

УДК 581.1+574.2

## ПРОДУКТИВНОСТЬ И ДИНАМИКА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ КАРТОФЕЛЯ В УСЛОВИЯХ ЗАСУШЛИВОГО КЛИМАТА

© 2021 г. О. А. Розенцвет<sup>1,\*</sup>, Е. С. Богданова<sup>1</sup>, В. Н. Нестеров<sup>1</sup>, академик РАН С. Н. Шевченко<sup>2</sup>, А. Л. Бакунов<sup>3</sup>, А. В. Милехин<sup>3</sup>, С. Л. Рубцов<sup>3</sup>

Поступило 15.12.2020 г.

После доработки 24.12.2020 г.

Принято к публикации 25.12.2020 г.

Впервые показана взаимосвязь показателей морфологии, физиологии, биохимии и продуктивности растений картофеля на примере среднеспелого сорта (с.) Сиверский и среднераннего с. Третьяковка. Урожайность с. Сиверский составила 512 г/на растение или 24.4 т/га, что оказалось в 1.6 раза выше, чем с. Третьяковка. Надземная биомасса растений картофеля с. Сиверский отличается повышенным содержанием фотосинтетических пигментов, большей изменчивостью показателей белкового и липидного метаболизма, а также более интенсивными процессами окисления и эффективной системой антиокислительной защиты, что может являться залогом его большей урожайности. Многомерным статистическим анализом установлено, что в климатических условиях средней полосы России 2020 г. наибольшая взаимосвязь с продуктивностью выявлена для таких показателей, как число устьиц на единицу площади листа, число стеблей, содержание пигментов, фосфолипидов, нейтральных липидов и водорастворимых белков.

*Ключевые слова:* *Solanum tuberosum*, засухоустойчивость, продуктивность, белки, липиды, пролин, фотосинтетические пигменты

DOI: 10.31857/S2686738921020232

Картофель (*Solanum tuberosum* L.) является третьим (после риса и пшеницы) и наиболее важным видом сельскохозяйственных культур, употребляемых в пищу человеком [1]. Однако картофель остается уязвимым для биотических и абиотических стрессов [2]. В частности, культивируемый картофель подвержен засухе, и даже кратковременный дефицит воды приводит к снижению урожайности клубней [3, 4]. По имеющимся оценкам одними из общих тенденций изменений биосферы являются аридизация климата и рас-

ширение площади пустынных, степных территорий [5]. В течение 21-го века высока вероятность ускорения динамики уже наблюдаемых изменений климата. Ожидаемые перемены могут привести к снижению урожайности картофеля на 26–32% в ближайшие десятилетия [6, 7]. В связи с этим необходимо не только создавать новые сорта картофеля, более приспособленные к новым условиям, но и выявлять механизмы толерантности с/хоз. культур с использованием подходов современной фундаментальной науки, что облегчит отбор сортов с нужными свойствами.

Для представителей дикорастущих видов аридной флоры характерна тенденция к снижению запаса углеводов (крахмала) и повышению роли белков и жиров в качестве запасных метаболитов [8]. Адаптивный смысл этой перестройки – более прочное связывание воды белками и липидами и их большая энергоёмкость [9]. Это означает, что экологические факторы (например, климатические и биолитогенные) ведут к активизации биохимических адаптивных

<sup>1</sup> Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия

<sup>2</sup> Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Самара, Россия

<sup>3</sup> Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Самарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства им. Н.М. Тулайкова, Безенчук, Россия

\*e-mail: olgarozen55@mail.ru

**Таблица 1.** Морфологические параметры надземной массы двух сортов картофеля

Сорт	Целое растение, $n = 5$				Боковые доли листа, $n = 10$		
	Высота, 50 дней от посадки, см	Высота, 60 дней от посадки, см	Прирост, %	Число стеблей на растение, шт.	Длина, см	Ширина, см	Число устьиц, шт.
Сиверский	43.4 ± 2.3 <sup>a</sup>	59.1 ± 6.2 <sup>a</sup>	36.2 ± 2.9 <sup>a</sup>	8.6 ± 2.0 <sup>a</sup>	51.7 ± 1.8 <sup>a</sup>	30.5 ± 1.0 <sup>a</sup>	38333 ± 2138 <sup>a</sup>
Третьяковка	52.9 ± 4.1 <sup>b</sup>	66.6 ± 7.1 <sup>a</sup>	25.9 ± 2.5 <sup>b</sup>	4.2 ± 1.5 <sup>b</sup>	47.7 ± 2.3 <sup>a</sup>	26.9 ± 1.7 <sup>b</sup>	28036 ± 1268 <sup>b</sup>

$n$  – число растений/долей листа, выбранных для анализа. Разными буквами обозначены достоверные различия между вариантами опытов при  $p < 0.05$ .

реакций, которые проявляются в трансформации продуктов метаболизма растений.

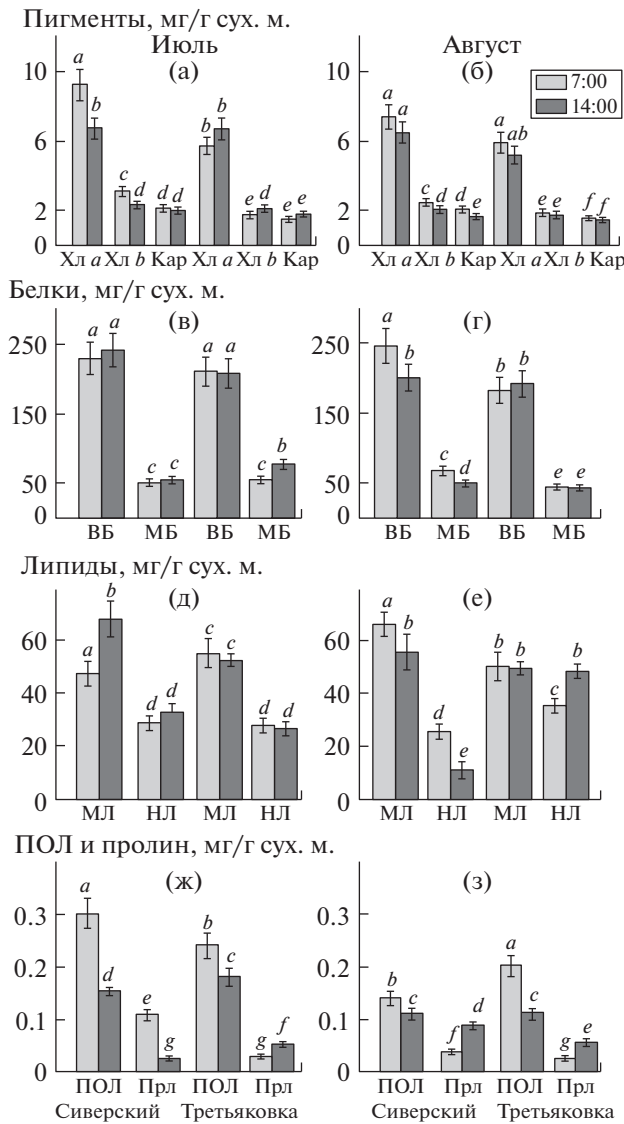
Урожайность является важным аспектом в программах селекции [10]. Формирование урожая осуществляется в ходе продукционного процесса – сложной и интегрированной функции растений, основу которой составляют генетически детерминированные процессы роста и развития [11]. Скорость нарастания и размеры листовой поверхности являются одной из важных предпосылок накопления хозяйственно-полезной биомассы и формирования урожая картофеля [12]. Адаптационную способность растений можно оценить по ряду параметров, характеризующих функциональную активность и уровень стресса. Количество пигментов отражает фотосинтетическую способность растений, а их пластичность и адаптивность – устойчивость к факторам среды. Состав клеточных мембран (липидов и белков) характеризует процессы, связанные с переносом веществ через мембраны. Перекисное окисление липидов (ПОЛ) является одним из первых ответов растений на неблагоприятные воздействия, а содержание компонентов, защищающих клетки от свободных радикалов и процессов окисления, свидетельствуют о балансе клеточных процессов катаболизма и анаболизма [13].

Цель работы состояла в выявлении взаимосвязи морфологических, физиологических и биохимических параметров надземной части растений и урожайности клубней картофеля в условиях засушливого климата. Исследования проводили на опытном участке Самарского НИИСХ – филиала СамНЦ РАН в сезон 2020 г. В работе использовали среднеспелый сорт (с.) Сиверский и среднеранний с. Третьяковка. Климатические условия в исследуемый период были крайне неблагоприятными для роста и развития растений картофеля. Так, в периоды завязывания клубней и нарастания их массы отмечено 16.2 мм осадков при среднем многолетнем значении 76 мм. В первой и второй декадах июля осадков не было, а температура воздуха составила в среднем за декаду 25.1 и

24.9°С соответственно. Высадку клубней проводили во второй декаде мая 2020 г. Растения высаживали в четырех повторностях по 50 клубней каждая и выращивали без орошения в однотипных почвенных условиях. Рост растений оценивали по высоте и приросту надземной части 5 случайных растений каждого сорта. Линейные размеры измеряли в 10 боковых долях листа этих растений. Для биохимических анализов из усредненной массы боковых долей листа составляли навески 0.1–0.5 г в трех повторностях для каждого вида анализа. Пробы листьев отбирали в 7.00 и 14.00 в период активного цветения (июль) и увядания ботвы (август). В растениях определяли содержание хлорофилла (Хл) *a*, Хл *b*, каротиноидов (Кар), количество мембранных (МБ) и водорастворимых белков (ВБ), мембранных (МЛ) и нейтральных (НЛ) липидов, фосфо- (ФЛ) и гликолипидов (ГЛ), уровень ПОЛ и количество пролина (Прл) и выражали в мг/г сухого веса (с.в.) или ммоль/г с.в. в соответствии с описаниями [14, 15]. Расчеты осуществляли по данным одного биологического опыта. Статистическую обработку проводили в программе Statistica 10 (“StatSoft, Inc.”, США). На рисунках приведены средние арифметические значения ( $M$ ) со стандартной ошибкой ( $\pm SE$ ). Сравнение количественных признаков проводилось на основе  $t$ -критерия Стьюдента, результаты статистического анализа считались значимыми при  $p < 0.05$ .

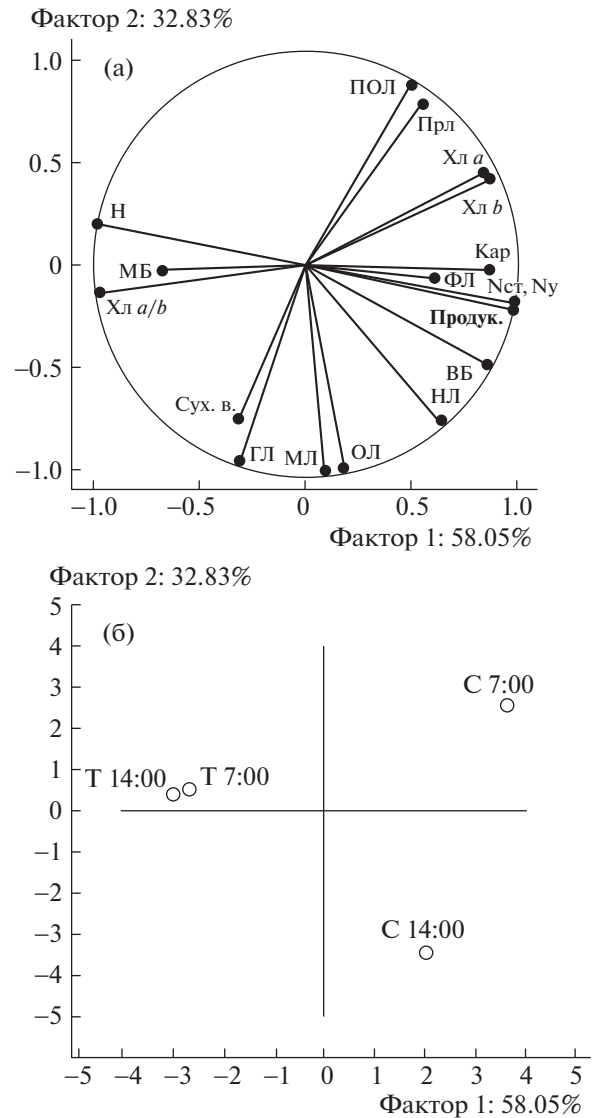
Урожайность с. Сиверский составила 512 г/на растение или 24.4 т/га, что оказалось в 1.6 раза выше, чем у с. Третьяковка. По морфологическим признакам установлено, что растения с. Сиверский отличались большим количеством стеблей и большей скоростью роста надземной массы. Боковые доли листьев с. Сиверский имели большие размеры и число устьиц в единице площади листа (табл. 1).

В утреннее время листья с. Сиверский накапливали в 1.3–1.5 раза больше пигментов, чем с. Третьяковка. К середине дня достоверных различий в содержании пигментов в листьях обоих



**Рис. 1.** Биохимические параметры надземной массы картофеля сортов Сиверский и Третьяковка в июле (а, в, д, ж) и августе (б, г, е, з). ВБ – водорастворимые белки, Кар – каротиноиды, МБ – мембранные белки, МЛ – мембранные липиды, НЛ – нейтральные липиды, ПОЛ – перекисное окисление липидов, Прл – пролин, Хл – хлорофилл. М ± SE, n (число определений) = 3. Разными буквами обозначены достоверные различия между вариантами опытов при  $p < 0.05$ .

сортов, отобранных в июле, не обнаружено. В период отмирания ботвы у с. Третьяковка содержание пигментов снижалось на 20% (рис. 1 а, б). Общее содержание белка мало различалось между сортами и составляло 295–283 мг/г с.в. в июле и 230–232 мг/г в августе с преобладанием ВБ. Однако в листьях растений с. Сиверский в утреннее время отмечены более высокое содержание белка по сравнению с серединой дня и снижение содержания ВБ по отношению к МБ в августе (рис. 1 в, г). Листья растений с. Сиверский характеризовались



**Рис. 2.** Анализ взаимосвязи морфологических, физиологических, биохимических показателей и продуктивности сортов картофеля методом PCA (Principal Components Analysis). Общая вариабельность восемнадцати параметров суммирована с помощью первого и второго основных компонентов (фактор 1 и фактор 2) (2а, б). Для сортов Сиверский (С) и Третьяковка (Т) фактор 1 объяснил 58% общих различий, тогда как фактор 2 – 33%. Обозначения: ВБ – водорастворимые белки, ГЛ – гликолипиды; Кар – каротиноиды, МБ – мембранные белки, МЛ – мембранные липиды, НЛ – нейтральные липиды, Н – длина устьиц, ОЛ – общие липиды, ПОЛ – перекисное окисление липидов, Прл – пролин, Продук. – продуктивность, Сух. в. – сухой вес, ФЛ – фосфолипиды, Хл – хлорофилл, Нст – число стеблей, Ну – число устьиц. 7:00 и 14:00 – время суток.

также снижением общего содержания липидов в период вегетации за счет снижения количества НЛ, а с. Третьяковка – постоянным количеством суммарных липидов и увеличением НЛ (рис. 1 д, е). Уровень ПОЛ отличался наибольшей изменчиво-

стью значений для обоих сортов. В утреннее время содержание продуктов ПОЛ было выше в 1.5–1.9 раза по сравнению с серединой дня (рис. 1 ж, з). Содержание аминокислоты пролина – активного осмопротектора и антиоксиданта – достоверно выше у с. Сиверский в период отмирания ботвы и в дневное время по сравнению с утренним временем.

Для анализа взаимосвязей между исследованными показателями морфологии, физиологии, биохимии и продуктивности был использован метод PCA (Principal Components Analysis). Для основного набора характеристик было создано 2-х факторное пространство на основе корреляционной матрицы. Фактор 1 описывает 58% общей вариации, фактор 2 – 33% (рис. 2 а). Круг на графике показывает, насколько хорошо каждая переменная воспроизводится текущим набором факторов – чем она ближе к окружности, тем лучше она воспроизведена. Фактор 1 вносит наибольший вклад в разделение двух сортов картофеля, а фактор 2 – в разделение физиолого-биохимического состояния растений в течение дня (рис. 2 б). Однонаправленность векторов свидетельствует о положительной связи параметров, которая тем сильнее, чем ближе векторы находятся друг к другу. Противоположное направление векторов говорит об отрицательной связи, а угол в 90° – о низкой. Так, вектор “Продуктивность” и векторы “Кар”, “ФЛ”, число устьиц “Nu” и стеблей “Nст” имеют одинаковую направленность и близко расположены друг к другу, т.е. хорошо коррелируют между собой ( $R > 0.94$ ). Векторы “ПОЛ” и “Прл” также положительно взаимосвязаны ( $R = 0.89$ ). Векторы “Сух. в.” и “ГЛ” направлены в противоположную сторону от векторов “ПОЛ” и “Прл” ( $R = -0.90$  и  $R = -0.88$  соответственно).

Проведенные исследования выявили различия морфологических, физиологических и биохимических параметров растений картофеля у высокоурожайного с. Сиверский и низкоурожайного с. Третьяковка. Так, наибольшая взаимосвязь с продуктивностью по данным статистического анализа выявлена для морфологических показателей (число устьиц на единицу площади листа и число стеблей) и биохимических (содержание пигментов, фосфолипидов, нейтральных липидов и водорастворимых белков).

Таким образом, установлено, что как морфологические, так и физиолого-биохимические параметры способны влиять на ход и направленность продукционного процесса и, как следствие, на урожайность определенного сорта.

#### ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена в рамках Комплексного плана научных исследований “Развитие селекции и семено-

водства картофеля” и “Изучение механизмов адаптации в регуляции устойчивости ресурсных видов растений в экосистемах в связи с прогнозируемым изменением климата”.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность ФГБНУ “Федеральный исследовательский центр картофеля им. А.Г. Лорха” и авторам сортов Сиверский и Третьяковка за предоставленный для исследований семенной материал.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Deuвах A., Kromann P., Ortiz O.* // *Potato Res.* 2014. V. 57. P. 185–199.
2. *Старовойтов В.И.* Современные технологии возделывания картофеля: состояние, перспективы развития. Картофелеводство в регионах России. Актуальные проблемы науки и практики. М.: ВНИИКС РЦСК, 2006. С. 45–58.
3. *Brown C.R.* // *Potato Res.* 2011. V. 54. P. 287–300.
4. *Obidiegwu J.E., Bryan G.J., Jones H.G., Prashar A.* // *Front. Plant Sci.* 2015. V. 6. P. 542.
5. Изменение климата, 2014 г.: Обобщающий доклад. Вклад Рабочих групп I, II и III в Пятый оценочный доклад Межправительственной группы экспертов по изменению климата. МГЭИК, Женева, Швейцария, 163 с.
6. *Hijmans R.J.* // *Am. J. Potato Res.* 2003. V. 80. P. 271–279.
7. *Raymundo R., Asseng S., Robertson R., Petsakos A., Hoogenboom G., Quiroz R., Hareau G., Wolf J.* // *Eur. J. Agron.* 2018. V. 100. P. 87–98.
8. *Гамалей Ю.В.* // *Ботан. журн.* 1985. Т. 70. № 10. С. 1302–1313.
9. *Шалыков К.Т.* // *Современные проблемы науки и образования.* № 5. 2014. <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=14499>
10. *Keutgen A.J., Keutgen N., Wszelaczyńska E., Pobereżny J., Milczarek D., Tatarowska B., Flis B.* // *Potato Res.* 2020. V. 63. P. 75–95.
11. *Табаленкова Г.Н., Головка Т.К.* Продукционный процесс культурных растений в условиях холодного климата. СПб: Наука. 2010. 231 с.
12. *Головка Т.К.* Фотосинтез и дыхание в связи с клубнеобразованием у картофеля. Регуляция роста и развития картофеля. М.: Наука. 1990. С. 13–20.
13. *Розенцвет О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С.* // *Физиология растений.* 2017. Т. 64. № 4. С. 251 – 265.
14. *Rozentsvet O., Nesterov V., Bogdanova E., Kosobryukhov A., Zubova S., Semenova G.* // *Plant Physiol. Biochem.* 2018. V. 129. P. 213–220.
15. *Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S.* // *Phytochemistry.* 2014. № 105. P. 37–42.

## PRODUCTIVITY AND DYNAMICS OF MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL-BIOCHEMICAL PARAMETERS OF POTATOES UNDER AROID CLIMATE

**O. A. Rozentsvet<sup>a, #</sup>, E. S. Bogdanova<sup>a</sup>, V. N. Nesterov<sup>a</sup>, Academician of the RAS S. N. Shevchenko<sup>b</sup>,  
A. L. Bakunov<sup>c</sup>, A. V. Milekhin<sup>c</sup>, and S. L. Rubtsov<sup>c</sup>**

<sup>a</sup> Samara Federal Research Scientific Center RAS, Institute of Ecology of the Volga Basin RAS, Togliatti, Russian Federation

<sup>b</sup> Samara Federal Research Scientific Center RAS, Samara, Russian Federation

<sup>c</sup> Samara Federal Research Scientific Center RAS, Samara Scientific Research Agriculture Institute named after N.M. Tulajkov, Bezenchuk, Russian Federation

<sup>#</sup>e-mail: olgarozen55@mail.ru

For the first time the interrelation of parameters of morphology, physiology, biochemistry and productivity of potato plants was shown on the example of a mid-season-ripening variety (v.) Siversky and a mid-early v. Tretyakovka. The yield of the v. Siversky variety turned out to be 1.6 times higher than of the Tretyakovka. Aboveground biomass of the Siversky was distinguished by an increased content of photosynthetic pigments, a greater variability of the protein and lipid metabolism indicators, as well as more intense oxidation processes and antioxidant protection which can be the key to its greater productivity. Multivariate statistical analysis found that in the climatic conditions of central Russia in 2020, the greatest relationship with productivity was revealed for such indicators as the stomata number per unit of the leaf area, the number of stems, the content of pigments, phospholipids, neutral lipids and water-soluble part of the protein. Thus, both morphological and physiological-biochemical properties can influence the course and direction of the production process, and, therefore, the yield of a certain variety.

*Keywords:* *Solanum tuberosum*, drought resistance, productivity, proteins, lipids, proline, photosynthetic pigments