

УДК 577.37

**ВЛИЯНИЕ ВАРИАБЕЛЬНОГО ПОТЕНЦИАЛА НА СОДЕРЖАНИЕ ВОДЫ
В ЛИСТЬЯХ ГОРОХА В НОРМЕ И ПРИ ПОВЫШЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ**

© 2014 г. Л.М. Сурова, О.Н. Шерстнева, В.А. Воденев, Д.П. Горбачев, В.С. Сухов

Нижегородский госуниверситет им. Н.И. Лобачевского

lyubovsurova@mail.ru

Поступила в редакцию 26.09.2013

Исследовано влияние переменного потенциала на относительное содержание воды в листьях гороха при нормальной и повышенной температуре. Показано, что локальный ожог листа вызывал распространение по растению переменного потенциала, который в большинстве случаев проходил в листья. Локальные ожоги и связанные с ними переменные потенциалы не влияли на относительное содержание воды в листе при комнатной температуре. В последующих опытах растения через 15 мин после локального ожога подвергали прогреву (30 мин, 45–54°C). Показано, что после индукции переменного потенциала снижение содержания воды в прогретом листе было более выраженным.

Ключевые слова: высшие растения, переменный потенциал, нагревание, содержание воды.

Введение

Электрические сигналы, представленные у растений потенциалом действия (ПД) и переменным потенциалом (ВП), оказывают существенное влияние на функциональное состояние растения. В литературе показано [1], что ПД и ВП могут влиять на экспрессию генов, синтез фитогормонов, транспорт ассимилятов, интенсивность фотосинтеза и дыхания и т.д. Процесс транспирации является, по-видимому, одной из «мишеней» электрических сигналов. Так, в ряде работ [2–4] выявлено, что электрические сигналы могут вызывать изменения устьичной проводимости, которые включают в себя несколько фаз. Такие изменения направлены скорее в сторону снижения транспирации, однако, в зависимости от состояния листа [2] или внешних условий [3], может наблюдаться и усиление процесса транспирации.

Можно предполагать, что вызванное ПД и ВП изменение устьичной проводимости может в той или иной степени влиять на содержание воды в растении в нормальных и стрессирующих условиях. Учитывая гипотезу об участии электрических сигналов в формировании неспецифической адаптации растения [5, 6], эта проблема приобретает дополнительную актуальность, так как изменение водного обмена является одним из механизмов адаптации растения к действию ряда стрессоров [7, 8], в частности – к засухе и повышенной температуре.

Таким образом, цель настоящей работы – анализ влияния ВП на относительное содержание воды в листьях гороха (*Pisum sativum* L.) в нормальных условиях и при прогреве растения до высокой температуры.

Экспериментальная часть

Исследования проводили на двухнедельных проростках гороха *Pisum sativum* L. (сорт Альбумен). Проростки выращивали в климатической камере KBW-240 при освещении люминесцентными лампами (6900 люкс, 16-часовой световой период) и температуре +27°C. В качестве субстрата использовали керамзит, питательным раствором служила 50% среда Хогланда–Арнона.

Регистрацию электрических сигналов осуществляли в отдельной серии экспериментов с использованием стандартной электрофизиологической установки для внеклеточного отведения, состоящей из двух пар Ag/AgCl-макроэлектродов ЭВЛ-1М3, высокоомного усилителя ИПЛ-113 и ПК. Электроды приводили в контакт с поверхностью растения через каплю электропроводящего геля. Первый измерительный электрод (E₁) контактировал с центром листа, второй (E₂) – со стеблем у основания черешка этого же листа. Электроды сравнения контактировали с раствором, омывающим корни. В качестве раздражителя использовали ожог одного из листьев открытым пламенем (2–3 сек).

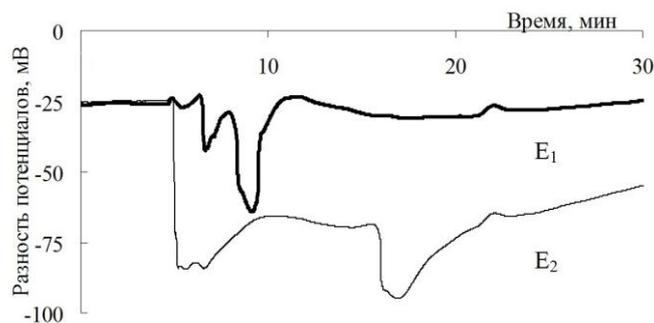


Рис. 1. Типичный пример электрического сигнала, вызванного ожогом листа у проростка гороха ($n = 14$).
 E_1 и E_2 – значения разности потенциалов, измеренные электродом, контактирующим с центром листа, и электродом, контактирующим со стеблем у основания черешка этого же листа

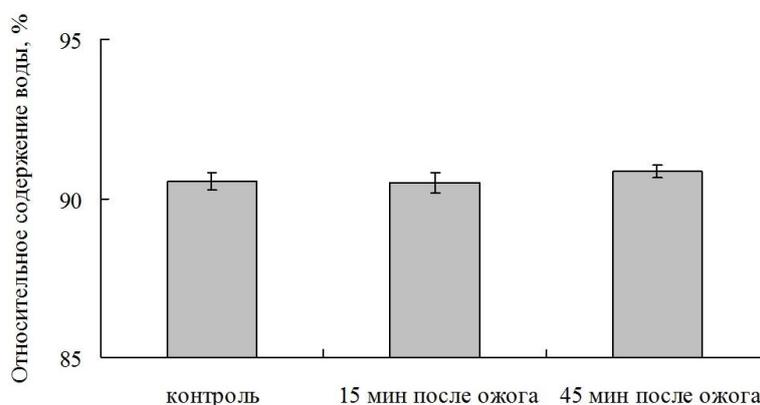


Рис. 2. Относительное содержание воды в листьях проростков гороха через 15 и 45 мин после нанесения локального ожога при комнатной температуре (21–23 °С) ($n = 9–18$)

При анализе влияния ВП на относительное содержание воды в листе растения были использованы несколько вариантов эксперимента. В одной серии экспериментов определение относительного содержания воды осуществлялось через 15 и 45 мин после ожога. В другой серии растение через 15 мин после нанесения ожога помещали в термостат, где подвергали получасовому прогреву (45–54°C). Измерение относительного содержания воды осуществлялось в этом случае сразу после окончания прогрева.

Для определения относительного содержания воды в листовой пластинке лист срезали и взвешивали, определяя его сырой вес. После этого лист сушили при температуре 85°C в течение 1.5 часов и определяли сухой вес листа. Относительное содержание воды в листе рассчитывали как разность сырого и сухого веса листа, нормированную на сырой вес.

Биологическая повторность составляла 14 опытов для электрофизиологических измерений, от 8 до 18 опытов для экспериментов с измерением содержания воды в листьях. Резуль-

таты обрабатывали методами вариационной статистики.

Результаты и их обсуждение

Исследование электрических сигналов, индуцированных локальными ожогами у проростков гороха, показало, что такое повреждение всегда вызывало распространение по растению электрической реакции с амплитудой 30–60 мВ, длительностью до десятков минут и имеющей варибельную форму (рис. 1). Такой тип электрических сигналов может быть идентифицирован как ВП. В большинстве случаев (12 из 14 экспериментов) индуцированный ожогом ВП не только распространялся по стеблю растения, но и проходил в листовые пластинки соседних листьев.

Дальнейший анализ показал, что относительное содержание воды в листьях гороха составляет при комнатной температуре (21–23°C) около 90% и не меняется при предварительном нанесении локального ожога и индукции ВП во временном диапазоне 15–45 мин (рис. 2). Про-

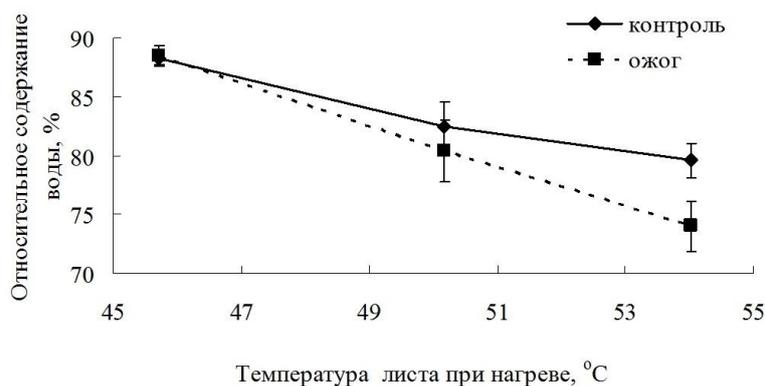


Рис. 3. Зависимость относительного содержания воды от температуры прогрева растения в опыте и контроле ($n = 8$)

грев растения вызывал снижение относительного содержания воды в листьях (рис. 3). При этом зависимость снижения содержания воды от температуры, действующей на растение, различалась по своей выраженности в опыте и контроле. Так, при отсутствии индукции ВП относительное содержание воды после максимального прогрева (54°C) составило около 80%, а при предварительном нанесении локального ожога оно было не более 74%. Обнаруженные различия являлись статистически значимыми.

Полученный результат достаточно парадоксален, так как данные ряда работ [1–4] показывают снижение устьичной проводимости и транспирации после распространения электрических сигналов, что должно скорее приводить к снижению водных потерь при нагреве. Можно предположить как минимум два объяснения обнаруженного эффекта. Во-первых, в отдельных работах [2, 3] показана возможность не только снижения, но и возрастания проводимости устьиц под действием электрических сигналов. При последующем нагреве такое возрастание будет способствовать увеличению водопотери листа. Во-вторых, известно, что распространение электрических сигналов влияет, в частности, на поглощение корнями неорганических соединений и ксилемный транспорт [9], то есть может потенциально приводить к изменению водных потоков. Последнее может быть также обусловлено значительными изменениями концентраций ионов и связанного с ними водного потенциала, которые сопровождают генерацию электрических сигналов [10, 11].

В целом полученные результаты показывают способность ВП влиять на содержание

воды в растении в условиях температурного стресса. Можно предположить, что такое влияние имеет то или иное адаптивное значение, однако этот вопрос нуждается в дальнейшем исследовании.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект РФФИ_р_поволжье_а_13-04-97152.

Список литературы

1. Fromm J., Lautner S. // Plant, Cell and Environ. 2007. V. 30. P. 249–257.
2. Koziolok C., Grams T.E.E., Schreiber U., Matyssek R., Fromm J. // New Phytol. 2004. V. 161. P. 715–722.
3. Sukhov V., Orlova L., Mysyagin S., Sinitina J., Vodeneev V. // Planta. 2012. V. 235. P. 703–712.
4. Gallé A., Lautner S., Flexas J., Ribas-Carbo M., Hanson D., Roesgen J., Fromm J. // Plant, Cell and Environ. 2013. V. 36. P. 542–552.
5. Ретивин В.Г., Опритов В.А., Федупина С.Б. // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 4. С. 499–510.
6. Ретивин В.Г., Опритов В.А., Лобов С.А., Тараканов С.А., Худяков В.А. // Физиология растений. 1999. Т. 46. № 5. С. 790–798.
7. Zeiger E. // Ann. Rev. Plant. Phys. 1983. V. 34. P. 441–474.
8. Medrano H., Escalona J.M., Bota J., Gulias J., Flexas J. // Ann. Bot. 2002. V. 89. P. 895–905.
9. Опритов В.А. Функциональные аспекты биоэлектrogenеза у высших растений: 59-е Тимирязевское чтение. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 1998. 46 с.
10. Опритов В.А., Пятыхин С.С., Ретивин В.Г. Биоэлектrogenез у высших растений. М.: Наука, 1991. 213 с.
11. Zimmermann M.R., Felle H.H. // Planta. 2009. V. 229. P. 539–547.

**THE INFLUENCE OF VARIATION POTENTIAL ON WATER CONTENT
IN PEA LEAVES AT NORMAL AND ELEVATED TEMPERATURES***L.M. Surova, O.N. Sherstneva, V.A. Vodeneev, D.P. Gorbachev, V.S. Sukhov*

Electrical signals (variation potential and action potential) influence transpiration in plants that can change water content in leaves. The article studies the influence of the variation potential on relative water content in pea leaves at normal and elevated temperatures. It is shown that local burning of a leaf induced variation potential propagation through the plant. In most cases, it propagated into leaves. Local burning and associated variation potentials did not influence leaf relative water content at room temperature. In subsequent experiments, when, 15 minutes after local leaf burning, the plants were heated for 30 min at 45–54°C, the decline in leaf relative water content became more pronounced.

Keywords: vascular plants, variation potential, heating, water content.

References

1. Fromm J., Lautner S. // *Plant, Cell and Environ.* 2007. V. 30. P. 249–257.
2. Koziol C., Grams T.E.E., Schreiber U., Matyssek R., Fromm J. // *New Phytol.* 2004. V. 161. P. 715–722.
3. Sukhov V., Orlova L., Mysyagin S., Sinitsina J., Vodeneev V. // *Planta.* 2012. V. 235. P. 703–712.
4. Gallé A., Lautner S., Flexas J., Ribas-Carbo M., Hanson D., Roesgen J., Fromm J. // *Plant, Cell and Environ.* 2013. V. 36. P. 542–552.
5. Retivin V.G., Opritov V.A., Fedulina S.B. // *Fiziologija rastenij.* 1997. T. 44. № 4. S. 499–510.
6. Retivin V.G., Opritov V.A., Lobov S.A., Tarakanov S.A., Hudjakov V.A. // *Fiziologija rastenij.* 1999. T. 46. № 5. S. 790–798.
7. Zeiger E. // *Ann. Rev. Plant. Phys.* 1983. V. 34. P. 441–474.
8. Medrano H., Escalona J.M., Bota J., Gulias J., Flexas J. // *Ann. Bot.* 2002. V. 89. P. 895–905.
9. Opritov V.A. *Funkcional'nye aspekty biojelektrogeneza u vysshih rastenij: 59-e Timirjazevskoe chtenie.* N. Novgorod: Izd-vo NNGU, 1998. 46 s.
10. Opritov V.A., Pjatygin S.S., Retivin V.G. *Biojelektrogenez u vysshih rastenij.* M.: Nauka, 1991. 213 s.
11. Zimmermann M.R., Felle H.H. // *Planta.* 2009. V. 229. P. 539–547.