

УДК 581.1

СЕЛЕКТИВНЫЙ СВЕТ РЕГУЛИРУЕТ УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ К ХЛОРИДНОМУ ЗАСОЛЕНИЮ

И. С. Ковтун¹, М. В. Ефимова^{1,*}, М. К. Малофий¹,
член-корреспондент РАН В. В. Кузнецов^{1,2}

Поступило 14.09.2018 г.

Впервые показано, что кратковременное воздействие синего света повышает устойчивость растений картофеля к хлоридному засолению. В основе защитного эффекта синего света лежит его способность стимулировать аккумуляцию низкомолекулярных органических соединений с антиоксидантной активностью.

Ключевые слова: *Solanum tuberosum* L., NaCl, синий свет, красный свет, фотосинтетические пигменты, антиоксиданты, пролин, малоновый диальдегид.

DOI: <https://doi.org/10.31857/S0869-56524843377-380>

Аридизация климата и техногенное давление человека на окружающую среду сопровождаются значительным расширением засоленных территорий, следствием чего является снижение продуктивности важнейших сельскохозяйственных культур [1]. Существенно осложняет экологическую ситуацию в России интенсивный рост добычи углеводородного сырья. Как известно, воды нефтяных месторождений отличаются высокой минерализацией и зачастую приводят к коррозии нефтепроводов. Последнее вызывает разлив пластовых вод, что является основным источником вторичного засоления [2]. Наиболее распространено хлоридное засоление, оказывающее наибольший негативный эффект на метаболизм растений [3]. Ухудшение экологических условий остро ставит вопрос о разработке эффективных технологий повышения солеустойчивости растений.

Одним из ключевых факторов, координирующих защитную реакцию растений на действие абиотических стрессоров, является свет. Регуляторная роль света зависит от его интенсивности и спектрального состава и реализуется через специфические фоторецепторы, прежде всего фитохромы (красный/дальний красный свет) и криптохромы (синий свет/УФ-А) и т.д. [4].

Несмотря на то что ещё в 1935 г. [5] появилось одно из первых упоминаний о влиянии света на фор-

мирование устойчивости растений к природным повреждающим факторам, регуляция селективным светом адаптации растений к хлоридному засолению изучена недостаточно. Относительно подробно исследовано влияние красной области спектра на солеустойчивость растений [6, 7], тогда как влияние других спектров фотосинтетической активной радиации (ФАР) на стресс-устойчивость растений практически не исследовано.

Настоящая работа посвящена сравнительному изучению воздействия коротко- и длинноволнового света на устойчивость растений к хлоридному засолению.

Исследование проводили на растениях *Solanum tuberosum* L. среднеспелого сорта Накра (идентификатор 9608800). Картофель данного сорта даёт стабильно высокий урожай, его клубни характеризуются высокой крахмалистостью, лёжкостью и устойчивостью к ряду заболеваний, в том числе к возбудителю рака картофеля. Оздоровлённые растения — регенеранты картофеля *in vitro* получали из апикальной меристемы, и на протяжении 21 сут их культивировали на агаризованной питательной среде Мура-сиге—Скуга (МС) с половинным содержанием макро- и микроэлементов. По окончании культивирования корни растений отмывали от агаризованной среды и проводили трёхнедельную адаптацию микроклонов к жидкой среде МС в условиях воздушной среды под люминесцентными лампами LTD 36W/865 (“Philips”, Польша), L36W/77 Fluora (“OSRAM GmbH”, Германия) и L36W/765 Cool Daylight (“OSRAM GmbH”) при плотности потока квантов ФАР 200–250 мкмоль · м⁻² · с⁻¹ в фитотроне с 16-ча-

¹Национальный исследовательский
Томский государственный университет

²Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева
Российской Академии наук, Москва

*E-mail: stevmv555@gmail.com

совым фотопериодом и температурой 20 ± 3 °С. После трёхнедельного роста на гидропонной установке растения переносили на питательную среду МС в отсутствие (контроль) или в присутствии 125 мМ NaCl (опыт). Растения выращивали на белом свете с досвечиванием красным (люминесцентные лампы LT-D36W/15 RED, “Philips”) или синим (люминесцентные лампы LT-D36W/18 BLUE, “Philips”) светом. Через 5 сут растительный материал фиксировали в жидком азоте и хранили его при температуре -70 °С до проведения анализов. Оценку ростовых и физиологических характеристик проводили согласно методикам, описанным ранее [8]. Эксперименты повторяли не менее трёх раз. Достоверность различий между опытными и контрольными образцами оценивали с помощью критерия *t* Стьюдента.

Кратковременное досвечивание растений картофеля красным и синим светом в отсутствие стрессора почти не влияло на величину интегральных ростовых показателей, таких как длина осевых органов, площадь ассимилирующей поверхности листьев, количество столонов и ярусов, сырая масса растений (табл. 1). Не было обнаружено достоверного влияния непродолжительного досвечивания контрольных растений картофеля селективным светом также и на уровне ряда физиологических параметров — содержания основных фотосинтетических пигментов, аккумуляции пролина и интенсивности перекисного окисления липидов (рис. 1).

Степень негативного воздействия засоления (125 мМ NaCl) в некоторой степени определялась световыми условиями выращивания растений. Как следует из данных, представленных в табл. 1, после добавления в питательную среду 125 мМ NaCl суммарная площадь листьев и количество столонов уменьшились в 2 и 3 раза на синем свете и в 3 и 5 раз на красном свете соответственно. Более выраженное

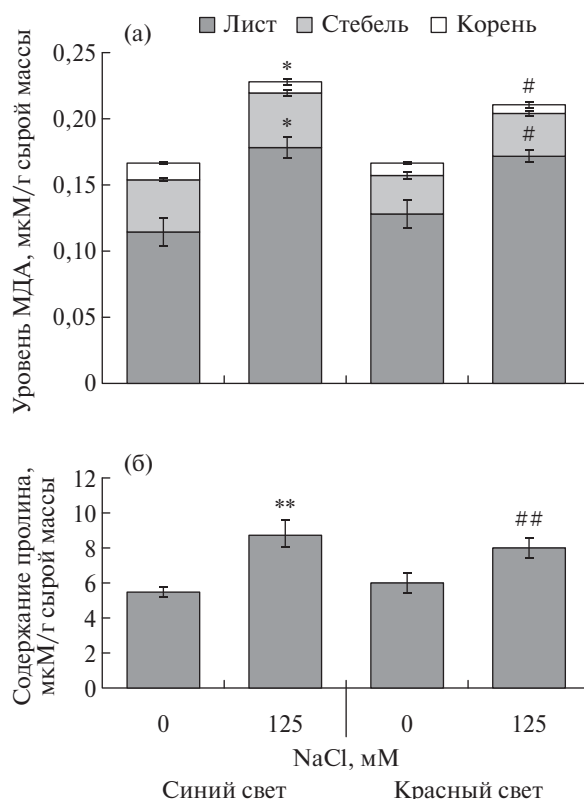


Рис. 1. Влияние засоления (125 мМ NaCl) при досвечивании синим или красным светом на содержание МДА (а) и пролина (б). **p* < 0,05, ***p* < 0,01 (контрольный вариант vs воздействия NaCl при досвечивании синим светом); #*p* < 0,05, ##*p* < 0,01 (контрольный вариант vs воздействия NaCl при досвечивании красным светом).

отрицательное воздействие засоления на устойчивость растений при досвечивании красным светом по сравнению с синим светом мы зарегистрировали при анализе других показателей. Так, число листьев и сырая масса растений на красном свете снизились на 32 и 54%, в то время как значения аналогичных параметров на синем свете уменьшились лишь на 20 и 39% соответственно (табл. 1).

Таблица 1. Влияние NaCl на длину стебля и корня (см), количество ярусов и столонов (шт.), суммарную площадь листьев (см²) и массу растений (г) при досвечивании синим или красным светом

Показатель	Досвечивание					
	Синий свет			Красный свет		
	Контроль	125 мМ NaCl	%	Контроль	125 мМ NaCl	%
Длина стебля	9,6 ± 0,3	9,4 ± 0,2	98%	10,1 ± 0,3	9,1 ± 0,3*	90%
Длина корня	18,9 ± 0,9	18,6 ± 0,9	100%	18,2 ± 1,0	18,3 ± 0,5	98%
Количество ярусов	14,0 ± 0,3	11,4 ± 0,6*	82%	14,4 ± 0,5	11,4 ± 0,7*	79%
Число столонов	2,4 ± 0,5	0,8 ± 0,3*	32%	2,5 ± 0,2	0,5 ± 0,2*	20%
Суммарная площадь листьев	46,5 ± 3,8	21,9 ± 3,3*	47%	51,3 ± 3,0	16,6 ± 2,3*	32%
Суммарная масса растений	4,9 ± 0,5	3,0 ± 0,3*	61%	5,3 ± 0,3	2,4 ± 0,3*	46%

Примечание. Здесь и в табл. 2 $M \pm t$, $n = 3$; **p* < 0,05 при сравнении с контролем; знак процента отражает содержание относительно соответствующего контрольного значения.

Как известно, хлоридное засоление инициирует развитие осмотического и окислительного стрессов, вызывает повреждение структуры фотосинтетического аппарата и, как следствие, снижение продуктивности растений [9]. Один из самых заметных негативных эффектов NaCl на ассимилирующий аппарат растений связан с ингибированием синтеза фотосинтетических пигментов. При досвечивании синим светом отрицательный эффект хлоридного засоления в первую очередь был направлен на снижение (на 17%) содержания хлорофилла *b*, в то время как уровень хлорофилла *a* при этом практически не изменялся (табл. 2). Более выраженное негативное влияние NaCl на содержание фотосинтетических пигментов было отмечено при досвечивании растений красным светом. При этом концентрации хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов снизились на 33, 27 и 14% соответственно (табл. 2). Как следует из полученных нами данных, хлоридное засоление нарушило баланс между хлорофиллами и каротиноидами. Соотношение суммы зелёных пигментов к каротиноидам снизилось на 20% относительно контрольных вариантов и не зависело от качества света. Вместе с тем подсветки растений синим и красным светом в условиях засоления оказали дифференцированное воздействие на содержание хлорофиллов и каротиноидов. Так, если содержание каротиноидов на синем свету увеличилось на 15%, то на красном свету их уровень снизился (табл. 2).

Стимуляция образования активных форм кислорода (АФК) в результате окислительного стресса вызывает повреждение белков и нуклеиновых кислот, окисление липидов и инактивацию ферментов. Иницируемое АФК повреждение мембран является основной причиной интоксикации клеток растений [10].

Удобным и широко распространённым методом оценки интенсивности окислительного стресса и структурной целостности мембран является изме-

рение уровня малонового диальдегида (МДА), продукта реакции с тиобарбитуровой кислотой [11].

Мы обнаружили органоспецифичность интенсивности перекисного окисления липидов (ПОЛ) мембран в растениях картофеля при хлоридном засолении. Увеличение интенсивности ПОЛ в листьях (на 37–55%) и снижение его (на 35%) в корнях растений при действии NaCl не зависело от условий освещения. В стеблях зафиксировали тенденцию к увеличению интенсивности окислительного стресса только на красном свету (рис. 1а).

Как известно, для снижения негативного воздействия окислительного стресса в растениях активируются антиоксидантные защитные системы, действие которых направлено на гашение АФК. Повышенный интерес в этой связи могут представлять неферментные системы антиоксидантной защиты — каротиноиды, низкомолекулярные фенольные соединения, пролин и др. [12]. Например, известно, что протекторное действие пролина в первую очередь направлено на снижение отрицательного эффекта засоления на фотосинтетический аппарат растений. С одной стороны, это влияние может достигаться за счёт снижения концентрации ионов натрия, с другой стороны, пролин может выступать в качестве химического шаперона, стабилизирующего функциональные единицы комплекса II электрон-транспортной цепи, мембран, белков и ферментов, таких как РуБисКО, а также проявлять антиоксидантную активность [13]. Каротиноиды, в свою очередь, участвуют в тушении ¹O₂ и радикалов пероксида, которые генерируются при избыточном возбуждении хлорофилла [14]. Низкомолекулярные фенольные соединения, являясь водорастворимыми антиоксидантами, нейтрализуют АФК более эффективно по сравнению с жирорастворимыми каротиноидами — они выступают в качестве источников водорода, восстановителей и тушителей ¹O₂ [15].

При досвечивании синим светом в ответ на стрессорное воздействие содержание каротиноидов

Таблица 2. Влияние NaCl на содержание фотосинтетических пигментов (мг/г сырой массы) и их соотношение при досвечивании синим или красным светом

Показатель	Досвечивание					
	Синий свет			Красный свет		
	Контроль	125 мМ NaCl		Контроль	125 мМ NaCl	
Хлорофилл <i>a</i>	2,02 ± 0,06	1,89 ± 0,16	94%	2,31 ± 0,07	1,56 ± 0,19*	67%
Хлорофилл <i>b</i>	0,50 ± 0,07	0,41 ± 0,03*	83%	0,48 ± 0,02	0,35 ± 0,05*	73%
Сумма хлорофиллов	2,51 ± 0,06	2,30 ± 0,19	92%	2,80 ± 0,09	1,91 ± 0,24*	68%
Каротиноиды	0,45 ± 0,04	0,52 ± 0,04*	116%	0,51 ± 0,01	0,44 ± 0,04*	86%
Отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам	5,26 ± 0,42	4,36 ± 0,10*	83%	5,38 ± 0,13	4,36 ± 0,10*	81%

в листьях увеличилось, в то время как на красном свете, наоборот, снизилось (табл. 2). Концентрация пролина в листьях растений при хлоридном засолении на синем и красном свете увеличилась на 61 и 35% соответственно (рис. 16).

Таким образом, представленные нами результаты свидетельствуют о том, что досвечивание синим светом повышает устойчивость растений картофеля к хлоридному засолению. Защитный эффект коротковолновой области спектра в первую очередь может быть обусловлен накоплением компонентов ферментных систем антиоксидантной защиты — каротиноидов и пролина.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда 16–16–04057.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Kuznetsov V.V., Shevyakova N.N. Desert Plants. В.: Springer, 2010. P. 261–298.
2. Самтанова Д.Э., Сангаджиева Л.Х. // Изв. Саратов. ун-та. Сер. Химия. Биология. Экология. 2013. Т. 12. С. 96–101.
3. Munns R., Tester M. // Ann. Rev. Plant Biol. 2008. V. 59. P. 651–681.
4. Kreslavski V.D., Los D.A., Schmitt F.-J., Zharmukhamedov S.K., Kuznetsov V.V., Allakhverdiev S.I. // Biochim. Biophys. Acta. Bioenergetics. 2018. V. 1859. P. 400–408.
5. Мошков В.С. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1935. Сер. 3. В. 6. С. 235–261.
6. Креславский В.Д., Ширишкова Г.Н., Шмарев А.Н., Любимов В.Ю. // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования. 2017. № S12. С. 142–144.
7. Kwon C.-T., Song G., Kim S.-H., Han J., Yoo S.-C., An G., Kang K., Paek N.C. // Environ. and Exp. Botany. 2018. V. 148. P. 100–108.
8. Ефимова М.В., Савчук А.Л., Хасан Дж.А.К., Литвиновская Р.П., Хрипач В.А., Холодова В.П., Кузнецов Вл.В. // Физиология растений. 2014. Т. 61. С. 778–789.
9. Gao H.-J., Yang H.-Y., Bai J.-P., Liang X.-Y., Lou Y., Zhang J.-L., Wang D., Zhang J.-L., Niu S.-Q., Chen Y.-L. // Front. Plant Sci. 2015. V. 5. P. 1–14.
10. Schmitt Fr.J., Renger G., Friedrich T., Kreslavski V.D., Zharmukhamedov S.K., Los D.A., Kuznetsov V.V., Allakhverdiev S.I. // Biochim. Biophys. Acta. 2014. V. 1837. P. 835–848.
11. Buege J.A., Aust S.D. // Methods Enzymol. 1978. V. 52. P. 302–310.
12. Ефимова М.В., Хрипач В.А., Бойко Е.В., Малофий М.К., Коломейчук Л.В., Мурган О.К., Видершпан А.Н., Мухаматдинова Е.А., Кузнецов Вл.В. // ДАН. 2018. Т. 478. № 6. С. 723–726.
13. Mansour M.M.F., Ali E.F. // Phytochemistry. 2017. V. 140. P. 52–68.
14. Frank H.A., Robert B. Light Harvesting in Photosynthesis. N.Y.: CRC Press, 2018. P. 37–56.
15. Sakihama Y., Cohen M.F., Grace S.C., Yamasaki H. // Toxicology. 2002. V. 177. P. 67–80.

TOLERANCE OF POTATO PLANTS TO CHLORIDE SALINITY IS REGULATED BY SELECTIVE LIGHT

I. S. Kovtun, M. V. Efimova, M. K. Malofii,
Corresponding Member of the RAS V. V. Kuznetsov

Received September 14, 2018

Compared the response of the plant *Solanum tuberosum* L. mid-varieties Nakra to chloride salinity which depending on lighting conditions. Regenerated plants were produced in vitro from apical meristem and grown on half-strength Murashige and Skoog medium using a hydroponic unit in controlled-climate conditions. At the age of six weeks, the plants were exposed to salt stress (125 mM NaCl, 7 days); at the same time, plants were grown on white light with red or blue light. Plant response to salt stress was estimated by growth and physiological parameters. Potato plant tolerance to chloride salinity rose after short-term exposure to blue light, which has been first shown in this study. The protective effect of blue light was based on its ability to stimulate the accumulation of low-molecular weight organic compounds with antioxidant activity.

Keywords: *Solanum tuberosum* L., NaCl, blue light, red light, photosynthetic pigments, antioxidants, proline, malonic dialdehyde.