

Лисицын Евгений Михайлович

д-р биол. наук, заведующий отделом
ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр
Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого»
ФГБОУ ВО «Вятская государственная
сельскохозяйственная академия»
г. Киров, Кировская область

DOI 10.31483/r-33138

ГЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ОВСА ПО ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ УСТОЙЧИВОСТИ РАБОТЫ ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА ЛИСТЬЕВ

Аннотация: в ходе полевых исследований 2015–2017 гг. оценивали реакцию пигментного комплекса флаговых листьев 17 генотипов овса (*Avena sativa* L.) на алюмокислый почвенный фон. Показаны генотипические различия по степени устойчивости хлорофиллов и каротиноидов к действию стрессора, а также распределению пигментов между структурными частями фотосистем. Голозерные образцы овса имеют меньшую вариабельность содержания пигментов как по годам исследований, так и по влиянию почвенного фона, чем пленчатые формы. Предложено использовать голозерные образцы овса в качестве материнских форм при селекции на устойчивость к абиотическим факторам среды.

Ключевые слова: голозерный овес, пленчатый овес, хлорофиллы, каротиноиды, фотосистемы, светособирающие комплексы, реакционные центры, абиотический стресс.

Первым этапом разработки модели сорта является генетический и физиолого-экологический анализа исходного материала сельскохозяйственных культур с учетом целевых почвенно-климатических условий выращивания. Чаще всего в моделях сортов учитываются простые, легко оцениваемые показатели, такие как структурные элементы продуктивности [1; 5]. Поскольку в адаптации растений к стрессовым абиотическим воздействиям ключевую роль играет

устойчивость их фотосинтетического аппарата [2], одним из важнейших направлений исследований должен стать структурно-функциональный анализ пигментного комплекса листьев [4]. Анализ содержания хлорофиллов и каротиноидов в растениях позволяет получить информацию о том, за счет каких конкретно пигментов происходит рост продуктивности, формируется высокий уровень урожайности и качества получаемого зерна [6; 7], осуществлять подбор родительских пар для скрещивания.

Материалы и методы. В серии полевых опытов 2015–2017 гг. на дерново-подзолистой среднесуглинистой почве Фаленской селекционной станции выращивали 10 пленчатых и 7 голозерных селекционных образцов овса (*Avena sativa* L.), созданных в ФАНЦ Северо-Востока. Растения выращивали в соответствии с [3]. Для анализа пигментного состава с 25 индивидуальных растений четырех повторностей каждого образца отбирали флаговые листья в фазу начала цветения. Оценку содержания пигментов (хлорофилл *a*, хлорофилл *b*, каротиноиды) осуществляли на спектрофотометре UVmini-1240 (Shimadzu Corporation, Japan). Выделение пигментов и расчет их содержания проводили по методике [8] в ацетоновых вытяжках (100% ацетон). Полученные данные обрабатывали статистически с использованием пакетов программ Microsoft Office Excel 2007 и StatSoft Statistica, v. 10.

Результаты и обсуждение. Среднее содержание хлорофилла *a* во флаговых листьях голозерных и пленчатых образцов овса значительно отличалось только в условиях 2016 г., когда голозерные формы накапливали в фазу цветения на 9% больше этого пигмента. В остальные два года различия между разными формами овса были незначимы. В среднем за годы исследования пленчатые формы содержали $12,54 \pm 0,35$ мг хлорофилла *a* в грамме сухого вещества листьев, а голозерные формы – $13,10 \pm 0,32$ мг. Вариабельность по годам исследований была выше у сортов пленчатого овса: средний коэффициент вариации составил 12,1%, для голозерных образцов – 9,6%.

Пленчатые образцы 378h08, И-4584 и голозерный образец 683h05 показали стабильное по годам содержание пигмента (вариабельность менее 5%). Сильнее

всего на изменение условий выращивания реагировали пленчатые образцы 168h10 (17,3%), И-4595 (18,3%) и И-4618 (27,6%).

Голозерные образцы содержали статистически большее количество пигмента в составе светособирающих комплексов (ССК) антенн, а пленчатые формы – в реакционных центрах (РЦ) фотосистем: в ССК – $9,53 \pm 0,30$ и $8,44 \pm 0,30$ мг/г, в РЦ – $3,57 \pm 0,07$ и $4,11 \pm 0,10$ мг/г соответственно.

Вероятно, большая доля хлорофилла *a* в РЦ фотосистем привела к тому, что средняя масса зерна с метелки пленчатых образцов овса на 28,5% превышала показатель для голозерных образцов ($1,76 \pm 0,02$ и $1,37 \pm 0,02$ г соответственно). Различия в массе 1000 зерен примерно такого же уровня – 29,4% ($38,56 \pm 0,32$ для пленчатых и $29,70 \pm 0,32$ г для голозерных образцов).

Среднее содержание хлорофилла *b* в листьях пленчатых образцов овса за время исследований составило $7,03 \pm 0,25$, а у голозерных образцов – $7,95 \pm 0,25$ мг/г сухого вещества, т.е. на 13,1% выше. Вариабельность содержания пигмента по годам была значимо выше для группы пленчатых образцов (21,5%), чем для голозерных (17,9%). Сильной реакцией на условия выращивания обладали образцы пленчатого овса 168h10 (коэффициент вариации 28,9%) и И-4618 (32,1%). Наибольшую устойчивость содержания пигмента среди набора пленчатого овса показал образец И-4584 (10,2%), среди голозерных овсов – образец 683h05 (11,0%).

Не было обнаружено статистически значимых отличий в содержании каротиноидов между голозерными и пленчатыми овсами; содержание этих вспомогательных пигментов фотосинтеза во флаговых листьях составило, соответственно, $3,15 \pm 0,05$ и $3,18 \pm 0,08$ мг/г сухого вещества. Среди набора пленчатых образцов вариабельность признака была выше, достигая 11,5% у образца И-4595 и 21,0% у образца И-4618. У остальных образцов коэффициент вариации колебался от 2,5 (образец 3h14) до 9,1% (образец 168h10).

Результаты оценки содержания пигментов во флаговых листьях овса, выращиваемых на кислом и нейтральном почвенных фонах, приведены в таблице.

Содержание фотосинтетических пигментов во флаговом листе растений овса,
 мг/г сухой массы

| Каталог | Хлорофилл <i>a</i> | | | Хлорофилл <i>b</i> | | | Каротиноиды | | |
|------------------------------------|--------------------|-------|-------|--------------------|-------|------|-------------|------|------|
| | 2015 | 2016 | 2017 | 2015 | 2016 | 2017 | 2015 | 2016 | 2017 |
| Нейтральный почвенный фон (рН 6,3) | | | | | | | | | |
| Пленчатые сорта | | | | | | | | | |
| 168h10 | 14,25 | 12,56 | 7,62 | 8,75 | 7,63 | 2,75 | 3,32 | 3,01 | 2,42 |
| 397h07 | 12,66 | 13,28 | 9,05 | 7,61 | 7,93 | 3,33 | 3,15 | 3,25 | 2,74 |
| 2h09 | 14,04 | 11,88 | 9,48 | 8,51 | 6,94 | 3,85 | 3,32 | 2,95 | 2,85 |
| 378h08 | 13,46 | 12,47 | 12,31 | 8,86 | 7,98 | 5,55 | 2,99 | 2,82 | 3,36 |
| 3h14 | 13,85 | 13,93 | 11,09 | 8,39 | 7,96 | 4,76 | 3,26 | 3,51 | 3,25 |
| И-4584 | 16,10 | 14,74 | 14,48 | 10,15 | 9,54 | 7,17 | 4,19 | 3,30 | 3,74 |
| И-4592 | 12,92 | 12,97 | 8,55 | 7,83 | 8,48 | 3,44 | 3,14 | 2,93 | 2,73 |
| И-4595 | 15,86 | 14,13 | 8,17 | 8,74 | 8,60 | 3,35 | 4,01 | 3,35 | 2,68 |
| И-4618 | 19,10 | 13,82 | 6,57 | 10,52 | 8,50 | 2,74 | 4,64 | 3,27 | 2,2 |
| ст. Аргмак | 13,29 | 13,67 | 10,03 | 8,50 | 8,28 | 4,32 | 3,02 | 3,23 | 2,90 |
| Голозерные сорта | | | | | | | | | |
| 1h07 | 13,96 | 14,29 | 11,33 | 8,57 | 9,31 | 5,77 | 3,28 | 3,22 | 3,04 |
| 857h05 | 15,31 | 14,41 | 9,23 | 10,39 | 9,71 | 4,17 | 3,37 | 3,19 | 2,78 |
| 7h12o | 14,95 | 14,07 | 12,08 | 9,57 | 9,34 | 6,02 | 3,42 | 3,13 | 3,26 |
| 683h05 | 14,75 | 15,49 | 13,35 | 9,95 | 10,14 | 7,07 | 3,23 | 3,43 | 3,42 |
| 629h09 | 10,73 | 14,66 | 10,38 | 6,52 | 9,94 | 4,92 | 2,61 | 3,18 | 2,96 |
| 14h12o | 13,86 | 14,20 | 9,02 | 8,50 | 9,14 | 4,00 | 3,23 | 3,19 | 2,77 |
| ст. Вятский | 13,75 | 14,78 | 10,58 | 9,17 | 9,74 | 4,92 | 3,04 | 3,28 | 3,11 |
| Кислый почвенный фон (рН 3,8) | | | | | | | | | |
| Пленчатые сорта | | | | | | | | | |
| 168h10 | 5,87 | 7,09 | 3,61 | 2,39 | 3,49 | 1,15 | 2,00 | 2,28 | 1,56 |
| 397h07 | 6,59 | 7,02 | 5,97 | 2,77 | 3,59 | 3,53 | 2,33 | 2,27 | 2,18 |
| 2h09 | 3,74 | 7,86 | 6,48 | 1,16 | 4,03 | 3,55 | 1,61 | 2,43 | 2,28 |
| 378h08 | 5,06 | 5,65 | 5,82 | 1,80 | 2,84 | 3,16 | 1,91 | 1,87 | 2,10 |
| 3h14 | 6,11 | 6,83 | 5,77 | 2,14 | 3,42 | 3,19 | 2,16 | 2,31 | 2,29 |
| И-4584 | 4,80 | 9,41 | 9,50 | 2,09 | 5,25 | 5,07 | 1,88 | 2,63 | 3,07 |
| И-4592 | 4,78 | 7,48 | 8,98 | 1,75 | 3,82 | 5,07 | 1,84 | 2,34 | 2,94 |
| И-4595 | 3,74 | 7,48 | 7,36 | 1,32 | 3,85 | 3,85 | 1,59 | 2,33 | 2,63 |
| И-4618 | 5,45 | 5,37 | 8,37 | 2,15 | 2,64 | 4,32 | 2,00 | 1,91 | 2,84 |
| ст. Аргмак | 5,59 | 9,17 | 8,90 | 2,19 | 4,86 | 3,83 | 2,11 | 2,66 | 2,82 |

| Голозерные сорта | | | | | | | | | |
|------------------|------|-------|-------|------|------|------|------|------|------|
| 1h07 | 7,13 | 5,79 | 8,09 | 2,83 | 2,52 | 4,35 | 2,52 | 2,15 | 2,72 |
| 857h05 | 5,04 | 9,14 | 9,18 | 2,29 | 5,25 | 4,90 | 1,92 | 2,50 | 3,10 |
| 7h12o | 7,20 | 9,58 | 8,84 | 3,00 | 5,22 | 4,80 | 2,43 | 2,69 | 2,95 |
| 683h05 | 5,49 | 9,81 | 8,35 | 2,33 | 5,48 | 4,48 | 2,07 | 2,65 | 2,88 |
| 629h09 | 7,09 | 10,26 | 10,37 | 3,27 | 5,76 | 5,78 | 2,37 | 2,90 | 4,66 |
| 14h12o | 7,55 | 9,60 | 8,11 | 3,06 | 5,22 | 4,38 | 2,50 | 2,75 | 2,79 |
| ст. Вятский | 6,11 | 9,41 | 10,37 | 2,94 | 5,51 | 5,61 | 2,24 | 2,59 | 3,19 |

В целом в условиях кислой реакции почвенного раствора голозерные формы овса имеют значимое преимущество перед пленчатыми овсами как по общему содержанию всех трех групп пигментов, так и по массовому содержанию *Chl a* в обеих структурных частях фотосистем – и в реакционных центрах, и в светособирающих комплексах.

Как результат такой разной реакции на кислотность почвенного раствора, растения голозерных форм овса в значимо меньшей степени снижают содержание пигментов во флаговых листьях в стрессовых эдафических условиях роста, что делает их более привлекательными для селекции кислото- или алюмоустойчивых сортов данной культуры.

Наглядным способом выявления различий между двумя группами генотипов овса является кластерный анализ с учетом содержания всех типов пигментов одновременно. При учете степени депрессии синтеза пигментов и перераспределения их между реакционными центрами и светособирающими комплексами фотосистем хлоропластов флаговых листьев растений овса, голозерные генотипы четко распределяются в один кластер, куда, кроме них, попадают и два пленчатых генотипа – Аргамак и И-4592 (рисунок). В то же время, как видно из данных рисунка, голозерные генотипы значительно сильнее различаются между собой по комплексу признаков пигментного аппарата.

Таким образом, исследования показали значительные различия в характере перестройки пигментного комплекса флаговых листьев различных генотипов овса в фазу цветения под влиянием эдафических стрессовых факторов. Голо-

зерные формы овса проявили большую степень устойчивости фотосинтетического аппарата к стрессовому воздействию, чем пленчатые формы. Голозерные образцы содержали большее количество пигментов в светособирающих комплексах антенн, а пленчатые формы – в реакционных центрах фотосистем. Наибольшую устойчивость содержания пигментов среди набора пленчатого овса показал образец И-4584 (10,2%), среди голозерных овсов – образец 683h05 (11,0%). Среди набора пленчатых образцов вариабельность содержания каротиноидов была выше (до 21,0%), чем у голозерных (до 9,1%).

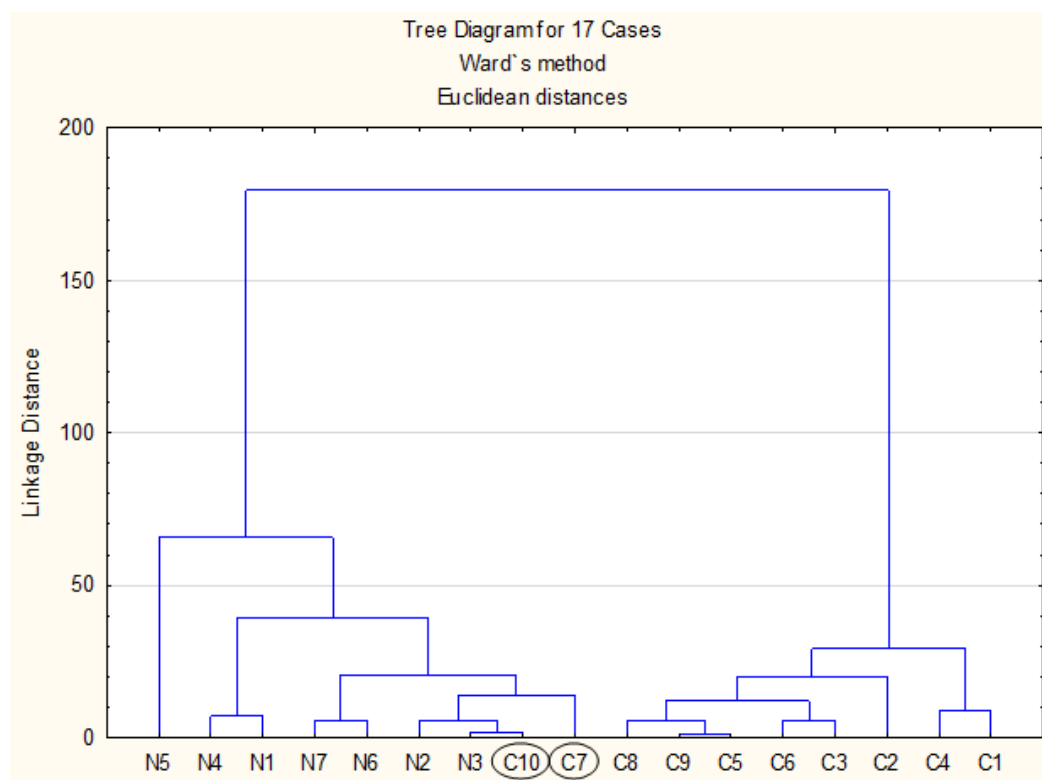


Рис. Распределение генотипов овса по кластерам с учетом степени депрессии содержания пигментов и их распределения по структурным частям фотосистем под действием алюмокислого почвенного стресса (усредненные данные за 2015...2017 гг.)

Примечание. С – пленчатые генотипы, N – голозерные генотипы. Номера после буквы соответствуют порядковому номеру генотипа в таблице 1.

Для селекции кислото- или алюмоустойчивых сортов данной культуры в качестве материнской формы следует привлекать голозерные образцы, так как наследование параметров пигментного комплекса листьев идет в основном по материнскому генотипу.

Список литературы

1. Баталова Г.А. Овес в Волго-Вятском регионе. – Киров: Орма, 2013. – 288 с.
2. Креславский В.Д. Молекулярные механизмы устойчивости фотосинтетического аппарата к стрессу / В.Д. Креславский, Р. Карпентиер, В.В. Климов [и др.] // Биологические мембраны. – 2007. – Т. 24, №3. – С. 195–217.
3. Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Вып. 1. – М., 1985. – 270 с.
4. Тарасенко С. Пигментный состав сортов мягкой озимой пшеницы / С. Тарасенко, Е. Живлюк // Наука и инновации. – 2009. – №7(77). – С. 25–28.
5. Щенникова И.Н. Модели сортов ярового ячменя для условий Волго-Вятского региона // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2015. – №6. – С. 9–13.
6. Щенникова И.Н. Изменение пигментного комплекса флаговых листьев ячменя под действием эдафического стресса / И.Н. Щенникова, Л.П. Кокина, Е.М. Лисицын // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2010. – №1(16). – С. 24–28.
7. Li X., Xiao J., He B. Chlorophyll fluorescence observed by OCO-2 is strongly related to gross primary productivity estimated from flux towers in temperate forests // Remote Sensing of Environment. 2018. V. 204. p. 659–671.
8. Lichtenthaler H.K., Buschmann C. Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy // In: Current Protocols in Food Analytical Chemistry (CPFA). New York: John Wiley and Sons, 2001. F4.3.1-F4.3.8.