

ИССЛЕДОВАНИЕ НЕСПЕЦИФИЧЕСКОЙ СТРЕССОРНОЙ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ НА ШОКОВОЕ ДЕЙСТВИЕ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

**В.П. Холодова, А.Б. Мещеряков,
С.Н. Александрова, Вл.В. Кузнецов**

Институт физиологии растений РАН, Москва

Исследовали неспецифичные стрессорные реакции в ответ на резкое засоление у растений хрустальной травки (*Mesembryanthemum crystallinum* L.). Показано, что происходящее при этом в результате потери воды быстрое падение тургорного давления инициирует включение неспецифических механизмов репарации осмотического потенциала: гидропассивное закрывание устьиц, уменьшение объема клеток и др. Обсуждается функциональная роль быстрых изменений тургорного давления как возможного сигнала, включающего специализированные системы адаптации при осмотическом стрессе у растений.

Действие различных абиотических факторов, таких как засуха, засоление, низкие и высокие температуры нарушают водный статус растений, вызывая состояние водного дефицита. Хотя обычно в природных условиях изменение водного статуса растений происходит постепенно, однако временами может возникать шоковое нарушение водного баланса как, например, при засухе, когда прекращение осадков сопровождается резким повышением температуры и сильными ветрами, особенно на песчаных почвах, где собственный запас почвенной влаги минимален, а также при быстром подъеме солей на орошаемых территориях.

Для экспериментатора шоковый характер воздействия позволяет с большей ясностью вычленить общие, неспециализированные стрессорные реакции растений, предшествующие формированию механизмов долговременной адаптации.

Растения хрустальной травки (*Mesembryanthemum crystallinum* L.), которые были использованы для проведения экспериментов, являются факультативными галофитами, способными нормально расти при постепенном засолении почвы путем полива NaCl в концентрации до 0.5–0.75 М (Кузнецов и др., 2000). В опытах по внезапному действию экстремального фактора растения, выращенные в водной культуре, одновременно получали 200 или 400 мМ NaCl, что вызывало резкое падение осмотического потенциала питательного раствора с –0.19 МПа в контроле до –1.09 МПа при 200 мМ и до –1.90 МПа при 400 мМ NaCl.

Стрессорная ответная реакция на интенсивное воздействие засоления легко обнаруживалась даже при визуальном наблюдении. Это выражалось в быстром и сильном подвядании практически всех листьев. Однако через сутки подвядшими

оставались лишь листья нижнего яруса, а при внесении 400 мМ NaCl также и периферические зоны остальных листьев.

Очевидная причина подвядания растений — невозможность поступления в корневую систему воды против градиента водного потенциала из-за его резкого понижения в прикорневом растворе на фоне продолжающейся транспирационной потери воды. Проведенный анализ динамики содержания воды выявил быстро происходящее и существенное по размеру снижение оводненности листьев. После 3 часов засоления листья лишились 10–16% воды, через 6 часов максимальное обезвоживание достигло 30% от контроля, однако через сутки разница в оводненности тканей листьев сократилась до 15–22%.

Быстрая потеря воды листьями, помимо негативного действия на клеточные метаболические процессы, инициировала включение неспецифических механизмов репарации. Одним из них является гидропассивное закрывание устьиц, что приводит к подавлению процесса транспирации и замедлению дальнейшего обезвоживания. Так, через 3 часа действия стрессора транспирация снизилась до 52–35% от контроля, через 6 часов ее интенсивность составляла 28% и 10% от контроля при 200 и 400 мМ NaCl, соответственно. Однако и через 24 часа, после почти полного восстановления тургесцентного состояния засоленных растений, интенсивность транспирации продолжала оставаться на уровне 27–21% от контроля. По-видимому, на этом более позднем этапе засоления, когда гидропассивный механизм закрывания устьиц уже не функционирует, на его место приходит гормональная активная регуляция при участии АБК (Netting, 2000). Следует также отметить, что для хрустальной травки закрывание устьиц в дневное время — явление типичное, связанное с ее переходом на САМ (Adams et al., 1998). Сокращение потерь воды за счет падения интенсивности транспирации явилось первой, очень быстрой неспецифической защитной реакцией растения на водный стресс. Однако для восстановления водного статуса простого снижения расхода воды недостаточно. Обязательным условием является восстановление потока воды в растение путем воссоздания градиента водного потенциала в направлении от питательного раствора к тканям растения.

Необходимое для этого понижение водного потенциала листьев на самых начальных этапах шокового воздействия обеспечивается соответствующими изменениями обоих его основных компонентов. Действительно, в целом негативное падение оводненности приводит, помимо закрытия устьиц, еще к одному позитивному эффекту — к уменьшению объема клеток. Результатом этого является соответствующее понижение осмотического потенциала клеточного сока. Так, через 3–6 часов действия стрессора наблюдается снижение осмотического потенциала на 8–18% при максимальном зарегистрированном падении с $-0,917$ до $-1,341$ МПа, т. е. на 46% от контроля. Очевидно, такой размер изменений осмотического потенциала в первые часы действия стрессора вполне соответствует обнаруженному в проведенных опытах уменьшению объема клеток листа, т. е. происходит пассивно. Активная регуляция включается позже, вместе с массовым притоком в листья ионов натрия и хлора из среды, что обычно регистрируется после 1 суток засоления. Так, в одном из опытов, где внесение 400 мМ NaCl через 24 часа понизило осмотический потенциал всего на 14%, за следующие 6 часов, вместе с усилением поступления ионов, осмотический потенциал клеточного сока листьев понизился в 2 раза по отношению к исходному значению. Хотя в условиях продолжающегося действия засоления осмотический потенциал снижался бы-

стрыми темпами, тем не менее для выхода на стационарный уровень (около -3 МПа) потребовалось не менее 5–8 дней.

Наконец, важное значение имеет еще один результат потери воды, включающий работу самонастраивающейся системы, напрямую детерминированной стрессором. Снижение оводненности тканей приводит к изменениям второго основного компонента водного потенциала — тургорного давления — также в направлении его понижения. Прямые измерения, проведенные с помощью клеточного зонда давления (Meshcheryakov et al., 1991), показали, что тургорное давление в клетках листа невысокое, в норме (0.55 – 0.75 МПа), под действием стрессора очень быстро и резко падало — уже через 20–30 минут после внесения NaCl зарегистрировано достоверное снижение тургорного давления на 0.10 – 0.25 МПа (см. рис.). Однако в отличие от таких параметров, как оводненность листьев, транспирация, осмотический потенциал клеточного сока, которые восстанавливались лишь частично и

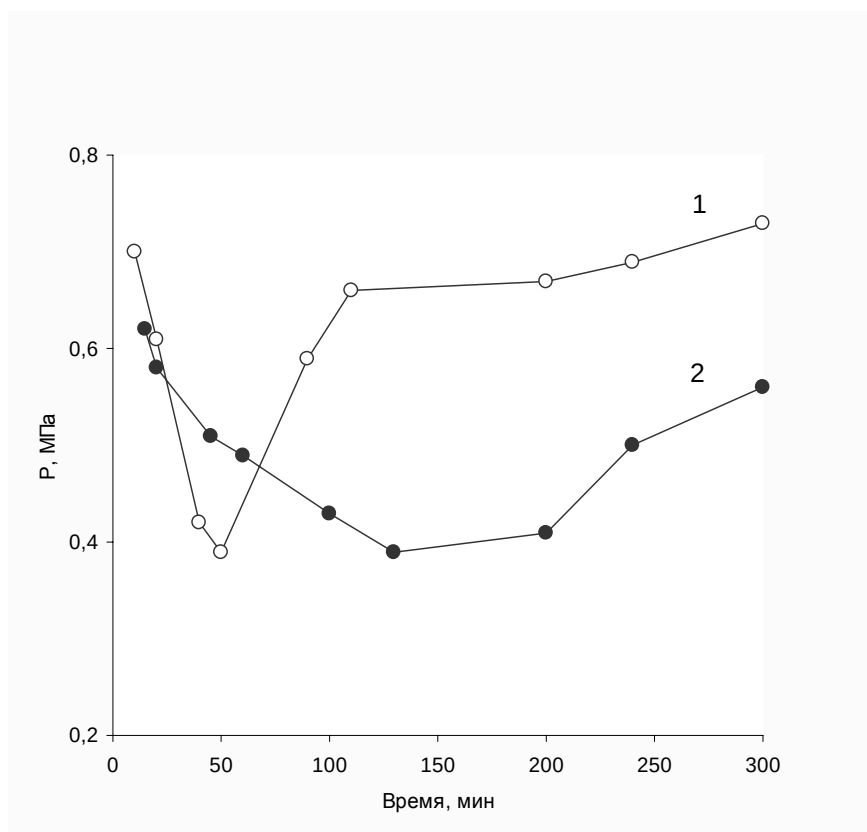


Рис. 1. Динамика изменений тургорного давления клеток листа (P) при засолении NaCl в концентрации 200 мМ (1) и 400 мМ (2)

после довольно длительного действия стрессора, падение величины тургорного давления в клетках листа продолжалось только в течение непродолжительного времени, достигая минимальных значений 0.25 – 0.30 МПа. Уже через 1.5–2 часа тургорное давление поднималось на 0.20 – 0.25 МПа, а через 4–5 часов оно восстанавливалось практически до исходных значений.

Таким образом, в условиях шокового характера действия стрессора, каким в представленных опытах выступало одномоментно проведенное засоление 200–400 мМ NaCl, ранние реакции растений, протекающие в течение первых суток действия стрессора, направлены на стабилизацию, замедление и минимизацию неизбежных резких изменений водного статуса, репарационные процессы проявляются в этот период лишь в слабой степени. Реализация этих неспецифических стрессорных реакций помогает растению «продержаться» и «запустить» значительно медленнее организуемые специализированные системы адаптации. Так, например, одна из очень эффективных специализированных систем адаптации, характерная для хрустальной травки, — переключение СЗ-фотосинтеза на САМ-тип — начинает ощутимо работать не ранее, чем на 3 сутки, даже при стрессорном характере засоления (Кузнецов и др., 2000), хотя мРНК ключевого фермента САМ, фосфоенолпируват карбоксилазы, появляются уже через несколько часов действия стрессора (Taybi, Cushman, 1999). Обнаруженная нами динамика изменений тургорного давления при действии стрессора — очень раннее снижение и обратимый характер — позволяет рассматривать их в качестве вероятного сигнала для включения специализированных систем адаптации.

ЛИТЕРАТУРА

- Кузнецов Вл.В., Нето Д.С., Борисова Н.Н., Дам З.Б.** и др. Стресс-индуцируемое формирование САМ и предельный адаптационный потенциал растений *Mesembryanthemum crystallinum* в экстремальных условиях // Физиол. растений. 2000. Т. 47, вып. 2. С. 190–198.
- Adams P., Nelson D.E., Yamada W.** et al. Growth and development of *Mesembryanthemum crystallinum* (Aizoaceae) // New Phytol. 1998. V. 138. P. 171–190.
- Meshcheryakov A., Steudle E., Komor E.** Gradients of turgor, osmotic pressure, and water potential in the cortex of hypocotyl of growing *Ricinus* seedlings // Plant Physiol. 1991. V. 98, № 3. P. 840–852.
- Netting A.G.** pH, abscisic acid and the integration of metabolism in plants under stressed and non-stressed conditions: cellular responses to stress and their implication for plant water relations // J. Exp. Botany. 2000. V. 51, № 343. P. 147–158.
- Taybi T., Cushman J.C.** Signalling events leading to Crassulacean acid metabolism induction in the common ice plant // Plant Physiol. 1999. V. 121, № 2. P. 545–555.