

5-бөлім  
**ӨСІМДІКТЕР ФИЗИОЛОГИЯСЫ  
МЕН БИОХИМИЯСЫ**

---

Раздел 5  
**ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ  
РАСТЕНИЙ**

---

Section 5  
**PLANTS PHYSIOLOGY  
AND BIOCHEMISTRY**

**Терлецкая Н.В.<sup>1</sup>, Зорбекова А.Н.<sup>2</sup>, Алтаева Н.А.<sup>3</sup>,  
Бари Г.Т.<sup>4</sup>, Ережетова У.<sup>5</sup>**

<sup>1</sup>кандидат биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник, e-mail: teni02@mail.ru

<sup>2</sup>младший научный сотрудник, e-mail: zorbekova92@mail.ru

<sup>3</sup>научный сотрудник, e-mail: daizy-c@mail.ru

<sup>4</sup>студент PhD-докторантуры, научный сотрудник, e-mail: baracuda.co@mail.ru

<sup>5</sup>студент PhD-докторантуры, ведущий специалист, Казахский национальный университет имени аль-Фараби, Казахстан, г. Алматы, e-mail: erezhetkyzy@mail.ru

<sup>1-4</sup> Институт биологии и биотехнологии растений, Казахстан, г. Алматы

**ВЛИЯНИЕ ЗАСУХИ НА РОСТОВЫЕ ПАРАМЕТРЫ И  
ПИГМЕНТНЫЙ КОМПЛЕКС ЛИНИЙ ПШЕНИЦЫ,  
ПОЛУЧЕННЫХ ОТ МЕЖВИДОВЫХ СКРЕЩИВАНИЙ**

Недостаток влаги является ключевым стрессором в условиях глобального изменения климата. Лучшему пониманию процесса адаптации растений к условиям засухи может помочь изучение влияния отношений ядро-цитоплазма. Целью работы был анализ изменения ростовых параметров и пигментного комплекса проростков гибридов и аллоплазматических линий пшеницы, полученных в результате межвидовых скрещиваний, при воздействии индуцированной засухи. Исследовали 10-дневные проростки, выращенные в оптимальных и стрессовых условиях, моделируемых в водной культуре. Спектрофотометрически в спиртовых экстрактах определяли содержание хлорофилла и каротиноидов листовых пластинок. Показано, что изменение активности роста проростков определяется не только активностью корневой системы в условиях засухи, но может быть связано с оптимизацией в работе фотосинтетического аппарата. Отмечено, что комбинация ядра и цитоплазмы, принадлежащих к разным видам, могут как улучшить, так и ухудшить важные физиологические параметры стрессоустойчивости и фотосинтетической активности. Идентифицированы наиболее толерантные к засухе аллоплазматические линии D-d-05 b, D-b-05, D-41-05 и наиболее чувствительные формы – аллолиния D-f-05 и гибрид А1.

**Ключевые слова:** пшеница, межвидовые гибриды, аллоплазматические линии, засухоустойчивость, фотосинтез.

Terletskaaya N.V.<sup>1</sup>, Zorbekova A.N.<sup>2</sup>, Altayeva N.A.<sup>3</sup>, Bari G.T.<sup>4</sup>, Erezhetova U.<sup>5</sup>

<sup>1</sup>candidate of biological sciences, associate professor, leading researcher, e-mail: teni02@mail.ru

<sup>2</sup>junior researcher, e-mail: zorbekova92@mail.ru <sup>3</sup>researcher, e-mail: daizy-c@mail.ru

<sup>4</sup>PhD-student, researcher, e-mail: baracuda.co@mail.ru

<sup>5</sup>PhD-student, leading authority, Al-Farabi Kazakh National University, Kazakhstan, Almaty, e-mail: erezhetkyzy@mail.ru

<sup>1-4</sup>Institute of Plant Biology and Biotechnology, Kazakhstan, Almaty

**Effect of drought for growth parameters and pigment complex  
of wheat lines obtained from interspecific crosses**

Deficit of water is a key stressor in global climate change conditions. The studying the influence of nucleus-cytoplasm relations can be helped to the better understanding of the process of plant adaptation to drought conditions. The aim of the study was the analyze of changes in growth parameters and pigment complex of seedlings of hybrids and alloplasmatic lines of wheat, obtained as a result of interspecific crosses, when exposed to induced drought. Investigated the 10-day wheat seedlings, which was growed in optimal and stressful conditions simulated in water culture. The content of chlorophyll and carotenoids of leaf plates was determined spectrophotometrically in alcohol extracts. It is shown that the

change in the growth activity of seedlings is determined not only by the activity of the root system under drought conditions, but may be associated with optimization in the photosynthetic apparatus. It is noted that a combination of nuclei and cytoplasm belonging to different species can both improve and worsen important physiological parameters of stress resistance and photosynthetic activity. The most tolerant to drought alloplasmic lines D-d-05 b, D-b-05, D-41-05 and the most sensitive forms – allolinia D-f-05 and hybrid A1 were identified.

**Key words:** wheat, interspecific hybrids, alloplasmic lines, drought tolerance, photosynthesis.

Терлецкая Н.В.<sup>1</sup>, Зорбекова А.Н.<sup>2</sup>, Алтаева Н.А.<sup>3</sup>, Бәри Ғ.Т.<sup>4</sup>, Ережетова Ү.<sup>5</sup>

<sup>1</sup>биология ғылымдарының кандидаты, доцент, жетекші ғылыми қызметкер, e-mail: teni02@mail.ru

<sup>2</sup>кіші ғылыми қызметкер, e-mail: zorbekova92@mail.ru

<sup>3</sup>ғылыми қызметкер, e-mail: daizy-c@mail.ru

<sup>4</sup>PhD-докторантураның студенті, ғылыми қызметкер, e-mail: baracuda.co@mail.ru

<sup>5</sup>PhD- докторантураның студенті, жетекші маман, әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті, Қазақстан, Алматы қ., e-mail: erezhetkyzy@mail.ru

<sup>1-4</sup>Өсімдіктер биологиясы және биотехнологиясы институты, Қазақстан, Алматы қ.

### **Тұраралық будандастырудан алынған бидай линияларының өсу параметрлері мен пигменттік жиынтығына құрғақшылықтың әсері**

Дүние жүзілік ауа-райының өзгеруіне байланысты, судың жетіспеушілігі стресс туғызатын маңызды жағымсыз әсер болып табылады. Жұмыстың мақсаты, бағытталған құрғақшылық әсерінен тұраралық будандастыру нәтижесінде алынған бидайдың аллоплазматикалық линиялары мен будан өскіндерінің өсу параметрлері мен пигменттік жиынтығының өзгеруін талдау болып саналады. Оңтайлы және стресс жағдайында сулы ортада өскен 10-күндік өскіндер зерттелді. Спектрофотометрлік спиртті экстрактыда жапырақтардағы хлорофилл мен каратиноидтардың мөлшері анықталды. Көрсетіліп отырғандай, өскіндердің өсу белсенділігінің өзгеруі тамыр жүйесінің құрғақшылық жағдайындағы белсенділігімен ғана айқындалып қоймай, сонымен қатар фотосинтетикалық аппаратының жұмысының оңтайлануымен де байланысты болуы мүмкін. Атап өтілгендей, бидай түрлерінің әртүріне жататын ядро мен цитоплазма комбинациялары маңызды физиологиялық, стресске төзімділік және фотосинтетикалық белсенділік параметрлерін қалай жақсартса, солай нашарлатады. Құрғақшылыққа анағұрлым толерантты аллоплазматикалық линиялар D-d-05 b, D-b-05, D-41-05 және анағұрлым сезімтал пішіндер – аллолиния D-f-05 пен A1 буданы болып анықталды.

**Түйін сөздер:** бидай, тұраралық будандар, аллоплазматикалық линиялар, құрғақшылыққа төзімділік, фотосинтез.

## **Введение**

В результате глобального изменения климата во всем мире увеличивается частота и интенсивность засух. Понимание важнейших механизмов реагирования растений на недостаток влаги имеет решающее значение для прогнозирования последствий изменения климата на продуктивность сельскохозяйственных культур (Atkin et al., 2009: 581).

Одним из важнейших процессов, происходящих в растительной клетке, является фотосинтез, который играет ключевую роль в определении продуктивности растений. Только имея достаточные запасы свободной энергии, аккумулярованной в процессе фотосинтеза, и отдельные растения, и биоценозы могут обеспечить высокую потенциальную продуктивность и экологическую устойчивость в варьирующих условиях внешней среды (Жученко, 2008: 814).

При анализе большого количества данных, полученных при изучении действия абиотических стрессоров, становится очевидной связь стрессоустойчивости с геномным составом растений и, в частности, с генами, ответственными за фотосинтетические реакции (Chaves et al., 2008: 551). Вклад различных генетических систем в реализацию наследственных свойств организма неодинаков. Ядро как интегрирующий центр генетической информации всей клетки определяет стратегию формирования видоспецифических свойств организма. Тогда как генетическая система цитоплазмы определяет тактику жизни клетки, обуславливая уровень адаптивной реакции на меняющиеся условия среды. При этом продуктивность растения и его приспособленность к факторам окружающей среды во многом зависит от скоординированности работы геномов ядра и цитоплазмы (Орлова, 2001: 170, Жученко, 2003: 3).

Разработка и развитие технологий получения межвидовых гибридов и аллоплазматических линий от межвидовых скрещиваний привели к формированию фактически нового направления в биологии – исследованию ядерно-цитоплазматических взаимодействий, что послужило мощным генератором генетической изменчивости и вызвало как практический, так и теоретический интерес (Палилова и др., 2005: 499). Межвидовые гибриды часто обладают множеством полезных морфологических, функциональных или адаптивных признаков (Ратушняк и др., 2012: 18). Однако влияние отношений ядро-цитоплазма на экспрессию контролируемых стрессом ядерных генов, участвующих в процессе адаптации растений к условиям засухи, должным образом до сих пор не изучено (Даниленко и др. 2003: 494, Kholodova et al., 2007: 480).

Таким образом, изучение межвидовых гибридов и аллоплазматических линий, полученных от межвидовых скрещиваний, для поиска перспективных стресс-толерантных форм весьма актуальны, несут как теоретический, так и большой практический интерес.

**Целью данной работы был** анализ влияния индуцированной засухи на состояние ростовых параметров и пигментного комплекса гибридов и линий пшеницы, полученных в результате межвидовых скрещиваний.

### Материалы и методы исследования

В качестве материала для исследований взяты виды *T. turgidum*, *T. macha*, их гибридная линия F<sub>7</sub> A1, а также девять аллоплазматических линий пшеницы, полученных от скрещиваний

вида *T. aestivum* (сорт Мироновская-808) и вида *T. dicoccum* с последующим многолетним отбором (F<sub>11</sub>). Гибрид и линии были получены ранее профессором Н.А. Хайленко (Khailenko et al., 2003: 267).

Стрессовые условия для проростков создавали, экспонируя проростки в водной культуре на 17,6% растворе сахарозы (вес / объем), наглядно дифференцирующих образцы по росту и накоплению биомассы. Контролем служили проростки, выращиваемые на воде. Опыты проводились в лабораторных условиях при 8-часовом фотопериоде, температуре 26 ± 2°C и освещении 3000 люкс (Udovenko, 1988: 89).

Содержание хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов определяли дифференциально в спиртовых экстрактах после центрифугирования при 4°C (14,000 rpm), при длинах волн 665, 649 и 470 нм., использовали спектрофотометр LEKI SS2107UV (Finland) согласно Lichtenthaler (Lichtenthaler, 1987: 350). Все эксперименты проводились в трех повторностях. Статистическую обработку данных проводили по методу Удольской (Удольская, 1976: 85). Знак плюс/минус в таблицах показывает относительную ошибку среднего значения. Знак \* показывает достоверность результатов по t-критерию на 0.05 уровне значимости.

### Результаты исследования и их обсуждение

Экспериментальные сравнения, основанные на статистической обработке данных, показали, что ростовые параметры изучаемых форм варьировали как в оптимальных, так и в стрессовых условиях (таблица 1).

**Таблица 1** – Ростовые параметры первого листа и первичного корня 10-дневных проростков аллоплазматических линий пшеницы и их родительских форм в условиях засухи (17,6% сахарозы, 72 часа)

Вид, гибрид, линия	корень			лист		
	контроль, см	стресс, см	% к контролю	контроль, см	стресс, см	% к контролю
<i>T. turgidum</i>	12,20±1,55	7,97 ± 0,88*	61	16,80 ± 1,54	13,94 ± 1,55	83
<i>T.macha</i>	20,45 ±1,56	14,40 ±1,35*	70	17,50 ±1,25	14,27 ± 1,25	82
A1	14,89 ±1,80	10,50 ±0,81*	71	14,40 ± 1,47	9,80 ± 1,37*	68
<i>T. aestivum</i> (сорт Мироновская-808)	8,22 ± 1,53	6,86 ± 0,81	83	15,42 ± 1,15	13,30 ± 1,04	86
<i>T. dicoccum</i>	7,03 ± 0,65	6,58 ± 0,85	94	16,92 ± 1,10	13,99 ± 1,21	83
D-a-05	7,46 ± 0,61	4,32 ± 0,76*	58	14,74 ± 1,11	11,83 ± 1,06	80
D-b-05	7,81 ± 1,66	7,04 ± 0,96	90	14,66 ± 1,42	14,02 ± 1,28	95

Вид, гибрид, линия	корень			лист		
	контроль, см	стресс, см	% к контролю	контроль, см	стресс, см	% к контролю
D-f-05	7,43 ± 0,84	4,71 ± 0,62*	63	17,60 ± 1,19	11,10 ± 1,11*	63
D-n-05	7,65 ± 1,13	4,30 ± 0,91*	56	14,26 ± 1,30	11,04 ± 1,33	77
D-d-05	10,64 ± 0,84	6,76 ± 0,78*	64	15,61 ± 1,50	12,74 ± 1,71	82
D-d-05 b	9,39 ± 1,99	8,17 ± 0,71	87	17,20 ± 1,61	14,43 ± 1,71	83
D-40-05	9,67 ± 1,37	7,45 ± 1,12	77	16,46 ± 1,37	14,24 ± 1,32	87
D-41-05	7,26 ± 1,07	6,43 ± 1,27	88	15,69 ± 1,30	13,10 ± 1,11	83
D-42-05	9,26 ± 1,33	6,33 ± 0,92	68	15,91 ± 0,97	12,63 ± 1,37	79

Примечание: знак \* указывает на достоверные различия по отношению к контролю при  $p \leq 0,05$

Выявлены существенные различия по снижению прироста первичных корешков при засухе по отношению к контролю у видов *T. turgidum*, *T. macha* и гибрида A1 (61, 70 и 71% соответственно), а также у четырех аллоплазматических линий (D-n-05, D-a-05, D-f-05 и D-d-05 – 56, 58, 63 и 64% соответственно). Максимальное снижение прироста первого листа отмечено у линии D-f-05 (63% к контролю) и гибрида A1 (68% к контролю).

Наименьшим снижением ростовых параметров листа и первичных корешков при засухе по отношению к контролю отличались линии D-b-05 (90% корень, 95% лист), D-d-05b (87% корень, 83% лист) и D-41-05 (88% корень и 83% лист), превышая или находясь на уровне этих

показателей у эуплазматических родительских форм *T. aestivum* (83% корень, 86% лист) и *T. dicoccum* (94% корень и 83% лист).

Состояние пигментной системы зеленого растения является одной из характеристик его фотосинтетической активности. Изучаемые аллоплазматические линии в целом характеризовались высоким содержанием хлорофилла (*a + b*) в контрольных и засушливых условиях (рисунок 1).

Содержание хлорофилла у видов *T. turgidum* и *T. macha*, а также у гибрида A1 как в контрольных, так и в засушливых условиях было относительно невысоким. При этом гибрид A1 по этому показателю соответствовал родительской форме *T. turgidum* (68% при засухе по отношению к контролю).

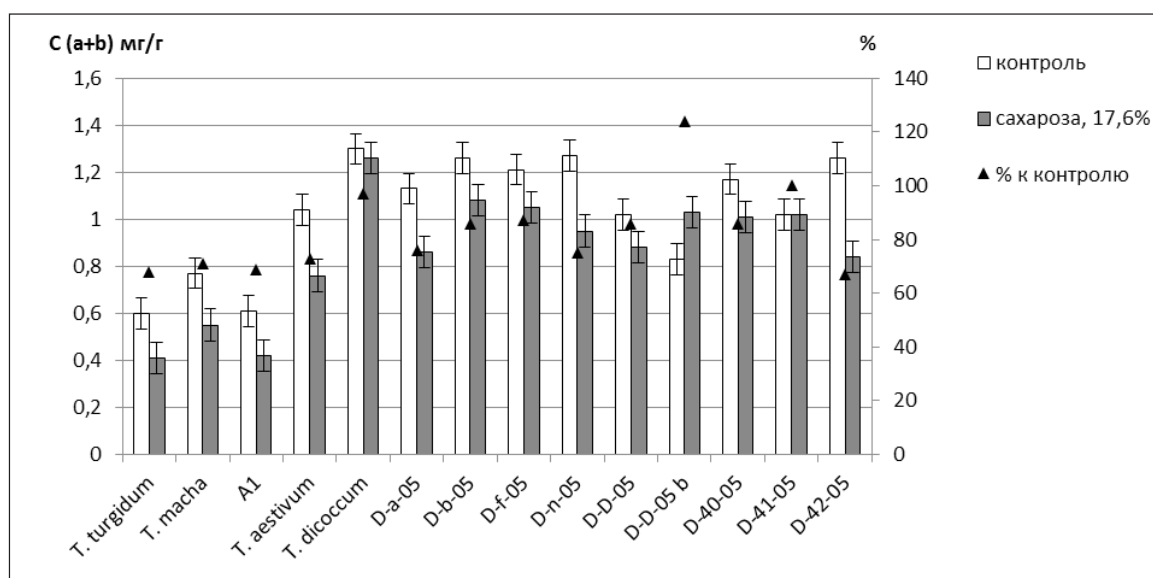


Рисунок 1 – Концентрация хлорофилла в листовых пластинках 10-дневных проростков пшеницы в оптимальных и засушливых условиях

Аллоплазматические линии D-41-05 и D-d-05b характеризовались максимальным содержанием хлорофилла в условиях засухи по отношению к контролю (100 и 124%, соответственно). А у аллолинии D-42-05 этот показатель был минимальным (64% к контролю).

При этом аллолинии D-b-05, D-f-05, D-d-05b, D-40-05 и D-41-05 по показателю концентрации хлорофилла ( $a + b$ ) достоверно превышали эуплазматическую форму *T. aestivum*. Линии D-a-05, D-n-05, D-d-05 и D-42-05 достоверно отличались от эуплазматической формы *T. dicoccum* в сторону снижения значения признака.

По соотношению хлорофилла  $a / b$  отмечен большой размах варьирования признака как в контрольных условиях, так и при засухе (Рисунок 2).

По данному параметру как в контрольных, так и в засушливых условиях гибрид A1 также был близок к уровню родительской формы *T. turgidum* (153 и 147% к контролю соответственно).

Среди аллолиний наименьшим значением при засухе по отношению к контролю характеризовалась аллолиния D-d-05 (74%), наибольшим – линия D-n-05 (222%), тогда как для эуплазматических родительских форм отмечены значения 92 и 108% (*T. aestivum* и *T. dicoccum* соответственно). При этом в условиях засухи у всех линий, кроме D-f-05 значения показателя соотношения хлорофилла  $a / b$  были выше, чем у обеих эуплазматических родительских форм.

Максимальное значение каротиноидов (Рисунок 3) в условиях засухи по отношению к контролю отмечено у линий D-b-05, D-41-05 (по 110% у каждой) и D-d-05b (111% к контролю).

Минимальное значение – у гибрида A1 (на уровне родительской формы *T. turgidum*, 83%) и у линии D-n-05 (95% к контролю). При этом, в отличие от гибрида A1, практически все аллолинии как в контрольных условиях, так и в условиях засухи превышали по содержанию каротиноидов обе эуплазматические родительские формы.

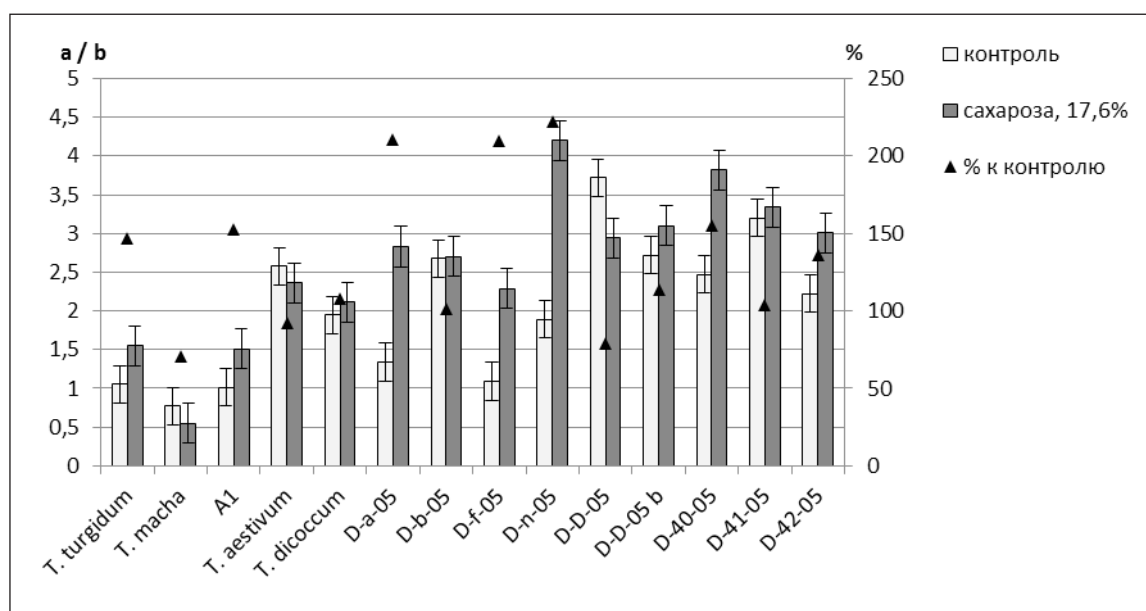


Рисунок 2 – Соотношение хлорофилла  $a / b$  в листовых пластинках 10-дневных проростков пшеницы в оптимальных засушливых условиях

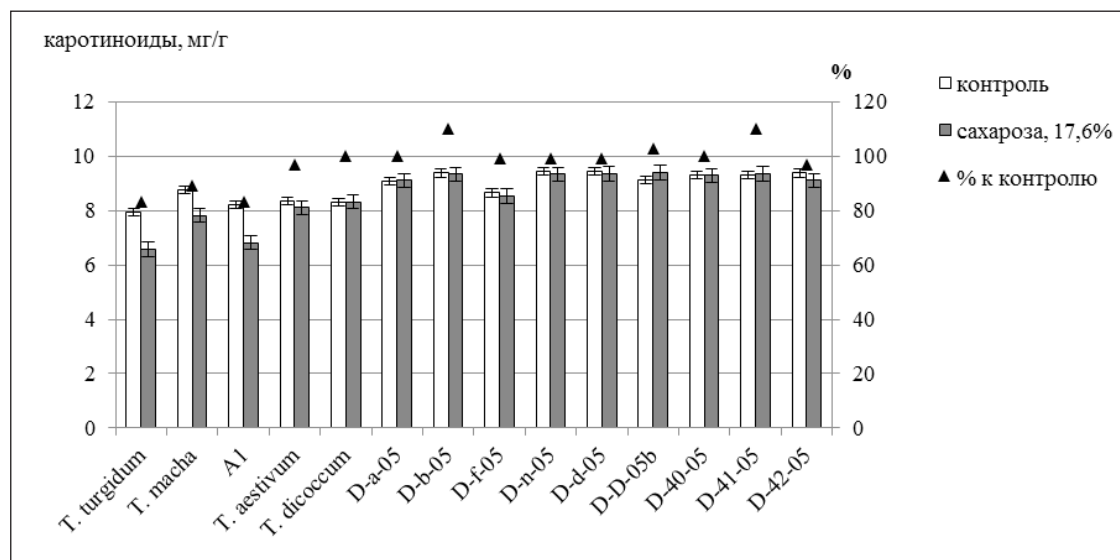
Основное действие абиотических стрессоров на растения можно обобщить как нарушение водного метаболизма и ингибирование роста путем растяжения делящихся клеток (Veselov, 2009: 47). Несмотря на факты снижения роста, полученные в ответ на осмотический стресс, генетические механизмы, регулирующие скорость

роста, до сих пор неизвестны (Munns et al., 2006: 1025).

В зерновых культурах продуктивность определяется в первую очередь работой корня.. Поглощающие и метаболические функции корней несут информацию не только о продуктивности растений, но и о его реакции на стресс

(Aroca et al., 2011: 43). В обзоре, опубликованном Gewin в 2010 г. в Nature (Gewin, 2010: 552), прогнозируется новая «зеленая революция» под землей, направленная на улучшение характеристик корневой системы. Основная стратегия адаптации растений к засухе направлена на поддержание водного баланса за счет использования водосберегающих механизмов и увеличение поглощения воды корнем (Жолкевич,

1968, Kramer et al., 1996: 135). Поэтому аллолинии D-b-05, D-d-05b и D-41-05, которые имели в наших экспериментах наименьшее снижение ростовых параметров корневой системы и длины листа при засухе по отношению к контролю, мы можем считать наиболее устойчивыми к засухе на ранних этапах онтогенеза, а гибрид А1 и аллолинии D-f-05 и D-n-05 – наименее устойчивыми.



**Рисунок 3** – Концентрация каротиноидов в листовых пластинках 10-дневных проростков пшеницы в оптимальных и засушливых условиях

Исследования (Efeoglu et al., 2009: 34) показали, что засуха является важным фактором, ответственным не только за ингибированный рост растений, но и за снижение фотосинтеза. Так, общее содержание пигментов и их относительные характеристики в растениях различаются в зависимости от структурных особенностей листовых пластинок, условий окружающей среды и других факторов (Ronzhina, 2004: 373). Barry et al. (1992) сообщили о разрушении хлорофилла в ячмене в результате воздействия дефицита воды. Xian-He и др. (1995), отметили схожие результаты в отношении пшеницы. Кроме того, Fotovat et al. (2007), обнаружили, что, при сильном воздействии засухи на пшеницу, содержание хлорофилла в листьях значительно уменьшалось. Gaballah и др. (2007), показали, что генотипы с самым низким значением ОБ имели самый низкий уровень хлорофилла и наоборот.

Результаты наших экспериментов также показали различную реакцию изучаемых форм. На

фоне общей тенденции к снижению содержания хлорофилла ( $a + b$ ) в стрессовых условиях, у аллолинии D-41-05 значение данного показателя при засухе сохранялось на уровне контрольного, а у линии D-d-05b даже возросло, составив 124% к контролю. Обе эти аллолинии были выделены как наиболее толерантные к засухе по ростовым параметрам, тогда как у менее устойчивых аллолиний D-42-05 и D-n-05 общее содержание хлорофилла при засухе было минимальным (67 и 75%, соответственно).

Снижение содержания хлорофилла в листьях при стрессе может быть связано как с ускоренной деградацией пигмента, так и с нарушением его биосинтеза (Akram et al, 2011: 94, Santos, 2004: 93). При этом хлорофилл  $b$ , как основной компонент фотосистем, под действием стрессоров повреждается больше, чем хлорофилл  $a$  и может превращаться в хлорофилл  $a$ , в результате чего в эксперименте может отмечаться повышенное содержание хлорофилла  $a$  (Mauchamp et al.,

2004: 227, Santos, 2004: 93, Eckardt, 2009: 700). В нашем эксперименте показатель соотношения хлорофилла  $a/b$  при засухе имел тенденцию к увеличению по отношению к контролю. Он максимально возрастал у менее засухоустойчивых аллолиний D-n-05, D-f-05 и D-a-05 и гибрида A1, но оставался стабильным у засухо-толерантных линий **D-b-05, D-d-05b и D-41-05**. Эти результаты подтверждают выводы, представленные в литературе, о том, что виды с низким отношением хлорофилла  $a$  к  $b$  показывают большую приспособляемость к условиям окружающей среды и позволяют предположить, что рассматриваемый стресс не вызвал значимых структурных изменений в работе фотосинтетического аппарата засухоустойчивых линий.

Каротиноиды принимают активное участие в поглощении световой энергии и передаче ее в реакционные центры фотосистемы и служат фотопротекторами в тушении триплетного состояния хлорофилла и синглетного кислорода, а также ингибируют перекисное окисление липидов (Rubin, 1999: 5, Шимкевич, 2006: 37). Каротиноиды также являются мощными поглотителями активных форм кислорода, защищающими пигменты и ненасыщенные жирные кислоты от липидов от окислительного повреждения (Kriszsky, 1989: 617, Edge, 1997: 189). Недавние исследования показали, что каротиноиды могут также защищать растения от окислительного стресса путем модуляции физических свойств фотосинтетических мембран с участием ксантофиллического цикла в этом процессе (Gruszecki, 1991: 310). Следовательно, аллолинии D-b-05, D-d-05b и D-41-05 с наибольшим относительным содержанием каротиноидов стресс / контроль мы вновь можем считать более устойчивыми к засухе, чем остальные.

Различие между аллоплазматическими линиями и эуплазматическим контролем для признаков, связанных с фотосинтезом и засухоустойчивостью показало возможное влияние цитоплазмы на их продукцию. Так, в серии наших экспериментов при засухе, содержание хлорофилла в листьях засухоустойчивых аллоплазматических линий D-b-05, D-d-05 b, D-41-05 достоверно возрастало относительно *T.aestivum*, а в листьях засухоустойчивой линии D-f-05 достоверно снижалось относительно *T. dicoccum*. Аллоплазматические линии D-b-05, Dd-05 b, D-41-05 были более засухоустойчивыми формами, чем эуплазматическая родительская форма *T. aestivum* и, следовательно, сильный положительный эффект цитоплазмы на эти важные

черты был очевидным. Эти результаты согласуются с данными Nakamura et al. (1991), который наблюдал положительные эффекты цитоплазмы *T. monosocum* в аллоплазматической линии, полученной в скрещиваниях с *T. aestivum* на фотосинтетическую активность, данными Hodaie et al. (2014), отметившими положительное влияние цитоплазмы *Aegilops cylindrical* на фотосинтетическую активность и данными Коваля (1994), показавшего положительное влияние цитоплазмы *T. dicoccum* на солеустойчивость.

Но, тем не менее, наши результаты показали, что замещение цитоплазматического генома оказывало неоднозначное воздействие на признаки роста и фотосинтетической активности. Данные литературы также подчеркивают важность сбалансированности ядерного и цитоплазматического геномов (Палилова, 1986: 224, Волуевич, 1999: 43). Возможно, как предположил Шимкевич и др. (2006), степень изменения, а, порой, и сам набор изменяющихся показателей зависит не просто от вида ядра или цитоплазмы, а именно от их сочетания, и объединение наиболее «благополучных» родителей может привести к неожиданно резкому снижению желаемого показателя у аллоплазматической линии.

### Заключение

Таким образом, выявлено, что изменение ростовой активности проростков при засухе определяется не только работой корневой системы, но может быть связано с оптимизацией в работе фотосинтетического аппарата, в частности – с улучшением работы пигментного комплекса: у более засухоустойчивых линий содержание хлорофилла ( $a + b$ ) в условиях индуцированной засухи было на уровне или выше контрольных значений, показатель соотношения хлорофилла  $a/b$  оставался стабильным, и наблюдалось наибольшее относительное содержание каротиноидов (стресс / контроль).

Идентифицированы наиболее толерантные к засухе аллоплазматические линии D-d-05 b, D-b-05, D-41-05 и наиболее чувствительные формы – аллолиния D-f-05 и гибрид A1. Было отмечено, что сочетание в аллоплазматической линии ядро и цитоплазма, происходящие из родительских форм, принадлежащих к разным видам, могут как улучшить, так и ухудшить важные физиологические параметры стрессоустойчивости, что требует дальнейшего молекулярно-генетического анализа.



## Литература

- Atkin O.K., Macherel D. The crucial role of plant mitochondria in orchestrating drought tolerance // *Ann Bot.* – 2009. – 103(4) – P. 581-97. DOI: 10.1093/aob/mcn094. Epub 2008 Jun 13.
- Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы): теория и практика.– 2008. – М.: Агрорус. – Т. 1. – 814 с.
- Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C (2008) Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany* 103 (4): 551-560
- Орлов П.А. Взаимодействие ядерных и цитоплазматических генов детерминация развития растения. – Минск, 2001. – С. 170.
- Жученко А.А. Роль генетической инженерии в адаптивной системе селекции растений // *С. х. биология.* – 2003. – № 1. – С. 3–33.
- Палилова А. Н., Орлов П.А., Волуевич Е.А. Фундаментальные и прикладные проблемы взаимодействия ядерной и цитоплазматических генетических систем у растений // *Вестник. ВОГиС.* – 2005. – Т. 9, № 4. – С. 499-504.
- Ратушняк Я. И., Кочевенко А. С. Эффекты аллоплазматических взаимодействий у реципрокных гибридов высших растений // *Биотехнология*, – Т. 5, №1, – 2012. – С. 18-32.
- Даниленко Н.Г., Давыденко О.Г. Миры геномов оргanelл. – Минск: Тэхналогія, 2003. – С. 494.
- Kholodova V.P., Bormotova T.S., Semenov O.G., Dmitrieva G.A., Kuznetsov V.I. Physiological mechanisms of adaptation of alloplasmic wheat hybrids to soil drought *Russian Journal of Plant Physiology* – 2007.- Vol. 54, Issue 4, – P. 480–486.
- Khailenko NA, Sedlovskiy AI (2003) Development of Alloplasmic Lines of Spring Soft Wheat and Study of Their Resistance to Leaf Rust. 38(3-4): – P.267-273
- Udovenko G.V. Diagnostics stability of plant resistance to stress. 1988. Methodical guidance edited by, Leningrad, VIR: 89 p.
- Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Method Enzymol* 148: 1987. – P. 350-382 [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1).
- Удольская Н.Л. Введение в биометрию. – Алма-Ата, 1976. – 85 с.
- Veselov D.S. Growth by extension and water metabolism in water deficit conditions, Author's abstract of dissertation of Dr. Boil. Sci., SEI Bashkir State Univ., Ufa, – 2009, p. 47.
- Munns R., James R.A., Läuchli A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals, *Journal of Experimental Botany* 57 (2006). -P.1025-1043.
- Aroca R., Porcel R., Ruis-Lozano J. M. Regulation of Root Water Uptake under Drought Stress Conditions. 2011 *J Exp Bot* 63(1): P.43-57 <https://doi.org/10.1093/jxb/err266>.
- Gewin V. An Underground Revolution. (2010) *Food: Nature*, 466, – P.552-553. <http://dx.doi.org/10.1038/466552a>.
- Жолкевич В.Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита, Москва: Наука, 1968.; С – 211-213
- Kramer P.J., Boyer J.S. *Water Relations of Plants and Soils*, New York: Academic, 1995.;lum, A., *Crop Responses to Drought and the Interpretation of Adaptation*, *Plant Growth Regul.*, 1996, vol. 20. -P. 135–148.
- Efeoglu B., Ekmekci Y., Cicek N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South African, 2009. J. Bot.*, 75: P. 34–42
- Ronzhina E.S. Structural and functional changes of mesophyll as a possible cause of cytokinin-dependent transport of substances in the leaves isolated. *Plant Physiol.* – 2004. – V. 51 (3). – P. 373-382
- Barry P., Evershed R., Young A., Prescott M.C., Britton G. Characterization of carotenoid acyl ester produced in drought-stressed barley seedlings. *Phyto-Chemistry.* – 1992., 9: P. 3163-3168.
- Xian-He J, Wang J, Guo H, Liang F. Effects of water stress on photochemical function and protein metabolism of photosystem II in wheat leaves. *Physiol Plant.* – 1995., 93: P. 771-777.
- Fotovat R, Valizadeh M. and Toorchi M. Association between water-use efficiency components and total chlorophyll content (SPAD) in wheat (*Triticum aestivum* L.) under well-watered and drought stressconditions // *Journal of Food, Agriculture & Environment* – 2007. Vol.5 (3&4): – P. 225-227
- Gaballah M.S., Abou B., Leila H., El-Zeiny A., Khalil S. Estimating the performance of salt stressed sesame plant treated with antitranspirants. *J. Applied Sci.* – 2007. Res., 3: – P. 811-817.
- Akram N.A., Ashraf M. Improvement in growth, chlorophyll pigments and photosynthetic performance in salt-stressed plants of sunflower (*Helianthus annuus* L.) by foliar application of 5-aminolevulinic acid. *Agrochimica.* – 2011. – V. 55. – P. 94-104;
- Santos C.V. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves. *Sci Hort*103: – 2004. – P. 93-99 <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2004.04.009>.
- Mauchamp A, Mèthy M. Submergence-induced damage of photosynthetic apparatus in *Phragmites australis*. *Environ Exp Bot*51: -2004.– P. 227–235 <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2003.11.002>.
- Eckardt N.A. A new chlorophyll degradation pathway. *Plant Cell*21: – 2009. – P.700. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.210313>.
- Rubin A.B. Mechanisms of regulation of primary processes of photosynthesis // *Godnevskie tchenia* – Minsk, 1999, – P. 5-25.
- Шимкевич А.М., Макаров В.Н., Голоенко И.М., Давыденко О.Г. Функциональное состояние фотосинтетического аппарата у аллоплазматических линий ячменя // *Экологическая генетика.* – 2006. – Т.4. №2. – С.37-42. <http://dx.doi.org/10.17816/ecogen4237-42>.
- Krinsky N.I., *Antioxidant Functions of Carotenoids*, *Free Radical Biol. Med.*, 1989, vol. 7, pp. 617–635;
- Edge R., McGarvey D.J. and Truscott T.G. The Carotenoids as Antioxidants—A Review, *Photochem. Photobiol. Ser. Biol.* – 1997. – vol. 41. – P. 189–200.

Gruszecki W.I., Strzałka K., Does the Xanthophyll Cycle Take Part in the Regulation of Fluidity of the Thylakoid Membrane? *Biochim. Biophys. Acta.* – 1991. – vol. 1060. – P. 310–314.

Nakamura C., Kasai K., Kubota Y., Yamagami C., Suzuki T., Mori N. Cytoplasmic diversity in alloplasmic common wheats with cytoplasm of *Triticum* and *Aegilops* revealed by photosynthetic and respiratory characteristics. – 1991. *Jpn J Genet* 66: – P. 471–483.

Hodaei M., Rahimmalek M., Arzani A. Plasmon analysis in wheat alloplasmic lines using morphological and chloroplast microsatellite markers. *Plant Syst Evol* – 2014. 300: – P.1137–1145. DOI: 10.1007/s00606-013-0951-2

Коваль В.С. Влияние цитоплазм некоторых видов злаков на солеустойчивость мягкой пшеницы // Генетика. – 1994. – 30, приложение. – С. 72.

Палилова А.Н. Влияние плазмона на признаки, определяющие продуктивность аллоплазматических линий пшеницы // Цитология и генетика. – 1986, Т.20. № 3. С – 224-229.

Волуевич Е.А., Булойчик А.А. Влияние чужеродного плазмона растения-хозяина на устойчивость мягкой пшеницы к возбудителю твердой головни // Цитология и генетика. – 1999. – Т.33. – №4. – С. 43-48.

## References

Akram N.A., Ashraf M. (2011) Improvement in growth, chlorophyll pigments and photosynthetic performance in salt-stressed plants of sunflower (*Helianthus annuus* L.) by foliar application of 5-aminolevulinic acid. *Agrochimica*. vol. 55, pp. 94-104;

Aroca R., Porcel R., Ruis-Lozano J. M. (2011) Regulation of Root Water Uptake under Drought Stress Conditions. 2011 *J Exp Bot*. vol. 63, no. 1, pp.43-57.

Atkin O.K., Macherel D. (2009) The crucial role of plant mitochondria in orchestrating drought tolerance. *Ann Bot*. vol. 103, no. 4, pp. 581-97.

Barry P., Evershed R., Young A., Prescott M.C., (1992) Britton G. Characterization of carotenoid acyl ester produced in drought-stressed barley seedlings. *Phyto-Chemistry*. vol. 9, pp. 3163-3168.

Chaves M.M., Flexas J., Pinheiro C. (2008) Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*. vol. 103, no. 4, pp.551-560

Coval' V.S. (1994) Vliyanie citoplazm nekotoryh vidov zlakov na soleustoichivost myagkoi pshenisy [The effect of cytoplasm of some cereals on the salt tolerance of soft wheat] *Genetics*. vol.30, pp. 72.

Danilenko, N.G., Davydenko, O.G., (2003) *Miry genomov organell [Genomes of Organelles]*, Minsk: Tekhnologiya, pp. 494.

Eckardt N.A. (2009) A new chlorophyll degradation pathway. *Plant Cell*. vol. 21, pp.700.

Edge R., McGarvey D.J., Truscott T.G. (1997) The Carotenoids as Antioxidants—A Review, *Photochem. Photobiol. Ser. Biol*. vol. 41, pp.189–200.

Efeoglu B., Ekmekci Y., Cicek N. (2009) Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South African. J. Bot.*, vol. 75, pp.34–42

Fotovot R, Valizadeh M., Toorchi M. (2007) Association between water-use efficiency components and total chlorophyll content (SPAD) in wheat (*Triticum aestivum* L.) under well-watered and drought stress conditions. *Journal of Food, Agriculture & Environment*. vol.5, no. 3&4, pp. 225-227

Gaballah M.S., Abou B., Leila H., El-Zeiny A., Khalil S. (2007) Estimating the performance of salt stressed sesame plant treated with antitranspirants. *J. Applied Sci. Res.*, vol. 3, pp. 811-817.

Gruszecki W.I., Strzałka K. (1991) Does the Xanthophyll Cycle Take Part in the Regulation of Fluidity of the Thylakoid Membrane? *Biochim. Biophys. Acta.*, vol. 1060, pp. 310–314.

Hodaei M., Rahimmalek M., Arzani A. (2014) Plasmon analysis in wheat alloplasmic lines using morphological and chloroplast microsatellite markers. *Plant Syst Evol*. vol. 300, pp.1137–1145.

Khailenko N.A., Sedlovskiy A.I. (2003) Development of Alloplasmic Lines of Spring Soft Wheat and Study of Their Resistance to Leaf Rust. vol. 38, no. 3-4, pp.267-273

Kholodova V.P., Bormotova T.S., Semenov O.G, Dmitrieva G.A., Kuznetsov V.I. V. (2007) Physiological mechanisms of adaptation of alloplasmic wheat hybrids to soil drought *Russian Journal of Plant Physiology*. vol. 54, issue 4, pp. 480–486.

Kramer P.J., Boyer J.S. (1996) *Water Relations of Plants and Soils*, New York: Academic, lum, A., *Crop Responses to Drought and the Interpretation of Adaptation*, *Plant Growth Regul.*, vol. 20, pp. 135–148.

Krinsky N.I. (1989) Antioxidant Functions of Carotenoids, *Free Radical Biol. Med.*, vol. 7, pp. 617–635;

Lichtenthaler H. K. (1987) Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Method Enzymol*. vol.148, pp. 350-382

Mauchamp A, Mèthy M. (2004) Submergence-induced damage of photosynthetic apparatus in *Phragmites australis*. *Environ Exp Bot*. vol. 51, pp. 227–235

Munns R., James R.A., Läuchli A. (2006) Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals, *Journal of Experimental Botany*. vol. 57, pp.1025-1043.

Nakamura C., Kasai K., Kubota Y., Yamagami C., Suzuki T., Mori N. (1991) Cytoplasmic diversity in alloplasmic common wheats with cytoplasm of *Triticum* and *Aegilops* revealed by photosynthetic and respiratory characteristics. *Jpn J Genet*. vol. 66, pp.471–483.

Orlov P.A. (2001) *Vzaimodeystvie yadernyh i citoplazmaticheskikh genov determinaciya razviriya rasteniya [The interaction of nuclear and cytoplasmic genes in the determination of plant development]*. – Minsk. pp. 170.

Palilova A.N. (1986) Vliyanie plazmona na priznaki, opredelyaushie produktivnost alloplazmaticheskikh linii pshenisy [The effect of plasmon on the signs that determine the productivity of wheat alloplasmic lines] Cytology and genetics. vol.20, no. 3, pp. 224-229.

Palilova A.N., Orlov P.A., Voluyevich E.A. (2005) Phundamental'nye i prikladnye problemy vzaimodeistviya yadernoi i citoplazmaticheskikh geneticheskikh system u rastenii [Fundamental and applied problems of interaction of nuclear and cytoplasmic genetic systems in plants. Vestn. VOGiS. vol. 9, no. 4, pp. 499-504

Ratushnyak Ya.I., Kochevenko AS (2012) Effects of alloplasmic interactions in reciprocal cybrids of higher plants. Biotechnology. vol. 5, no.1, pp. 18-32

Ronzhina E.S. (2004) Structural and functional changes of mesophyll as a possible cause of cytokinin-dependent transport of substances in the leaves isolated. Plant Physiol. vol. 51, no. 3. pp. 373-382

Rubin A.B. (1999) Mechanisms of regulation of primary processes of photosynthesis. Godnevskie chtenia, Minsk, pp.5-25.

Santos C.V. (2004) Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves. Sci Hort. vol.103, pp.93-99.

Shymkevich A.M., Makarov V.N., Goloenko I.M., Davydenko O.G. (2006) Phunkcional'noe sostoyanie fotosinteticheskogo apparata u alloplazmaticheskikh linii yachmenya [Functional state of fotosynthetic system in barley alloplasmic lines] Ecological genetics, vol. IV, no. 2, pp. 37-42

Udol'skaya N.L. (1976) Vvedenie v biometriu [Introduction to Biometrics] Almaty, 85 p.

Udovenko G.V. (1988) Diagnostics stability of plant resistance to stress. Methodical guidance edited by, Leningrad, VIR, 89 p.

Veselov D.S. (2009) Growth by extension and water metabolism in water deficit conditions, Author's abstract of dissertation of Dr. Boil. Sci., SEI Bashkir State Univ., Ufa, pp. 47.

Voluevich E.A., Bulochik A.A. (1999) Vliyanie chuzherodnogo plazmona rasteniya-hozyaina na ustoichivost' myagkoi pshenicy k vzbuditelu tverdoi golovni [The influence of alien plasmon host plant on the resistance of soft wheat to the causative agent of hard smut] Cytologiya and genetics. vol.33, no.4, pp.43-48.

Xian-He J, Wang J, Guo H, Liang F. (1995) Effects of water stress on photochemical function and protein metabolism of photosystem II in wheat leaves. Physiol Plant., vol. 93, pp. 771-777.

Zholkevich, V.N. (1968) Energetika dykhaniya vysshikh rastenii v usloviyakh vodnogo defitsita [Energetics of Higher Plant Respiration under Water Deficit], Moscow: Nauka, pp. 211-213

Zhuchenko A.A. (2008) Adaptive plant growing (ecologo-genetic basis): theory and practice. Moscow: Agrorus. vol. 1, pp. 814

Zhuchenko A.A. (2003) Rol' geneticheskoi inzhenerii v adaptivnoi sisteme selekcii rastenii [The role of genetic engineering in the adaptive system of plant breeding]. Agricultural Biology. no. 1, pp. 3-33