивность и химический состав сельскохозяйственных культур // Вестник Орловского государственного аграрного университета. 2010. №3 (24). С. 12-16.
23. Макаров Ю.И., Мишин И.Н., Прудников А.Д. Среднеобразующее значение пчеловодства в рациональном природопользовании // Пчеловодство. 2004. №8. С. 10.
24. Мокроносов А.Т. Взаимосвязь фотосинтеза и функций роста // Фотосинтез и продукционный процесс/ Под ред. Ничипоровича А.А. М.: Наука, 1988. С. 109-121.
25. Неттевич Э.Д. Культура поля и селекция // Зерновое поле Нечерноземья. М.: Московский рабочий, 1986. С. 22-38.
26. Ничипорович А.А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев // XV Тимирязевские чтения. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 94 с.
27. Ничипорович А.А. Фотосинтетическая деятельность растений и пути повышения их продуктивности // Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М., 1982. С. 511-527.
28. Ничипорович А. А. Фотосинтез и получение высоких урожаев М.: АНССД, 1990. – 94 с.
29. Пигорев И.Я. Фотосинтетический потенциал озимой пшеницы и его реализация в условиях Черноземья России // Вестник Курской ГСХА. 2008. №3. С. 3-6.
30. Протасова Н.Н., Кефали В.В. и др. Фотосинтетическая активность роста и уровень природных регуляторов у растений, выращенных на свету разной интенсивности. М.: Наука, 1973. 124 с.
31. Пути повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза. Киев.: Наукова думка, 1959. 204 с.

32. Романова И.Н., Прудникова А.Г., Терещенкова Е.А. Агрофизические свойства дерново-подзолистой почвы и урожайность яровой пшеницы в зависимости от предшественников // *Зерновое хозяйство*. 2007. №6. С. 14-15.
33. Самофалов А.П. Изменение показателей стабильности урожайности сортов озимой пшеницы в результате селекции // *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2004. № 3 (3). С. 41-43.
34. Смашевский Н. Д. Фотосинтез и экология: учебное пособие. Астрахань: Астраханский ун-т, 2012. 163 с.
35. Сушеница Б.А., Литвинов В.С., Дышко В.Н. Фосфориты сожского месторождения // *Химия в сельском хозяйстве*. 1995. №6. С. 15.
36. Сушеница Б.А., Капранов В.Н., Дышко В.Н. Дифференцированное внесение фосфорных удобрений на многолетних травах // *Агрохимический вестник*. 2008. №5. С. 28-29.
37. Сушеница Б.А., Дышко В.Н. Воздействие фосфатных удобрений на экологическое состояние почвы // *Плодородие*. 2004. №1. С. 27.
38. Третьяков Н.Н., Кошкин Е.И., Макрушин Н.М. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. 2-е изд. М.: КолосС, 2013. 656 с.
39. Хусаинов А.Т., Сыздыкова Г.Т., Андреева Ю.А. Фотосинтетический потенциал у генотипов яровой мягкой пшеницы на солонцеватом чернозёме северного Казахстана // *Аграрный вестник Урала*. №2 (120). 2014. С. 20-23.
40. Чиков В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М.: Наука, 1987. 198с.
41. Чиркин А.А., Данченко Е.О. Биохимия: Учебное руководство. М.: Мед.: Мед. Лит., 2010. 624 с.
42. Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности М.: Наука, 1964. 224 с.
43. Шевелуха В.С. Биологические проблемы современной селекции растений. // *Новый аграрный журнал. пилотный номер: Опыт, проблемы, практика реформирования АПК*. 2001. С. 89-91.

44. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике: учеб. пособие. Л.: Изд-во Ленинг. ун-та, 1984. 288 с.
45. Шульгин Н.А. Растение и солнце. Л.: Гидрометеороиздат, 1973. 251 с.
46. Шупинская И.А., Самсонова Н.Е. Влияние некорневых подкормок и высококремнистого цеолита на урожайность яровой пшеницы и компоненты антиоксидантной системы защиты растений // Фундаментальные основы современных аграрных технологий и техники: сборник трудов Всероссийской молодежной научно-практической конференции. 2015. С. 174-177.
47. Яблоновская С.И. Технология «зонт» в долгосрочных прогнозах урожая зерновых культур для стран Северного полушария. Воронеж: ФГОУ ВПО ВГАУ, 2004. 239 с.
48. Bragado R. Photosynthetic contribution of the ear to grain filling in wheat: a comparison of different methodologies for evaluation // Journal of Experimental Botany. 2016. Vol. 67. No. 9. P. 2787-2798.