

УДК 633.63:57.033

ВЗАИМОСВЯЗЬ СОДЕРЖАНИЯ КАРОТИНОИДОВ В ЛИСТЬЯХ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ (*BETA VULGARIS* L.) И САХАРОНАКАПЛИВАЮЩЕЙ СПОСОБНОСТИ КОРНЕПЛОДОВ

О.Л. КЛЯЧЕНКО

*Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины
03041 Киев, ул. Героев Оборона, 15*

В условиях вегетационного опыта в течение онтогенеза исследовали содержание фотосинтетических пигментов хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов в листьях сахарной свеклы различных генотипов, формирование сахаристости и массы корнеплодов. Установлены высокая степень положительной корреляционной зависимости между этими параметрами, возможность оценки и отбора селекционных материалов на сахаристость по признакам уровень накопления каротиноидов и соотношение каротиноиды/хлорофиллы, в том числе на ранних этапах роста и развития растений.

Ключевые слова: *Beta vulgaris* L., каротиноиды, отношение каротиноиды/хлорофиллы, сахаристость, масса корнеплода.

Прогресс в гетерозисной селекции сахарной свеклы — основного продуцента сахара в Украине — может быть достигнут не только на основе генетических исследований, но и благодаря изучению физиолого-биохимических факторов, взаимосвязанных с продуктивностью [6, 12]. Основой продукционного процесса является фотосинтез, главная функция которого состоит в превращении энергии квантов солнечного излучения в химическую и ассимиляции CO₂ для дальнейшего использования в метаболических процессах роста и развития растений [5, 9].

К важнейшим компонентам фотосинтетического аппарата относится система пигментов, включающая хлорофиллы *a*, *b* и каротиноиды, которые подразделяются на каротины и ксантофиллы, содержащие в молекулах атомы кислорода (виолаксантин, зеаксантин и др.) [4].

Биосинтез каротиноидов представляет сложный биологический процесс, протекающий в пластидах растительных клеток с участием на каждом этапе отдельных субстратноспецифических энзиматических систем, контролируемых соответствующими ядерными генами или группами генов [16]. У эукариот с оксигенным фотосинтезом каротиноиды накапливаются в пластидах различных тканей высших растений: в листьях, стеблях, корнях, лепестках и пыльце цветков, плодах [14].

Основные функции каротиноидов — защитная и дополнительного светособирания. При низкой интенсивности света каротиноиды выступают в роли энергетической антенны, адсорбирующей свет в коротковолновой части спектра (400—550 нм), где поглощение хлорофиллом

минимальное, и передающей его на хлорофилл реакционных центров, что расширяет диапазон длин волн, используемых для фотосинтеза [15, 21].

Фотопротекторная функция каротиноидов состоит в предотвращении необратимой фотодеструкции хлорофиллов и высоконенасыщенных липидов мембран тилакоидов хлоропластов при избыточном освещении путем тепловой диссипации неиспользованных излишков энергии в фотосинтетическом электронном транспорте, деактивации триплетного состояния хлорофилла, утилизации активных форм кислорода и продуктов пероксидного окисления.

Как липофильные вещества с ненасыщенными двойными связями каротиноиды стабилизируют структуру светособирающих комплексов, регулируют микровязкость мембран путем эпоксидации и дезэпоксидации ксантофиллов в мембранах тилакоидов [18–20], а также увеличивают их термотолерантность [22]. Участие в трансформации энергии и защитную функцию каротиноидов связывают с их триплетным состоянием, в которое они переходят при взаимодействии с хлорофиллом как сенсбилизатором [17].

Имеется большое число публикаций о корреляции между реакциями виолаксантинового цикла и выделением кислорода при фотосинтезе [18, 21]. Каротиноиды являются одной из составляющих многокомпонентной антиоксидантной системы, выводят свободные радикалы из цепи свободнорадикальных реакций [4, 17] и обеспечивают толерантность растений к различным стрессовым факторам [10, 11].

Значительный интерес представляют научные изыскания относительно роли каротиноидов в оценке селекционного материала, исходя из их полифункциональности. Так, показатель содержания каротиноидов в листьях используют в селекционной практике как тест для характеристики адаптационных реакций растений при эколого-биохимическом мониторинге фито- и агроценозов [10], а также как стабильный признак биохимического состава зерна в селекции проса на адаптивность к климатическим факторам [1]. Доказана возможность селекционного экспресс-отбора форм кукурузы по параметрам кривых распределения спектральных характеристик зерновок на основе уровня накопления каротиноидов [13].

Еще более полувека назад Притчард (цит. по Оканенко) [7] выявил, что кривые накопления сахаров в корнеплоде сахарной свеклы параллельны кривым накопления каротиноидов в ботве. На опытных участках установлено, что значительное повышение содержания каротиновых пигментов в ботве сопровождается высокой сахаристостью и урожайностью корнеплодов. По мнению автора, каротиновый коэффициент (соотношение каротиноиды/хлорофиллы) в пределах 0,37–0,49 может служить мерилем для характеристики сортов по сахаристости. Однако эти работы не получили должного внимания в научно-исследовательских учреждениях нашей страны, хотя это особенно важно в связи с переходом селекции сахарной свеклы на гетерозисную основу и созданием мужско-стерильных гибридов.

Целью настоящей работы было изучение содержания каротиноидов в листьях односемянной сахарной свеклы различных генотипов и установление их взаимосвязи с сахаронакапливающей способностью корнеплодов в течение онтогенеза.

Методика

Объектом исследований служили диплоидные гибриды сахарной свеклы на мужскостерильной основе отечественной и зарубежной селекции: Уладовский МС 30 и его исходные формы, Юбилейный, Примахилл. Растения выращивали в условиях вегетационных опытов (2010—2013) методом почвенной культуры в сосудах Вагнера с массой почвы 14 кг и внесением питательной смеси ВНИС. Сосуды размещали на вегетационной площадке при естественных освещении и температуре. Влажность почвы поддерживали на уровне 60 % полной влагоемкости (ПВ).

В процессе онтогенеза в листовых пластинках растений спектрофотометрически определяли содержание хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов после экстракции диметилсульфоксидом (ДМСО) согласно методике, приведенной в работе [24]. Сахаристость корнеплодов устанавливали методом холодной дигестии, описанным Починком [8]. Биологическая повторность опыта — 28 растений, аналитическая повторность определений — трех—четырёхкратная. Экспериментальные данные обработаны статистически с помощью программы Excel. Для корреляционных связей указана достоверность аппроксимации (R^2).

Результаты и обсуждение

Сахароза синтезируется в цитоплазме клеток мезофилла листа в процессе фотосинтеза и является главной транспортной формой органического углерода у сахарной свеклы [3]. При этом до 70 % сахарозы поступает из листьев в корнеплоды без предварительного гидролиза и расщепления и аккумулируется в вакуолярном компартменте клеток запасующей парен-

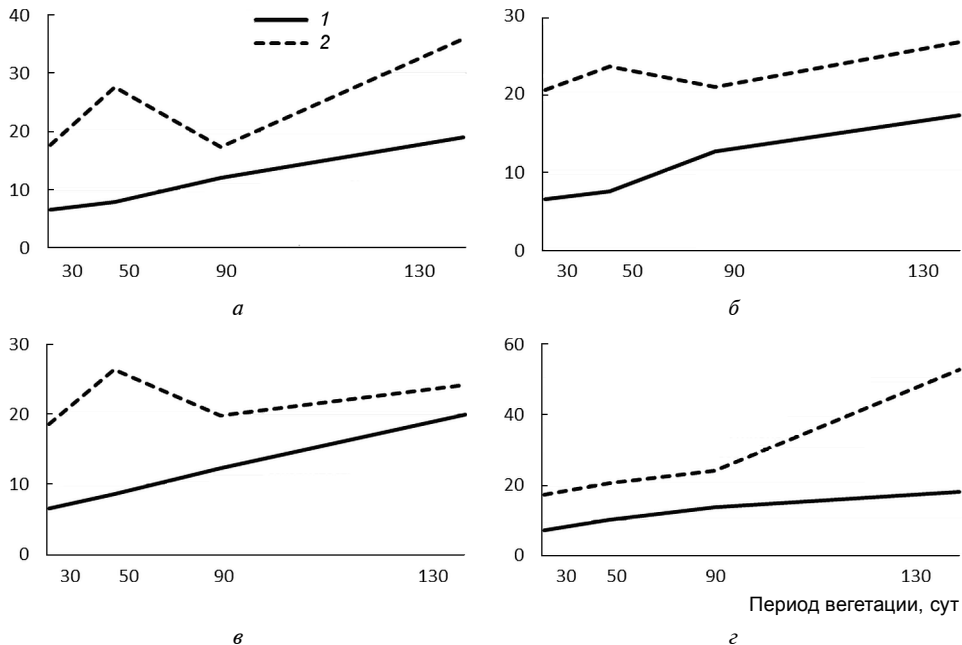
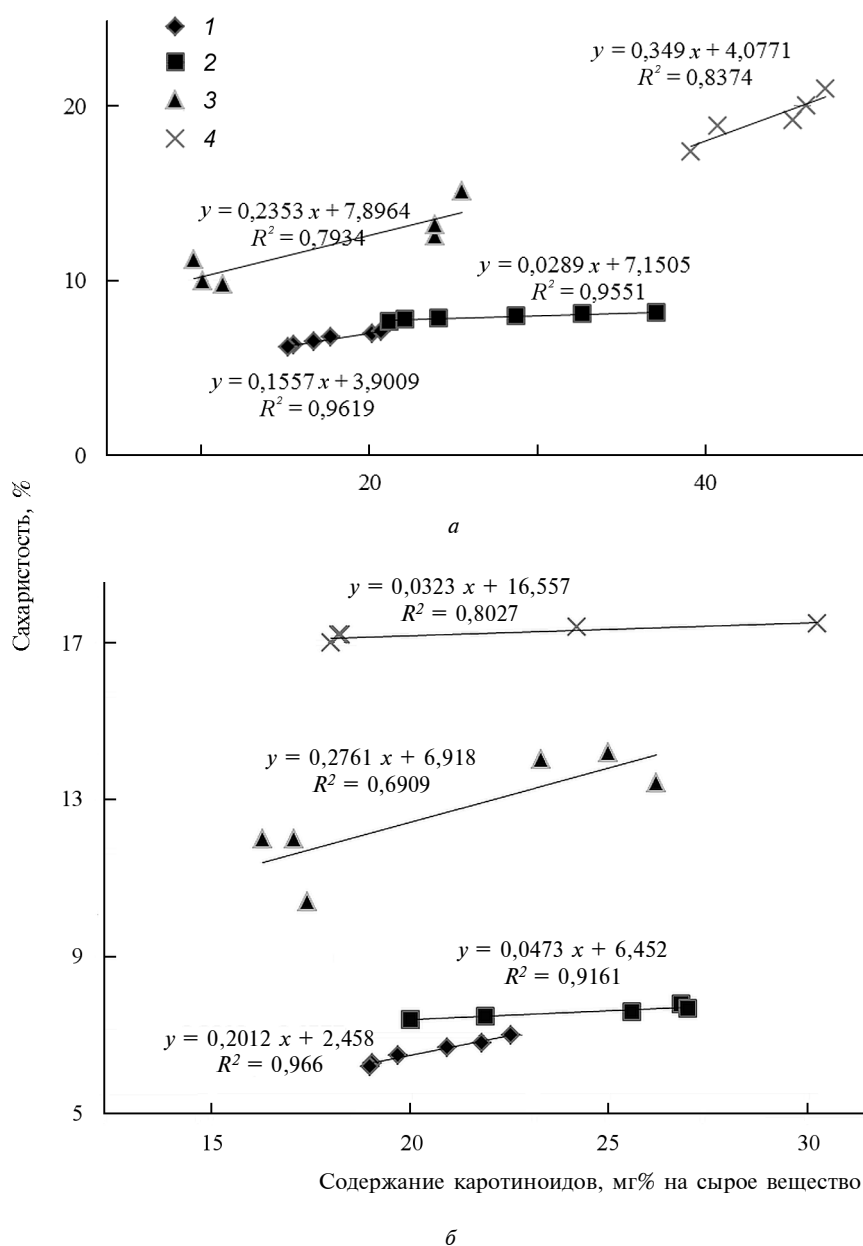
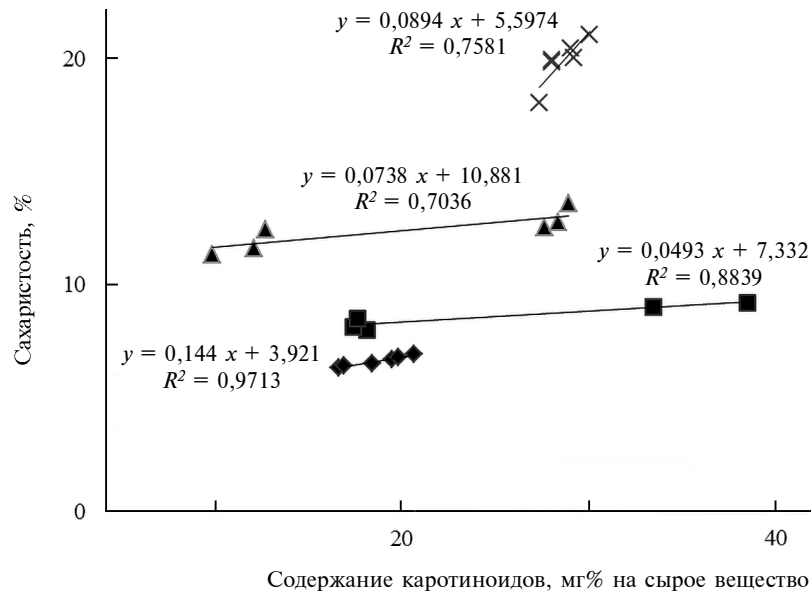


Рис. 1. Динамика содержания каротиноидов в листьях и накопление сахарозы в корнеплодах различных генотипов сахарной свеклы:

1 — сахаристость; 2 — содержание каротиноидов, мг% на сырое вещество; а — Уладовский МС 30; б — Хилл МС 13; в — многосемянный диплоидный компонент; з — Примахилл

химы [2]. Согласно результатам экспериментальных исследований, динамика содержания каротиноидов у всех исследованных генотипов, особенно у гибридов Уладовский МС 30 и Примахилл, характеризовалась тенденцией к повышенному накоплению их общего пула на ранних этапах онтогенеза (35–40-е сутки), когда резче начинают проявляться морфофизиологические различия между генотипами сахарной свеклы [23]. В дальнейшем уровень накопления каротиноидов постепенно снижался, а начиная с периода интенсивного сахаронакопления (75–90-е сутки) и до уборки корнеплодов — повышался (см. рис. 1). Характер динамики сахаристости корнеплодов свидетельствует о постепенном повышении содержания сахарозы в растущем корнеплоде в течение онтогенеза.





в

Рис. 2. Корреляционные зависимости между содержанием каротиноидов в листьях и сахаристостью корнеплодов сахарной свеклы различных генотипов в течение вегетационного периода растений:

а – Уладовский МС 30; б – Хилл МС 13; в – многосемянный диплоидный компонент. Здесь и на рис. 5: 1 – 35-е сутки; 2 – 50-е сутки; 3 – 90-е сутки; 4 – 130-е сутки

На основании проведенного регрессионно-корреляционного анализа нами выявлена высокая степень корреляции между содержанием каротиноидов и сахаристостью корнеплодов у различных генотипов на

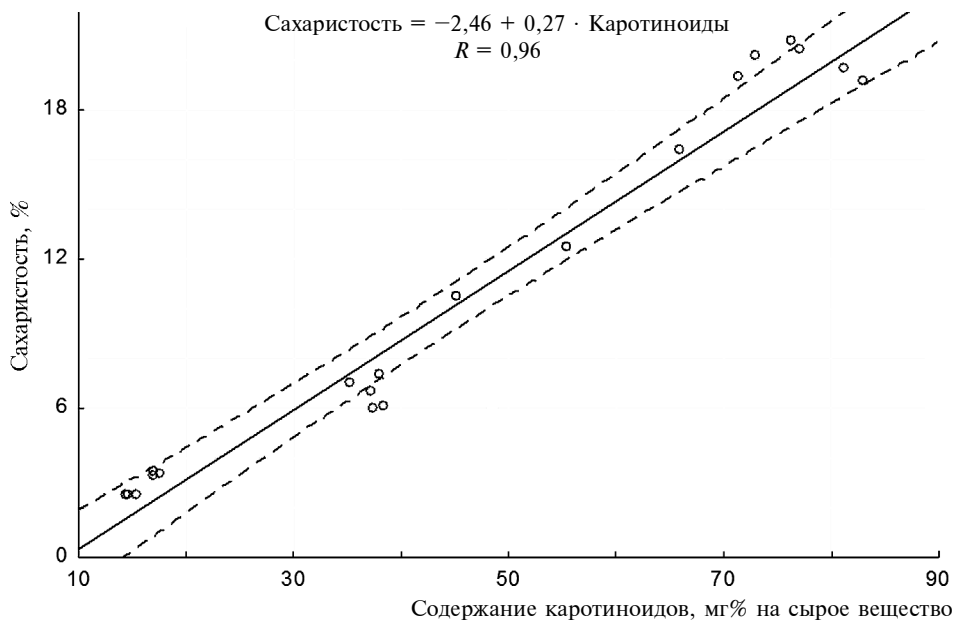


Рис. 3. Корреляционно-регрессионная зависимость между содержанием каротиноидов и сахаристостью корнеплодов гибрида Юбилейный

протяжении всего вегетационного периода (см. рис. 2), которая лучше аппроксимировалась отдельными зависимостями для каждого изученного генотипа и периода наблюдения. Наиболее тесная корреляционная связь между исследуемыми параметрами обнаруживалась на 35-е сутки вегетации растений, о чем свидетельствует коэффициент достоверности аппроксимации 0,97. Полученная линейная зависимость описывалась уравнением

$$y = 0,144 x + 3,9206,$$

где y — сахаристость корнеплодов, %; x — содержание каротиноидов, мг% в расчете на сырое вещество.

Вместе с тем между сахаристостью корнеплодов и содержанием каротиноидов в листьях для всего массива полученных в разные периоды определения экспериментальных данных для гибрида Юбилейный нами установлена тесная положительная корреляционная связь ($R = 0,96$ на уровне достоверности 95 %) (см. рис. 3). Эта закономерность описывается уравнением

$$y = -2,46 + 0,27 x,$$

где y — сахаристость корнеплодов, %; x — содержание каротиноидов, мг% в расчете на сырое вещество.

При этом коэффициент корреляции между массой корнеплода и содержанием каротиноидов $R = 0,90$ на уровне достоверности 95 % (рис. 4). Данную зависимость можно описать уравнением

$$y = -505,2 + 21,01 x,$$

где y — масса корнеплода, г; x — содержание каротиноидов, мг% в расчете на сырое вещество.

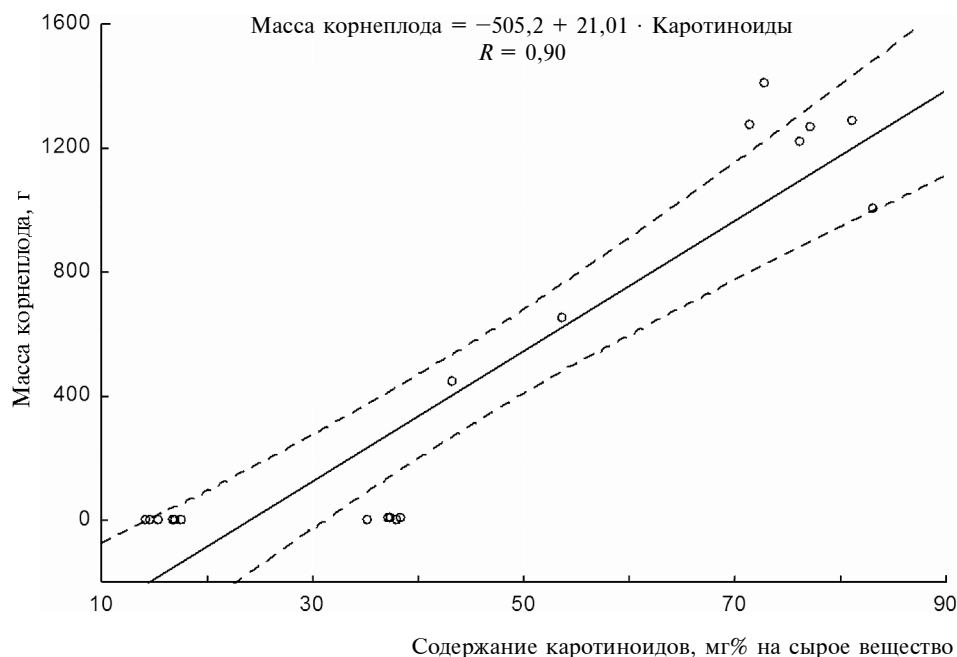


Рис. 4. Корреляционная зависимость между содержанием каротиноидов и массой корнеплодов гибрида Юбилейный

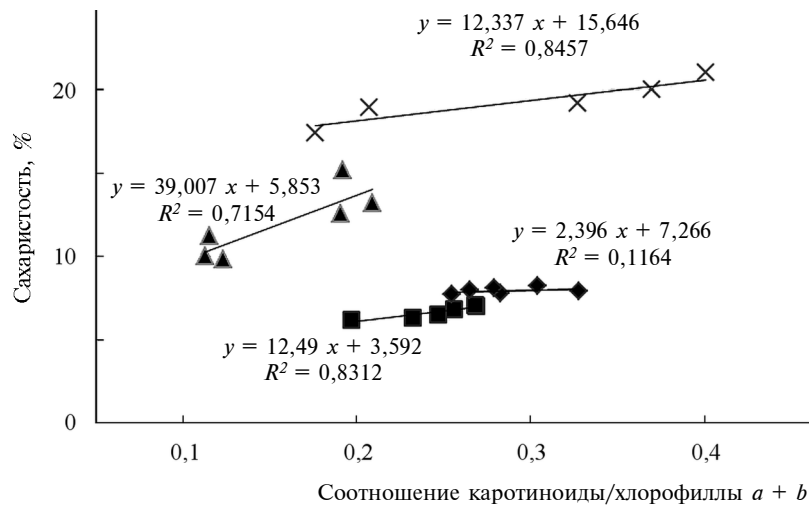


Рис. 5. Корреляционная зависимость между сахаристостью корнеплодов и соотношением каротиноиды/хлорофиллы в разные периоды вегетации гибрида Уладовский МС 30

На рис. 5 представлены уравнения регрессии, достоверные на уровне 95 %, между сахаристостью корнеплодов и отношением каротиноиды/хлорофиллы, которые с достаточной точностью описывают полученные экспериментальные данные. Исходя из анализа величин коэффициентов аппроксимации (R^2), можно констатировать, что наиболее тесная положительная зависимость между исследуемыми параметрами проявляется на 35-, 90- и 130-е сутки вегетации растений сахарной свеклы.

Таким образом, обобщив полученные результаты, можно сделать вывод, что показатели общего содержания каротиноидов в листьях и соотношение каротиноиды/хлорофиллы могут быть использованы в селекционном процессе сахарной свеклы как дополнительные признаки для отбора на высокую сахаристость при создании высокопродуктивных гибридов, особенно на ранних этапах онтогенеза растений, а также для оценки гибридов по уровню сахаристости и урожайности.

1. Горбачева С.М., Горлачева О.В. Адаптивність колекційних зразків проса до кліматичних факторів // Тез. Міжнарод. конф. «Адаптивна селекція. Теорія і практика» (11–14 нояб. 2002, Харків). — Харків, 2002. — С. 35–36.
2. Курсанов А.Л., Прасолова М.Ф., Павлинова О.А. Пути ферментативного превращения сахарозы в корне сахарной свеклы в связи с его аттрагирующей функцией // Физиология растений. — 1989. — 36, вып. 4. — С. 629–641.
3. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. — М.: Наука, 1976. — 646 с.
4. Ладыгин В.Г., Ширшикова В.Г. Современные представления о функциональной роли каротиноидов в хлоропластах эукариот // Журн. общей биологии. — 2006. — 67, № 3. — С. 163–189.
5. Мокроносов А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. — М.: Наука, 1983. — 64 с.
6. Моргун В.В., Шадчина Т.М., Кірізій Д.А. Фізіологічно-генетичні проблеми селекції рослин у зв'язку з глобальними змінами клімату // Физиология и биохимия культ. растений. — 2006. — 38, № 5. — С. 371–388.
7. Оканенко А.С. Ассимиляция солнечной энергии, углекислоты и воды // Биология и селекция сахарной свеклы. — М.: Колос, 1968. — С. 246–319.
8. Починок Х.Н. Методы биохимического анализа растений. — Киев: Наук. думка, 1976. — 335 с.

9. Стасик О.О., Киризий Д.А., Прядкина Г.А. Фотосинтез и проблемы повышения продуктивности растений // Физиология растений и генетика. — 2013. — **45**, № 6. — С. 501—516.
10. Таран Н.Ю. Каротиноиды фотосинтетических тканей в условиях засухи // Физиология и биохимия культ. растений. — 1999. — **31**, № 6. — С. 415—422.
11. Терек О.І., Джура Н.М., Цвілинюк О.М. Фотосинтетичні пігменти рослин *Carrex hirta* L. за умов нафтового забруднення ґрунту // Физиология и биохимия культ. растений. — 2008. — **40**, № 3. — С. 238—244.
12. Туток В.В. Биоэнергетическая концепция гетерозиса // Молекулярная и прикладная генетика. — 2008. — **8**. — С. 81—93.
13. Феденко В.С., Шемет С.А., Федоренко Е.М. Добір селекційних форм кукурудзи за вмістом каротиноїдів у зерні // Физиология растений и генетика. — 2013. — **45**, № 4. — С. 313—318.
14. Armstrong G.A. Eubacteria show their true colors: Genetics of carotenoid pigment biosynthesis from microbes to plants // J. Bacteriol. — 1994. — **176**. — P. 4795—4802.
15. Britton G., Liaaen S., Pfander H. Carotenoids Handbook. — Basel.: Birkhuser Verlag, 2004. — P. 14—18.
16. Della Penna D., Pogson B. Vitamin synthesis in plants: tocopherols and carotenoids // Annu. Rev. Plant Biol. — 2006. — N 57. — P. 711—738.
17. Demmig B., Winter K., Kruger A., Czygan F.-C. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves. A possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy // Ibid. — 1987. — **84**, N 2. — P. 218—224.
18. Navaux M., Kloppstech K. The protective functions of carotenoid and flavonoid pigments against excess visible radiation at cylling temperature investigated in *Arabidopsis* and its mutants // Planta. — 2001. — **213**, N 6. — P. 953—966.
19. Ilioaia C., Johnson M.P., Duffy C.D.P. et al. Origin of absorption changes associated with photoprotective energy dissipation in the absence of zeaxanthin // J. Biol. Chem. — 2011. — **286**, N 1. — P. 27247—27254.
20. Jahns P., Latowski D., Strzalka K. Mechanism and regulation of the violaxanthin cycle. The role of antenna proteins and membrane lipids // Biochim. Biophys. Acta. — 2009. — **1787**, N 1. — P. 3—14.
21. Koyama Y. Structures and functions of carotenoids in photosynthetic systems // J. Photochem. Photobiol. — 1991. — **8**, N 9. — P. 265—280.
22. Krol M., Spangford M.D., Huner N.P.A. et al. Chlorophyll *a/b*-binding proteins, pigment conversions, and early light-induced proteins in a chlorophyll-less barley mutant // Plant Physiol. — 1995. — **107**. — P. 873—883.
23. Snyder P.W., Carlson G.E., Silvious J.E. Selecting for taproot to leaf weight ratio and its effect on yield and physiology // Amer. Soc. Sugar Beet. Technol. — 1979. — **20**, N 4. — P. 386—398.
24. Wellburn A.R. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution // J. Plant Physiol. — 1994. — **144**, N 3. — P. 307—313.

Получено 12.08.2015

ВЗАЄМОЗВ'ЯЗОК ВМІСТУ КАРОТИНОЇДІВ У ЛИСТКАХ ЦУКРОВОГО БУРЯКА (*BETA VULGARIS* L.) І ЦУКРОНАКОПИЧУВАЛЬНОЇ ЗДАТНОСТІ КОРЕНЕПЛОДІВ

О.Л. Кляченко

Національний університет біоресурсів і природокористування України, Київ

В умовах вегетаційного дослідження протягом онтогенезу досліджували вміст фотосинтетичних пігментів хлорофілів *a*, *b* і каротиноїдів у листках цукрового буряка різних генотипів, формування цукристості і маси коренеплодів. Встановлено високий ступінь позитивної кореляційної залежності між цими параметрами, можливість оцінювання та добору селекційних матеріалів на цукристість за ознаками рівень накопичення каротиноїдів і співвідношення каротиноїди/хлорофіли, у тому числі на ранніх етапах росту і розвитку рослин.

RELATIONSHIP OF CAROTENOIDS CONTENT IN LEAVES OF SUGAR BEET (*BETA VULGARIS* L.) AND ABILITY TO SUGAR ACCUMULATION OF ROOTS

O.L. Klyachenko

National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine
15 Heroiv Oborony St., Kyiv, 03041, Ukraine

In the conditions of pot experiment during ontogenesis content of photosynthetic pigments chlorophyll *a*, *b* and carotenoids in the leaves of different genotypes of sugar beet, sugar content and mass of roots were investigated. A high degree of positive correlation between these parameters and the possibility of evaluation and selection of breeding materials for traits of sugar accumulation by level of carotenoids and the ratio carotenoids/chlorophyll, including the early stages of plant growth and development, were found.

Key words: *Beta vulgaris* L., carotenoids, ratio carotenoids/chlorophylls, sugar content, mass of root.