

Внутривидовая изменчивость растений вида *Sedobassia sedoides* с промежуточным C₃-C₄ типом фотосинтеза при действии осмотического стресса

М. Ю. ПРОКОФЬЕВА, Е. В. ШУЙСКАЯ, З. Ф. РАХМАНКУЛОВА

ФГБУН Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН
127276, Москва, ул. Ботаническая, 35
E-mail: maria.vdovitchenko@gmail.com

Статья поступила 20.07.2021

После доработки 15.09.2021

Принята к печати 15.09.2021

АННОТАЦИЯ

Исследовано влияние ПЭГ-индуцированной засухи на интенсивность роста, эффективность фотосистем I и II, накопление пролина, ионов натрия и калия в побегах растений двух популяций промежуточного C₃-C₄ ксерогалофита *Sedobassia sedoides*. Выявлена разнородность реакции растений на осмотический стресс как между популяциями, так и внутри каждой из них. Определены связи между факторами, участвующими в адаптивных механизмах растений разных популяций в условиях осмотического стресса. Предположительно внутривидовая изменчивость *S. sedoides* по механизмам засухоустойчивости связана с разной выраженностью C₄ синдрома в различных популяциях и почвенными условиями, в частности с водно-солевым балансом почвы.

Ключевые слова: *Sedobassia sedoides*, популяционная изменчивость, осмотический стресс, C₃-C₄ фотосинтез.

Изменение климата ведет к постепенному увеличению засушливых регионов по всему миру, которые занимают до 41 % поверхности Земли и поддерживают жизнь 38 % населения [Huang et al., 2017]. В настоящее время наблюдается расширение засушливых районов в ранее продуктивных экосистемах [Yao et al., 2020]. Увеличение частоты и продолжительности засушливых периодов, вызванных глобальным потеплением, значительно усугубляет засуху во многих регионах земного шара, что приводит к увеличению частоты и интенсивности нарушений в экосистемах [Naumann et al., 2018]. Устойчивость растений к засухе определяется сложными механизмами на био-

химическом, физиологическом и молекулярном уровнях [Gupta, Nuang, 2014]. Адаптация к засухе на уровне листьев включает взаимодействие между высыханием листьев и скоростью газообмена. Многие растения могут минимизировать потери воды в листьях путем закрывания устьиц, снижая устьичную проводимость и скорость транспирации, что ведет к повышению эффективности использования воды растением при уменьшении потребления CO₂ через закрытые устьица. Растения могут минимизировать этот компромисс между фотосинтезом и потерей воды за счет увеличения размера листьев и роста корней [Heschel et al., 2017]. Такие морфологичес-

кие и физиологические особенности связывают с фенотипической пластичностью [Viger et al., 2016], которая во многих признаках реагирования на засуху приводит к повышению приспособленности растений. Понимание фенотипических реакций на засуху дает важное представление о вероятных долгосрочных генетических адаптациях [Alberto et al., 2013].

Аридизация климата привела к возникновению в процессе эволюции специализированных форм фотосинтеза: C_4 , C_3 - C_4 и САМ, которые развились как модификации основного C_3 пути [Berry et al., 2016] и значительно отличаются по устойчивости к водному дефициту. C_4 , C_3 - C_4 и САМ растения благодаря наличию углерод-концентрирующего механизма обладают более эффективным фотосинтетическим аппаратом в теплых и засушливых условиях обитания [Way et al., 2014]. В условиях водного дефицита углерод-концентрирующий механизм позволяет более эффективно использовать свет и воду даже при полном закрытии устьиц, что говорит о большей засухоустойчивости C_4 фотосинтеза [Нахелтине, Prentice, 1996].

Промежуточный C_3 - C_4 фотосинтез рассматривается как “эволюционный мост” между C_3 - и C_4 -типами фотосинтеза [Khoshravesh et al., 2016], и поэтому такие виды имеют большое значение для изучения эволюции C_4 -фотосинтеза [Voznesenskaya et al., 2013]. На представителях рода *Flaveria* (сем. Asteraceae) показано, что C_3 - C_4 виды подразделяются на отдельные подтипы, соответствующие последовательным этапам C_4 эволюции: C_3 – прото-Кранц – C_2 (I и II тип) – C_4 -подобные – C_4 и отражающие степень формирования C_4 -углерод-концентрирующего механизма, определяющего засухоустойчивость C_4 растений [Sage et al., 2012, 2014]. Виды с промежуточным C_3 - C_4 фотосинтезом выявлены в 14 семействах, в том числе в Chenopodiaceae [Рахманкулова и др., 2018]. Ксерогалофит *Sedobassia sedoides* на основе анатомических особенностей, анализа газообмена и иммунолокализации глициндекарбоксилазы (GDC) [Voznesenskaya et al., 2013] был отнесен к C_3 - C_4 промежуточным видам [Sage et al., 2012, 2014]. В проведенных нами ранее исследованиях на нескольких популяциях *S. sedoides* с промежуточным C_3 - C_4 типом фотосинтеза выявлены различия в уровне генетического

полиморфизма, продуктивности, устойчивости и эффективности ФС I, что позволило высказать предположение о разной степени проявления у них C_4 -синдрома [Shuyskaya et al., 2015; Рахманкулова и др., 2016]. Сравнительный анализ функциональности фотосистемы I (ФС I) между C_3 и C_4 видами показал, что C_4 -растения демонстрируют более высокую эффективность ФС I, чем C_3 -растения [Sage et al., 2012, 2014]. В условиях засоления у разных популяций *S. sedoides* с промежуточным C_3 - C_4 типом наблюдается изменение признаков, характеризующих выраженность C_4 -синдрома, в сторону его усиления [Рахманкулова и др., 2018, 2020]. К засухе вид *S. sedoides* менее устойчив, чем к засолению. Результаты, полученные в условиях дефицита воды на небольших выборках растений разных популяций, оказались противоречивы на уровне накопления ионов натрия (основного осмолита) и совместимого органического вещества пролина, а также соотношения K^+/Na^+ [Shuyskaya et al., 2015; Рахманкулова и др., 2016, 2020]. Фундаментальная роль пролина в осмотической регуляции и повышении способности растений выдерживать клеточную дегидратацию, вызванную засолением и засухой, показана для многих видов растений [Кузнецов, Шевакова, 1999; Szabados, Saviouré, 2010; Hossain et al., 2014]. Пролин рассматривается как один из компонентов стресс-реакции, когда функционируют защитные, неспецифические механизмы, которые обеспечивают кратковременное выживание организма и инициируют формирование специфических механизмов адаптации. Кроме того, пролин и K^+ , который играет важную регуляторную роль в передаче сигналов [Anschütz et al., 2014; Shabala, Pottosin, 2014], могут образовывать единый регуляторный блок, который координирует ионный гомеостаз. В то же время высокое соотношение цитозольных K^+/Na^+ является необходимым условием для устойчивости растений и поддержания ионного гомеостаза [Cuin, Shabala, 2007; Ma et al., 2012].

Целью данной работы было изучение популяционных различий в реакции растений на ПЭГ-индуцированную засуху в двух популяциях промежуточного C_3 - C_4 вида *Sedobassia sedoides* с разной выраженностью C_4 -синдрома.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Растительный материал и условия выращивания. В естественных условиях Южного Урала были выбраны две популяции (П1 и П2 предположительно с разной выраженностью С₄-синдрома) однолетнего ксерогалофита *Sedobassia sedoides* (Pall.) Freitag & G. Kadereit (Chenopodiaceae) (бассия очитковидная), произрастающие на расстоянии 18 км друг от друга.

Для проведения модельных лабораторных экспериментов семена *Sedobassia sedoides* двух популяций проращивали на фильтровальной бумаге в дистиллированной воде. 3–4-дневные проростки пересаживали в кюветы на агроперлит, пропитанный 50%-м питательным раствором Хогланда. Растения выращивали под люминесцентными лампами при плотности потоков квантов ФАР 200 мкмоль/(с·м²), 16-часовом фотопериоде и температуре 25 °С. Для создания осмотического стресса на растения в экспериментах использовали раствор ПЭГ-6000 с уровнем осмотического потенциала $\psi_s = -0,6$ МПа. Раствор ПЭГ готовили на основе 50%-го питательного раствора Хогланда и заливали в поддоны, на которые переносили кюветы с 30-дневными растениями. Полив раствором ПЭГ длился в течение 14 дней. В качестве контроля использовали растения, продолжающие расти на 50%-м питательном растворе Хогланда.

Измерение ростовых параметров (длины побега, сырой и сухой биомассы), содержания воды, пролина, ионов натрия и калия, эффективности ФСИ и ФСИИ проводили на контрольных и опытных вариантах 45-дневных растений.

Определение содержания воды, пролина, ионов натрия и калия. Для определения сухой биомассы растительные пробы высушивали при 80 °С в течение двух суток. Содержание воды в побегах (W) рассчитывали по формуле и выражали в г Н₂О/г сухой массы:

$$W = (FW - DW)/DW,$$

где FW – сырая биомасса; DW – сухая биомасса.

Содержание свободного пролина определяли с помощью кислого нингидринового реактива по методу Bates [Bates et al., 1973] с модификациями. В качестве анализируемых экстрактов использовали водные вытяжки вы-

сушенного и растертого материала. Результаты рассчитывали на 1 г сухой массы.

Содержания ионов натрия и калия в фотосинтезирующих органах также определяли в водной вытяжке высушенного и растертого материала на атомно-абсорбционном спектрометре Hitachi 207 (Hitachi, Япония).

Определение эффективности фотосистем I и II. Изменение окислительно-восстановительного потенциала P700 измеряли путем мониторинга оптической плотности листьев при 820 нм с использованием dual-wavelength системы импульсной модуляции ED-P700DW (Heinz-Walz, Effeltrich, Германия) в сочетании с РАМ-101 (Heinz-Walz, Германия). Кинетика окисления P700 измерялась при освещении дальним красным светом (720 нм, 17,2 Вт/м²). Максимальное окисление P700 определяли с использованием ксеноновой газоразрядной лампы (50 мс, 1500 Вт/м²; Heinz-Walz, Германия) в присутствии дальнего красного света.

Определение квантового выхода флуоресценции ФСИ адаптированного к темноте (20 мин) фрагмента листа осуществляли с помощью РАМ-флуориметра (РАМ-101, Heinz-Walz, Германия). Измеряли темновой максимальный квантовый выход флуоресценции ФСИ (F_v/F_m). Измерение проводили с досветкой образца слабым модулированным потоком красного света, которое осуществлялось АЦПУ (PDA-100, Walz, Германия), преобразующим первичный сигнал от РАМ-101 на компьютер со специализированным программным интерфейсом. Показатели рассчитывали на основании текущего значения минимальной (F_0) и максимальной (F_m) флуоресценции адаптированного к темноте листа по формуле:

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m.$$

Статистический анализ. Все параметры были измерены на каждом растении. Во всех измерениях проведено не менее трех аналитических повторностей. Для корреляционного и факторного (ANOVA) анализов использовали программу SigmaPlot 12.0. На графиках приведены средние арифметические значения полученных величин и их стандартные ошибки. Различия считались достоверными при $P < 0,05$ (тест Тьюки). Для многофакторного анализа методом главных компонент (PCA) использовано программное обеспечение R (версия 3.6.1).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Популяции *Sedobassia sedoides* П1 и П2 в нормальных (контрольных) условиях имели схожие ростовые параметры, но отличались уровнем накопления ионов натрия и пролина в побегах, соотношением K^+/Na^+ , а также эффективностью ФСИ (табл. 1). Растения популяции П1 характеризовались повышенным содержанием ионов натрия и пролина и низкой эффективностью ФСИ, характерной для C_3 -видов. Растения популяции П2 в меньшей степени накапливали натрий и пролин, но обладали более эффективной фотосистемой I, что характерно для C_4 -видов.

Реакция растений популяции П1 на осмотический стресс оказалась сильнее, чем у растений популяции П2 (рис. 1). Так, у растений популяции П1 длина побегов, сырая и сухая биомассы в условиях осмотического стресса составили 72, 26, 74 % от контроля, тогда как у растений популяции П2 – 88, 36, 80 % от контроля соответственно (рис. 1, а). Наибольшие различия между популяциями наблюдались в накоплении пролина в условиях осмотического стресса: в растениях популяции П1 содержание пролина составило

133 % от контроля, а в растениях популяции П2 – 234 % от контроля (рис. 1, б). Эффективность ФСИ снизилась на 70–68 % в обеих популяциях, тогда как эффективность ФСИ снизилась на 22 % в популяции П1 и только на 15 % в популяции П2 (рис. 1, в).

Наблюдалась значительная вариация признаков накопления биомассы, содержания воды и пролина ($C_v = 40–80\%$) у растений обеих популяций в условиях осмотического стресса (рис. 2). При этом отношение K^+/Na^+ в 1,7 раза сильнее варьировалось в побегах растений популяции П2, а параметр эффективности ФСИ в 3,3 раза сильнее варьировался в популяции П1.

Внутрипопуляционная реакция растений на осмотический стресс также оказалась очень разнородной, особенно в популяции П2 (рис. 3). Многофакторный анализ методом главных компонент (РСА) показал разделение растений популяции П1 на две группы: контрольные растения (П1-К) и растения, подверженные осмотическому стрессу (П1-ПЭГ), по первой основной компоненте (РС1), которая отражает 45,21 % от общей вариации (рис. 3, а). Основными элементами РС1 были ростовые параметры: длина побега и сырой вес растений, а также эффективность ФСИ

Т а б л и ц а 1
Ростовые параметры, содержание осмолитов и эффективность фотосистем у растений двух популяций (П1 и П2) *Sedobassia sedoides* в контрольных условиях

Популяция	Ростовой параметр			
	Длина побега, см	Сырая биомасса, г	Сухая биомасса, г	Содержание воды, г H ₂ O/г сухой массы
П1	24,0 ± 1,4 ^a	0,86 ± 0,08 ^a	0,118 ± 0,011 ^a	6,3 ± 0,4 ^a
П2	22,0 ± 2,5 ^a	0,75 ± 0,20 ^a	0,106 ± 0,020 ^a	6,2 ± 0,5 ^a
	Содержание осмолитов			
	Na ⁺ , ммоль/г сухой массы	K ⁺ , ммоль/г сухой массы	K ⁺ /Na ⁺	Пролин, ммоль/г сухой массы
П1	0,41 ± 0,02 ^a	2,22 ± 0,08 ^a	5,5 ± 0,2 ^a	0,028 ± 0,004 ^a
П2	0,34 ± 0,03 ^b	2,20 ± 0,09 ^a	6,6 ± 0,4 ^b	0,017 ± 0,004 ^b
	Эффективность фотосистем			
	ФС I		ФС II	
П1	11,5 ± 0,7 ^a		0,81 ± 0,01 ^a	
П2	20,4 ± 1,4 ^b		0,82 ± 0,01 ^a	

П р и м е ч а н и е. Представлены средние значения ± ошибка средней. Разными латинскими буквами отмечены достоверные различия на уровне $p < 0,05$ (тест Тьюки).

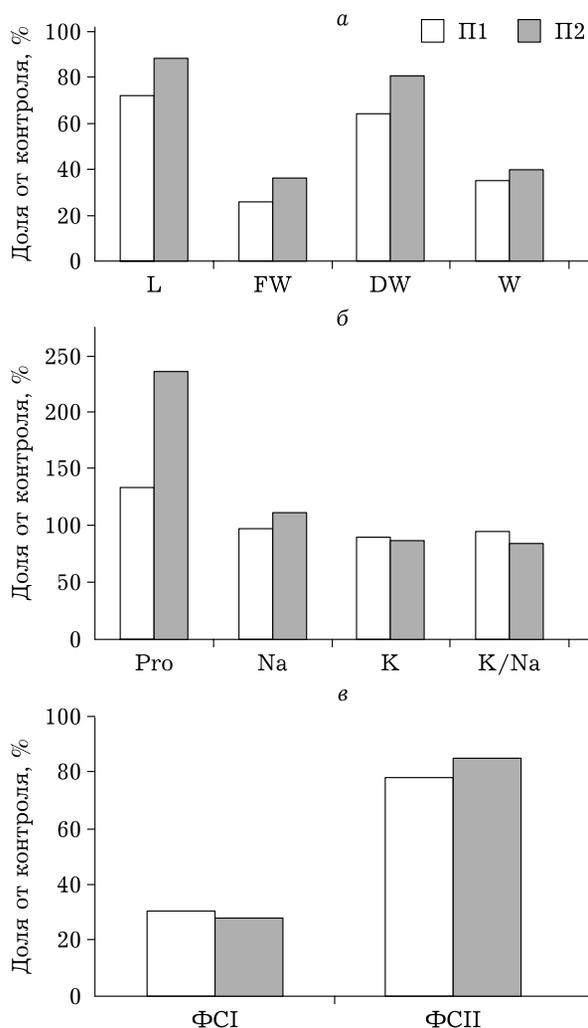


Рис. 1. Ростové параметры (а), содержание осмолитов (б) и эффективность фотосистем (в) у растений двух популяций (П1 и П2) *Sedobassia sedoides* в условиях ПЭГ-индуцированной засухи (в % от контроля). L – длина побега; FW – сырая биомасса; DW – сухая биомасса; W – содержание воды; Pro – содержание пролина; Na – содержание ионов натрия; K – содержание ионов калия; ФСI, ФСII – эффективность фотосистем I и II

(табл. 2). По второй главной компоненте (PC2) не наблюдалось разделения на группы, однако большая часть растений в условиях осмотического стресса значительно отличалась по содержанию воды, ионов натрия и отношению K^+/Na^+ от контрольных растений (PC2, см. табл. 2). Первых двух PC-компонент достаточно для объяснения 70 % изменений от общей вариации.

В популяции П2 такого четкого разделения растений не наблюдалось, т. е. среди растений, подверженных осмотическому стрессу, встречались растения, не отличающиеся по своим характеристикам от контрольных (рис. 3, б). В то же время в группе растений популяции П2 в условиях стресса наблюдался большой разброс, и значительная часть растений отличалась от контрольных по накоплению сырой биомассы, воды, пролина и эффективности ФСII (PC1, см. табл. 2).

С целью выявления связей между факторами, участвующими в адаптивных механизмах растений при осмотическом стрессе, проведен многофакторный анализ PCA методом множественной корреляции. В популяции П1 наблюдалась положительная корреляция накопления сухой биомассы с содержанием ионов натрия и калия в тканях растений (рис. 3, в). В популяции П2 накопление сухой биомассы растениями не было связано с содержанием ионов калия, но отрицательно коррелировало с содержанием ионов натрия. Содержание калия положительно коррелировало с эффективностью обеих фотосистем и с содержанием воды в тканях растений. Кроме того, в популяции П2 наблюдалась более выраженная отрицательная корреляция содержания пролина и воды в растениях (рис. 3, г).

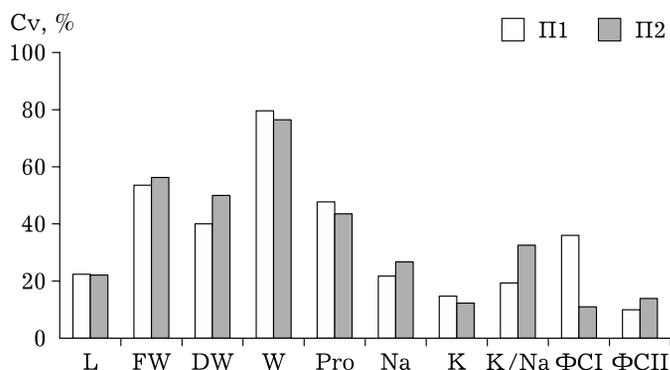


Рис. 2. Размах (коэффициент) варьирования (C_v) параметров растений двух популяций (П1 и П2) *Sedobassia sedoides* в условиях ПЭГ-индуцированной засухи. L – длина побега; FW – сырая биомасса; DW – сухая биомасса; W – содержание воды; Pro – содержание пролина; Na – содержание ионов натрия; K – содержание ионов калия; ФСI, ФСII – эффективность фотосистем I и II

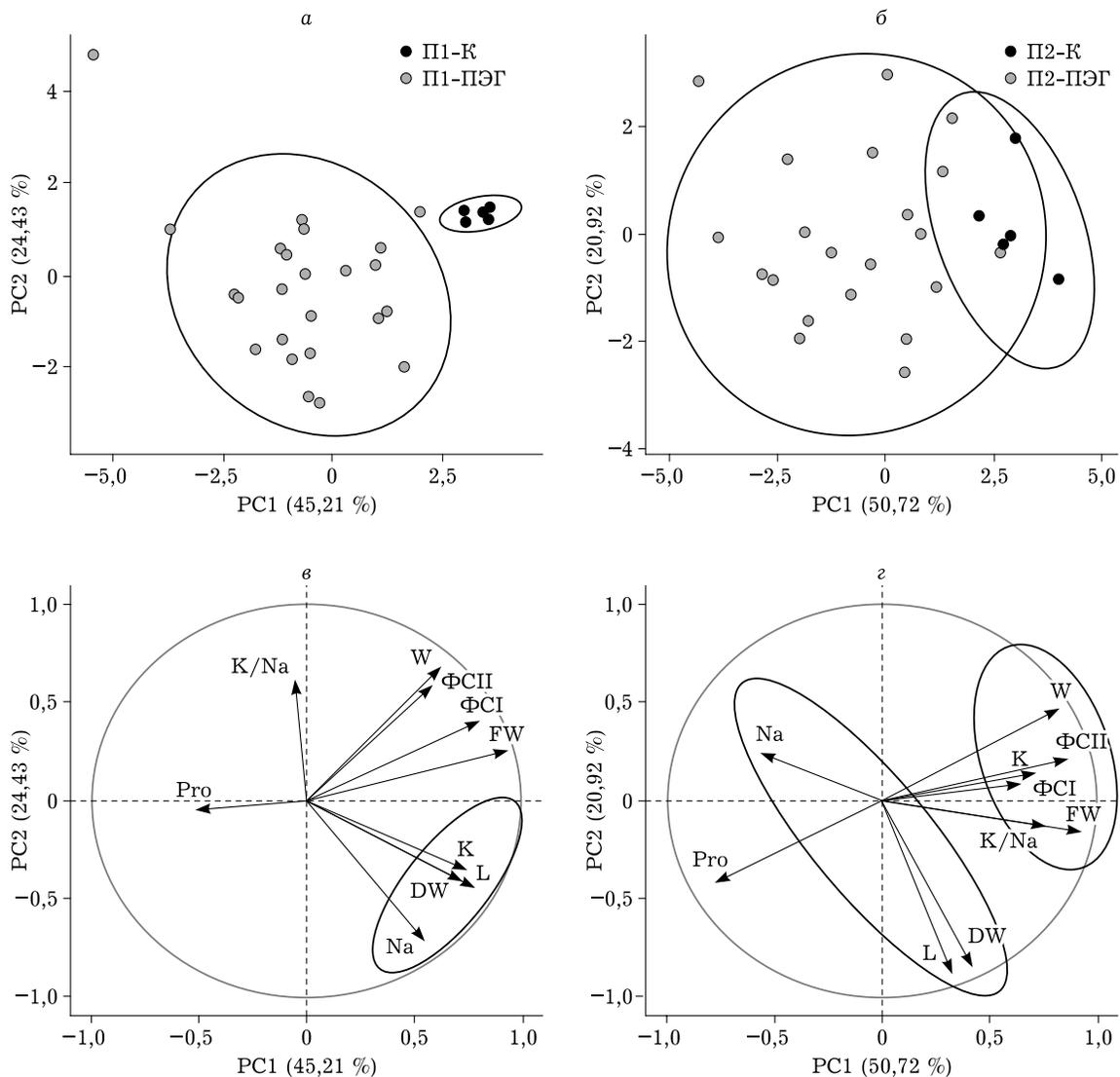


Рис. 3. Многофакторный анализ (а, б) и множественная корреляция (в, г) исследованных параметров, участвующих в процессе адаптации растений *Sedobassia sedoides* популяции П1 (а, в) и П2 (б, г) в условиях ПЭГ-индуцированной засухи. П1-К и П2-К – контрольные растения; П1-ПЭГ и П2-ПЭГ – растения, подверженные осмотическому стрессу. L – длина побега; FW – сырая биомасса; DW – сухая биомасса; W – содержание воды; Pro – содержание пролина; Na – содержание ионов натрия; K – содержание ионов калия; ФСИ, ФСИ – эффективность фотосистем I и II

Т а б л и ц а 2

Факторные нагрузки физиологических параметров на главные компоненты (PC1 и PC2) многофакторного анализа (PCA) растений двух популяций (П1 и П2) *Sedobassia sedoides*

Параметр	П1		П2	
	PC1	PC2	PC1	PC2
Длина побега (L)	0,3683	-0,2854	0,1466	-0,6118
Сырая биомасса (FW)	0,4404	0,1606	0,4144	-0,1158
Сухая биомасса (DW)	0,3451	-0,2677	0,1877	-0,5916
Содержание воды (W)	0,2941	0,4399	0,3672	0,3223
Содержание пролина (Pro)	-0,2425	-0,0306	-0,3457	-0,2951
Содержание Na ⁺ (Na)	0,2571	-0,4606	-0,2536	0,1667
Содержание K ⁺ (K)	0,3498	-0,2302	0,3203	0,0981
Соотношение K ⁺ /Na ⁺ (K/Na)	-0,0256	0,3948	0,3442	-0,0975
Эффективность ФСИ	0,3777	0,2575	0,2905	0,0592
Эффективность ФСИ	0,2725	0,3734	0,3840	0,1447

П р и м е ч а н и е. Полу жирным шрифтом выделены наиболее значимые показатели.

ОБСУЖДЕНИЕ

В естественных условиях вид *Sedobassia sedoides* с промежуточным C_3 - C_4 типом фотосинтеза произрастает на почвах с разным уровнем засоления: от слабого (0,02 ммоль Na^+ /г почвы) до умеренного (0,13 ммоль Na^+ /г почвы). При доминировании в почве натрия и дефиците калия *S. sedoides* накапливает натрий в качестве основного осмолита, и его содержание в побегах в 3–4 раза превышает содержание калия [Рахманкулова и др., 2015]. В условиях эксперимента при выращивании на питательной среде с достаточным количеством калия и минимальной концентрацией натрия *S. sedoides* накапливает ионы калия в 5–7 раз больше, чем натрия в побегах (см. табл. 1). Однако при схожем накоплении калия ионы натрия аккумулируют активнее контрольные растения популяции П1, чем растения популяции П2, что приводит к снижению отношения K^+/Na^+ в побегах растений популяции П1. При этом у контрольных растений популяции П1 наблюдается повышенное содержание пролина, что, возможно, связано с его осморегуляторной ролью. Известно, что даже небольшие колебания уровня цитозольного пролина могут привести к серьезным эффектам регуляции осмотического потенциала неорганических ионов, находящихся в вакуоле [Кузнецов, Шевякова, 1999; Szabados, Savouré, 2010; Hossain et al., 2014].

Сравнительный анализ функциональности ФСИ (циклического переноса электронов) между видами рода *Flaveria*, который содержит C_3 , промежуточные C_3 - C_4 , C_4 -подобный и C_4 -виды, показал, что C_4 -растения демонстрируют более интенсивный циклический транспорт электронов, чем C_3 -растения [Sage et al., 2012, 2014]. Предполагается, что это имеет важное значение для производства АТФ, необходимого для C_4 -метаболизма, и содействует процессу C_4 -эволюции [Nakamura et al., 2013]. В нашем исследовании функционирование ФСИ было оценено путем измерения кинетики окисления Р700 в ответ на освещение дальнекрасным светом неотделенных листьев растений из двух популяций *S. sedoides*, выращенных в контрольных условиях и при ПЭГ-индуцированной засухе. В контрольных условиях *S. sedoides* по времени выхода кинетической кривой на плато занимает промежу-

точное положение между C_3 - и C_4 -растениями. При этом выявлены достоверные различия между растениями из двух исследуемых популяций. Так, у растений популяции П1 наблюдается меньшее время выхода кинетических кривых на плато и, следовательно, меньшая активность циклического транспорта электронов вокруг ФСИ, что характерно для C_3 -растений, а растения популяции П2 по данному параметру, соответственно, ближе к C_4 -растениям (см. табл. 1), т. е. популяции характеризуются разной выраженностью C_4 -синдрома.

В условиях ПЭГ-индуцированной засухи, у растений обеих популяций эффективность ФСИ снижалась (см. рис. 1, в), что коррелировало с содержанием воды в тканях и эффективностью ФСИ, а у растений популяции П2 еще и с содержанием ионов калия (см. рис. 3, в, г). Снижение эффективности ФСИ, вероятно, связано с повреждением мембран тилакоидов, на которых находится ФСИ вследствие снижения оводненности листьев из-за дефицита воды, вызванного засухой. При этом на засухоустойчивых видах показано, что ФСИ более чувствительна, чем ФСИ к длительной засухе [Huang et al., 2013; Guo et al., 2018]. В нашем исследовании в условиях ПЭГ-индуцированной засухи эффективность ФСИ снизилась в 2,6–3 раза сильнее, чем эффективность ФСИ (см. рис. 1, в). При этом у растений популяции П2 ФСИ оказалась более устойчивой, чем у растений популяции П1. Возможно, это связано с ролью калия у данных растений, так как именно в популяции П2 была найдена положительная корреляция содержания калия с эффективностью обеих фотосистем (см. рис. 3, г). Калий является жизненно важным для растений элементом, который оптимизирует многие физиологические и биохимические процессы, играет важную роль в регуляции осмотического давления, закрытии устьиц и активации ферментов [Ahmad et al., 2018; Chérel, Gaillard, 2019]. Регуляция гомеостаза K^+ необходима для опосредования адаптационных реакций растений [Anschütz et al., 2014], а содержание цитозольного K^+ рассматривается как один из “главных переключателей” метаболизма в течение первых часов после воздействия стресса [Shabala, Pottosin, 2014]. Для некоторых засухоустойчивых видов показана

необходимость калия для поддержания электронного транспорта вокруг ФСП и в целом фотохимических процессов в листьях [Santos et al., 2021].

Различия между популяциями были выявлены и по роли натрия в реакции растений на ПЭГ-индуцированную засуху. Так, у растений популяции П1 наблюдалась положительная корреляция содержания ионов натрия в растениях с накоплением сухой биомассы (см. рис. 3, в), что характерно для галофильных видов, для оптимального роста которых необходимо определенное количество соли [Flowers, Colmer, 2015]. В популяции П2, наоборот, наблюдалась отрицательная корреляция накопления сухой биомассы с содержанием ионов натрия в растительных тканях (см. рис. 3, г), а также значительное (в 2,3 раза) увеличение содержания пролина в условиях ПЭГ-индуцированной засухи (см. рис. 1, б) и его значительная отрицательная корреляция с содержанием воды (см. рис. 3, г). В ответ на осмотический стресс при нехватке неорганических ионов пролин может играть значительную роль в осморегуляции, накапливаясь в цитоплазме, и антиоксидантную или стресс-протекторную роль, предотвращая инактивацию макромолекул и способствуя сохранению целостности структуры мембран [Szabados, Saviouré, 2010; Hossain et al., 2014]. Значительная отрицательная корреляция накопления пролина с содержанием воды указывает на его осмотическую роль в растениях популяции П2 (см. рис. 3, г). У растений популяции П1 наблюдалось лишь небольшое накопление пролина в условиях ПЭГ-индуцированной засухи (см. рис. 1, б). Предполагается, что у галофитов главную роль в осмотической регуляции играют ионы, а пролин осуществляет тонкую настройку водного потенциала при стрессе [Shabala, Shabala, 2011]. Полученные результаты показывают внутривидовую изменчивость и популяционную разнородность в реакции *S. sedoides* на засуху. Внутривидовая изменчивость и геномная пластичность в реакции на засуху характерны для разных видов растений [Hamanishi et al., 2010; Viger et al., 2016; Heschel et al., 2017]. Например, популяционная изменчивость некоторых физиологических признаков в условиях засухи выявлена при исследовании 29 популяций шести видов *Protea*, и показано

их важное значение для эволюционных процессов [Heschel et al., 2014]. Предполагается, что популяции могут реагировать на изменение окружающей среды посредством фенотипической пластичности, перемещаясь в новую область, соответствующую условиям окружающей среды, к которым они адаптированы, а также путем генетической адаптации растений к новым условиям или сочетанием этих реакций [Alberto et al., 2013; Тарханов и др., 2018].

Таким образом, можно предположить, что популяции промежуточного C_3 - C_4 вида *S. sedoides* различаются по механизмам засухоустойчивости. Так, уровень накопления и соотношения ионов натрия и калия у растений популяции П1 в контрольных условиях, а также их роль в реакции растений на ПЭГ-индуцированную засуху (положительная корреляция с накоплением сухой биомассы) свидетельствуют о большем “галофитизме” данной популяции по сравнению с популяцией П2. У растений популяции П2 наблюдалось почти 2,3-кратное накопление пролина, отрицательная корреляция накопления сухой биомассы с содержанием натрия, положительная корреляция содержания калия с эффективностью ФСИ и ФСП и меньшее снижение эффективности ФСП в ответ на засуху, что больше характерно для засухоустойчивых (ксерофильных) видов. Гетерогенная внутривидовая реакция растений популяции П2 на ПЭГ-индуцированную засуху, при которой присутствуют растения, не отличающиеся от контрольных (см. рис. 3, б), указывает на меньшее давление осмотического стресса на популяцию П2, чем на П1. Предполагается, что распространение C_4 -двудольных тесно коррелирует с эдафическими факторами, такими как засоление и нарушение почвы, и приобретение C_4 -фотосинтеза галофильными видами, в частности сем. Маревых, представляет собой адаптацию фотосинтеза галофильной флоры к сезонному рассолению и иссушению почвы возвышенных частей рельефа [Воронин и др., 2019]. Возможно, внутривидовая эволюция промежуточного C_3 - C_4 вида *S. sedoides* связана с почвенными условиями, в частности с водно-солевым балансом почвы: от более засоленных условий, где встречаются галофильные популяции с прото-Кранц подтипом C_3 - C_4

фотосинтеза (первый этап эволюции), к более засушливым условиям, где встречаются ксерофильные популяции с C_2 -фотосинтезом, являющимся следующим этапом эволюции.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121040800153-1).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

Все авторы внесли одинаковый вклад в работу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронин П. Ю., Шуйская Е. В., Тодерич К. Н., Ражабов Т. Ф., Ронжина Д. А., Иванова Л. А. Распространенность C_4 -растений семейства маревых по профилю засоления почвы пустыни Кызылкум // Физиология растений. 2019. Т. 66. С. 189–197. <https://doi.org/10.1134/S0015330319030163>
- Кузнецов Вл. В., Шевякова Н. И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. 1999. Т. 46. С. 321–336.
- Рахманкулова З. Ф., Шуйская Е. В., Суюндуков Я. Т., Усманов И. Ю., Воронин П. Ю. Различия в устойчивости к осмотическому и ионному фактору солевого стресса двух экотипов C_3 - C_4 ксерогалофита *Bassia sedoides* // Физиология растений. 2016. Т. 63. С. 372. <https://doi.org/10.7868/S001533031603012X>
- Рахманкулова З. Ф., Шуйская Е. В., Щербаков А. В., Федяев В. В., Биктимерова Г. Я., Хафизова Р. Р., Усманов И. Ю. Содержание пролина и флавоноидов в побегах галофитов, произрастающих на территории Южного Урала // Физиология растений. 2015. Т. 62. С. 79. <https://doi.org/10.7868/S001533031501011X>
- Рахманкулова З. Ф., Шуйская Е. В., Воронин П. Ю., Веливецкая Т. А., Игнашев А. В., Усманов И. Ю. Роль фотодыхания и циклического транспорта электронов в эволюции C_4 фотосинтеза на примере промежуточного C_3 - C_4 вида *Sedobassia sedoides* // Физиология растений. 2018. Т. 65. С. 232–240. <https://doi.org/10.7868/S0015330318030077>
- Рахманкулова З. Ф., Шуйская Е. В., Прокофьева М. Ю., Боровков А. М., Воронин П. Ю. Сравнительная оценка вклада компонентов CO_2/H_2O обмена в процесс адаптации к засухе у ксерогалофитов семейства Chenopodiaceae с разным типом фотосинтеза // Физиология растений. 2020. Т. 67. С. 298–311. <https://doi.org/10.31857/S0015330320030197>
- Тарханов С. Н., Пинаевская Е. А., Аганина Ю. Е. Адаптивные реакции морфологических форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в стрессовых условиях северной тайги (на примере Северо-Двинского бассейна) // Сиб. экол. журн. 2018. Т. 25. С. 425–437. <https://doi.org/10.15372/SEJ20180404>
- Ahmad Z., Anjum S., Waraich E. A., Ayub M. A., Ahmad T., Tariq R. M. S., Ahmad R., Iqbal M. A. Growth, physiology, and biochemical activities of plant responses with foliar potassium application under drought stress—a review // J. Plant Nutr. 2018. Vol. 41. P. 1734–1743. <https://doi.org/10.1080/01904167.2018.1459688>
- Alberto F. J., Aitken S. N., Alia R., González-Martínez S. C., Hänninen H., Kremer A., Lefèvre F., Lenormand T., Yeaman S., Whetten R., Savolainen O. Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations // Glob. Chang. Biol. 2013. Vol. 19. P. 1645–1661. <https://doi.org/10.1111/gcb.12181>
- Anschütz U., Becker D., Shabala S. Going beyond nutrition: Regulation of potassium homeostasis as a common denominator of plant adaptive responses to environment // J. Plant Physiol. 2014. Vol. 171. P. 670–687. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.01.009>
- Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water stress studies // Plant Soil. 1973. Vol. 39. P. 205. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
- Berry J. O., Mure C. M., Yerramsetty P. Regulation of Rubisco gene expression in C_4 plants // Curr. Opin. Plant Biol. 2016. Vol. 31. P. 23. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.03.004>
- Chérel L., Gaillard I. The complex fine-tuning of K^+ fluxes in plants in relation to osmotic and ionic abiotic stresses // Int. J. Mol. Sci. 2019. Vol. 20. P. 715. <https://doi.org/10.3390/ijms20030715>
- Cuin T. A., Shabala S. Compatible solutes reduce ROS-induced potassium efflux in Arabidopsis roots // Plant Cell Environ. 2007. Vol. 30. P. 875–885. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01674.x>
- Flowers T. J., Colmer T. D. Plant salt tolerance: adaptation in halophytes // Ann. Bot. 2015. Vol. 155. P. 327–331. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu267>
- Guo Y. Y., Tian S. S., Liu S. S., Wang W. Q., Sui N. Energy dissipation and antioxidant enzyme system protect photosystem II of sweet sorghum under drought stress // Photosynthetica. 2018. Vol. 56. P. 861–872. <https://doi.org/10.1007/s11099-017-0741-0>
- Gupta B., Huang B. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization // Int. J. Genomics. 2014. P. 1–18. <https://doi.org/10.1155/2014/701596>
- Hamanishi E. T., Raj S., Wilkins O., Thomas B. R., Mansfield S. D., Plant A. L., Campbell M. M. Intraspecific variation in the *Populus balsamifera* drought transcriptome // Plant Cell Environ. 2010. Vol. 33. P. 1742–1755. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02179.x>
- Haxeltine A., Prentice I. C., BIOME 3: An equilibrium terrestrial biosphere model based on ecophysiological constraints, resource availability, and competition among plant functional types // Global Biogeochem. Cycles. 1996. V. 10. P. 693.
- Heschel M. S., Dalton K., Jamason M., D’Agnese A., Ruane L. G. Drought response strategies of *Clarkia gracilis* (Onagraceae) populations from serpentine and non-serpentine soils // Int. J. Plant Sci. 2017. Vol. 178, N 4. <https://doi.org/10.1086/690461>
- Heschel M. S., Evankow A., Wolfson K. B. et al. Drought response diversification in African Protea species // Int. J. Plant. Sci. 2014. Vol. 175. P. 442–449. <https://doi.org/10.1086/675573>
- Hossain M. A., Hoque M. H., Burrett D. J., Fujita M. Proline protects plants against abiotic oxidative stress. In P. Ahmad (Ed.), Oxidative damage to plants. San Diego: Elsevier, 2014. P. 477–522. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799963-0.00016-2>

- Huang W., Fu P. L., Jiang Y. J., Zhang J. L., Zhang S. B., Hu H., Cao K. F. Differences in the responses of photosystem I and photosystem II of three tree species *Cleistanthus sumatranus*, *Celtis philippensis* and *Pistacia weinmannifolia* exposed to a prolonged drought in a tropical limestone forest // *Tree Physiol.* 2013. Vol. 33. P. 211–220. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps132>
- Huang J., Li Y., Fu C., Chen F., Fu Q., Dai A., Shinoda M., Ma Z., Guo W., Li Z., Zhang L., Liu Y., Yu H., He Y., Xie Y. et al. Dryland climate change: recent progress and challenges // *Rev. Geophys.* 2017. Vol. 55. P. 587–854. <https://doi.org/10.1002/2016RG000550>
- Khoshravesh R., Stinson C. R., Stata M., Busch F. A., Sage R. F., Ludwig M., Sage T. L. C₃-C₄ intermediality in grasses: Organelle enrichment and distribution, glycine decarboxylase expression, and the rise of C₂ photosynthesis // *J. Exp. Bot.* 2016. Vol. 67. P. 3065. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw150>
- Ma L., Zhang H., Sun L., Jiao Y., Zhang G., Miao C., Hao F. NADPH oxidase AtrbohD and AtrbohF function in ROS-dependent regulation of Na⁺/K⁺ homeostasis in *Arabidopsis* under salt stress // *J. Exp. Bot.* 2012. Vol. 63. P. 305–317. <https://doi.org/10.1093/jxb/err280>
- Nakamura N., Iwano M., Havaux M., Yokota A., Munekage Y. N. Promotion of cyclic electron transport around photosystem I during the evolution of NADP-malic enzyme-type C photosynthesis in the genus *Flaveria* // *New Phytol.* 2013. Vol. 199. P. 832–842. <https://doi.org/10.1111/nph.12296>
- Naumann G., Alfieri L., Wyser K., Mentaschi L., Betts R. A., Carrao H., Spinoni J., Vogt J., Feyen L. Global changes in drought conditions under different levels of warming // *Geophys. Res. Lett.* 2018. Vol. 45. P. 3285–3296. <https://doi.org/10.1002/2017GL076521>
- Sage R. F., Khoshravesh R., Sage T. L. From proto-Kranz to C₄ Kranz: building the bridge to C₄ photosynthesis // *J. Exp. Bot.* 2014. Vol. 65. P. 3341–3356. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru180>
- Sage R. F., Sage T. L., Kocacinar F. Photorespiration and the evolution of C₄ photosynthesis // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2012. Vol. 63. P. 19. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-10551>
- Santos E. F., Mateus N. S., Rosário M. O., Garcez T. B., Mazzafera P., Lavres J. Enhancing potassium content in leaves and stems improves drought tolerance of eucalyptus clones // *Physiol. Plant.* 2021. Vol. 172. P. 552–563. <https://doi.org/10.1111/ppl.13228>
- Shabala S., Pottosin I. Regulation of potassium transport in plants under hostile conditions: Implications for abiotic and biotic stress tolerance // *Physiol. Plant.* 2014. Vol. 151. P. 257–279. <https://doi.org/10.1111/ppl.12165>
- Shabala S., Shabala L. Ion transport and osmotic adjustment in plants and bacteria // *Biomolecular Concepts.* 2011. Vol. 2. P. 407–419. <https://doi.org/10.1515/BMC.2011.032>
- Shuyskaya E., Rakhmankulova Z., Voronin P., Kuznetsova N., Biktimerova G., Usmanov I. Salt and osmotic stress tolerance of the C₃-C₄ xero-halophyte *Bassia sedoides* from two populations differ in productivity and genetic polymorphism // *Acta Physiol. Plant.* 2015. Vol. 37. P. 236. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1981-x>
- Szabados L., Savaouré A. Proline: a multifunctional amino acid // *Trends Plant Sci.* 2010. Vol. 15. P. 89–97. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009>
- Viger M., Smith H., Cohen D., Dewoody J., Trewin H., Steenackers M., Bastien C., Taylor G. Adaptive mechanisms and genomic plasticity for drought tolerance identified in European black poplar (*Populus nigra* L.) // *Tree Physiol.* 2016. Vol. 36. P. 909–928. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw017>
- Voznesenskaya E. V., Koteyeva N. K., Akhiani H., Roalson E. H., Edwards G. E. Structural and physiological analyses in Salsoleae (Chenopodiaceae) indicate multiple transitions among C₃, intermediate, and C₄ photosynthesis // *J. Exp. Bot.* 2013. Vol. 64. P. 3583–3604. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert191>
- Way D. A., Katul G. G., Manzoni S., Vico G. Increasing water use efficiency along the C₃-to-C₄ evolutionary pathway: A stomatal optimization perspective // *J. Exp. Bot.* 2014. Vol. 65. P. 3683. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru205>
- Yao J., Liu H., Huang J., Gao Z., Wang G., Li D., Yu H., Chen X. Accelerated dryland expansion regulates future variability in dryland gross primary production // *Nat. Commun.* 2020. Vol. 11. Art. 1665. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15515-2>

Intraspecific variability of *Sedobassia sedoides* plants with intermediate C₃-C₄ type of photosynthesis under osmotic stress conditions

M. Yu. PROKOFIEVA, E. V. SHUYSKAYA, Z. F. RAKHMANKULOVA

*K. A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS
127276, Moscow, Botanicheskaya str., 35
E-mail: maria.vdovitchenko@gmail.com*

The effect of PEG-induced drought on the growth, the efficiency of photosystems I and II, and the accumulation of proline, sodium and potassium ions in plant shoots of two populations of the intermediate C₃-C₄ xerohalophyte *Sedobassia sedoides* was studied. The heterogeneity of plant response to osmotic stress was revealed, both between populations and within each of them. The relationships between the factors involved in the adaptive mechanisms of plants from different populations under osmotic stress was determined. Presumably, the intraspecific variability of *S. sedoides* plants in the mechanisms of drought tolerance is associated with the different expression of the C₄ photosynthetic syndrome in different populations and soil conditions, in particular, with the water-salt balance of soil.

Key words: *Sedobassia sedoides*, population variability, osmotic stress, C₃-C₄ photosynthesis.