

ВЛИЯНИЕ ОХЛАЖДЕНИЯ КОРНЕЙ НА УСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК ЛИСТЬЕВ И АКТИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ПШЕНИЦЫ

© 2009 г. Ю. В. Венжик, член-корреспондент РАН А. Ф. Титов,
В. В. Таланова, Е. А. Назаркина

Поступило 05.02.2009 г.

На протяжении жизненного цикла растения, как правило, многократно подвергаются не только общему, но и локальному действию неблагоприятных температур, в частности, охлаждению корней, что приводит к определенным функциональным и структурным изменениям и/или нарушениям не только в клетках корня, но и в клетках надземных органов, не испытывавших влияния холода. Известно, например, что воздействие низкой (но не повреждающей) температуры на корни может индуцировать повышение холодоустойчивости клеток листьев [1, 2], а также вызывать довольно быстрые изменения в водном обмене [3–5] и скорости фотосинтеза [5–6]. Однако роль последних в формировании холодоустойчивости клеток листа пока до конца не ясна. Ранее нами было показано, что повышение холодоустойчивости клеток листа под действием низкой температуры на целые проростки пшеницы сопровождается изменениями параметров флуоресценции хлорофилла и содержания фотосинтетических пигментов в листьях [7]. Сведения о такого рода изменениях в активности фотосинтетического аппарата (ФСА) в случае локального охлаждения корней растений отсутствуют.

В данной работе на примере озимой пшеницы впервые показано, что механизмы формирования повышенной холодоустойчивости клеток листа при охлаждении корневой системы непосредственно связаны с изменениями в деятельности ФСА, в частности, с торможением роста листьев, снижением доли хлорофилла в светособирающем комплексе (ССК) и скорости электронного транспорта, а также увеличением нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла.

Исследование проводили с 7-дневными проростками озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 39, выращенными в рулонах фильтровальной бумаги на питательном раство-

ре Кнопа (рН 6.2–6.4) в камере искусственного климата при температуре воздуха 22°C, его относительной влажности 60–70%, освещенности около 10 клк и 14-часовом фотопериоде. Корневую систему проростков охлаждали в течение 7 сут в специально сконструированной установке [8] при температуре 2°C (являющейся оптимальной для закалывания этого вида растений). Надземная часть проростков находилась при этом в условиях температуры 22°C.

О холодоустойчивости клеток листа судили по температуре (LT_{50}), вызывающей гибель 50% палисадных клеток листовых высечек после их 5-минутного промораживания в термоэлектрическом микрохолодильнике [9]. Жизнеспособность клеток оценивали с помощью светового микроскопа ЛОМО Микмед-2 по коагуляции цитоплазмы и деструкции хлоропластов. Площадь листовой пластинки рассчитывали по общепринятой формуле [10]. Измерение флуоресценции хлорофилла проводили с помощью флуориметра MINI-RAM (“Walz”, Германия). Содержание хлорофиллов определяли на спектрофотометре СФ-2000 (“Спектр”, Россия) в спиртовой вытяжке [11, 12]. В табл. 1 и на рис. 1 приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. В статье обсуждаются величины, достоверные при $P \leq 0.05$.

Проведенные исследования показали, что статистически значимое увеличение холодоустойчивости клеток листьев пшеницы происходит уже через 24 ч от начала охлаждения корней. Спустя 48–72 ч холодоустойчивость клеток листьев достигала максимального для данных условий уровня и в дальнейшем не изменялась (рис. 1).

Установлено также, что в первые сутки действия холода на корни происходит полная остановка роста листьев, который возобновлялся через 48 ч, и к концу опыта (7 сут) площадь листовой пластинки у охлаждаемых растений превышала исходный уровень на 60% (рис. 1, табл. 1).

Под влиянием охлаждения корней уже в первые часы действия холода зафиксировано суще-

Таблица 1. Характер и величина изменения некоторых показателей активности ФСА листьев при локальном охлаждении (2°C) корней пшеницы

Показатель	Показатель активности ФСА при 25°C (исходный уровень)	Значение показателей активности ФСА по отношению к исходному уровню, %							
		Экспозиция корней при 2°C, ч							
		0	1	5	24	48	72	96	168
Площадь листа, мм ²	240 ± 10.2	100	100	100	98	114*	130*	128*	160*
Скорость электронного транспорта (<i>ETR</i>)	100.0 ± 2.2	100	77*	83*	80*	68*	69*	65*	56*
Максимальная эффективность фотосистемы II (F_v/F_m)	0.75 ± 0.01	100	103	103	104	103	103	104	101
Коэффициент нефотохимического тушения (<i>qN</i>)	0.52 ± 0.02	100	137*	146*	142*	150*	150*	150*	163*
Содержание хлорофиллов (<i>a + b</i>), мг/г сырой массы	1.22 ± 0.02	100	103	107	105	102	116*	112*	101
Содержание хлорофиллов в ССК, мг/г сырой массы	0.69 ± 0.05	100	78*	83*	81*	96	97	96	93

* Отличия от исходного уровня (22°C) достоверны при $P \leq 0.05$.

ственное уменьшение относительной скорости электронного транспорта в хлоропластах и увеличение коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (табл. 1). К концу опыта (на 7 сут) скорость электронного транспорта была снижена почти в 2 раза по сравнению с исходной величиной, а коэффициент нефотохимического тушения, напротив, был увеличен более чем на 60%. В отличие от этого, максимальная эффективность фотосистемы II и суммарное содержание хлорофиллов в течение всего опыта оставались примерно на одном уровне. Исключение составляли лишь 3–4-е сутки опыта, когда наблюдалось небольшое увеличение общего количества хлорофиллов у охлаждаемых растений. Некоторое снижение хлорофилла в ССК происходило в течение первых суток охлаждения корней, а в дальнейшем этот показатель увеличивался до исходного уровня (табл. 1).

Сопоставление результатов проведенного исследования с полученными нами ранее данными [7] позволило выявить сходство в характере реакции проростков пшеницы на общее и локальное действие низкой температуры – и в том, и в другом случае наблюдается повышение холодоустойчивости клеток листьев с той лишь разницей, что под влиянием низкой температуры на целые проростки увеличение устойчивости клеток листьев происходило значительно раньше (уже через 1 ч от начала действия холода), а максимальный ее прирост был заметно большим, чем при охлаждении корней [7]. В обоих случаях повышение холодоустойчивости листьев сопровождалось снижением скорости электронного транспорта и доли хлорофилла в ССК, а также увеличе-

нием коэффициента нефотохимического тушения и торможением роста листа, зафиксированными уже в начальный период (в первые сутки) действия холода. Очевидно, что при действии закалывающей температуры на весь проросток изменения ФСА возникают непосредственно под влиянием холода, тогда как при локальном охлаждении корневой системы – в ответ на дистанционный сигнал о воздействии холода, поступивший в листья из корня. Поскольку характер выявленных изменений ФСА был однотипным, логично полагать, что именно эти изменения ФСА участвуют в механизмах формирования повышенной холодоустойчивости клеток листьев. Например, зафик-

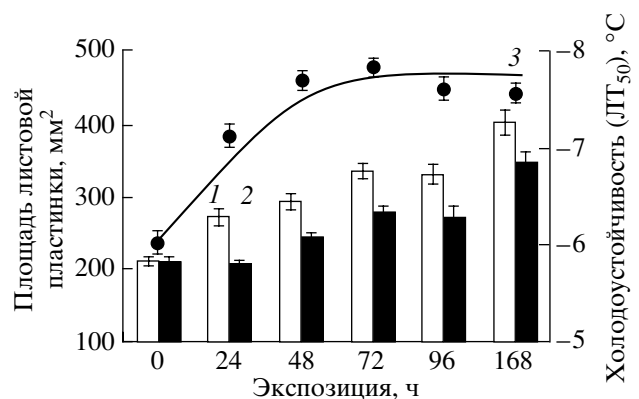


Рис. 1. Влияние локального охлаждения корней (2°C) на холодоустойчивость клеток листьев и размер листа у проростков пшеницы. 1 – площадь листовой пластинки у контрольных растений (22°C); 2 – площадь листовой пластинки при охлаждении корней (2°C); 3 – холодоустойчивость клеток листа.

сированное нами увеличение нефотохимического тушения связано с рассеиванием избыточной энергии света (в виде теплового излучения), что способствует защите фотосистемы II от переохлаждения [13].

Изменения в содержании хлорофиллов, возникающие при охлаждении корней, скорее всего связаны с перестройкой мембранного аппарата хлоропластов, который, как было показано нами ранее, очень быстро реагирует на снижение температуры [7]. Отмеченное под влиянием локального охлаждения корня торможение роста листьев способно сдвигать метаболизм в сторону синтеза продуктов фотосинтеза с большей молекулярной массой и степенью восстановленности (углеводы, липиды), что в свою очередь ведет к изменению соотношения АТФ/НАДФН [14]. Связанное с этим накопление АТФ в растительных клетках вызывает снижение эффективности работы электронно-транспортной цепи [14, 15], отмеченное нами при охлаждении корней. Все перечисленные изменения способствуют поддержанию согласованности и скоординированности метаболических процессов в растениях, находящихся в неблагоприятных условиях.

В целом можно заключить, что увеличение холодоустойчивости клеток листа, происходящее под влиянием охлаждения корней пшеницы, связано с определенным комплексом изменений в активности ФСА, включающим снижение скорости электронного транспорта, увеличение нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, снижение доли хлорофилла в ССК, торможение ростовых процессов. Учитывая, что указанные изменения ФСА происходят как при локальном охлаждении корней, так и под действием низкой температуры на все растение, можно заключить, что они участвуют в механизмах формирования повышенной холодоустойчивости клеток листа, что является предпосылкой и

условием выживания растений, находящихся в условиях пониженных температур.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 06-04-49107а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Балагурова Н.И., Акимова Т.В., Тимов А.Ф. // Физиология растений. 2001. Т. 48. № 1. С. 113–118.
2. Тимов А.Ф., Таланова В.В., Акимова Т.В. // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 1. С. 94–99.
3. Malone M. // J. Exp. Bot. 1993. V. 44. № 11. P. 505–510.
4. Стоянова Ю.С. // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 3. С. 413–419.
5. Musser R.L., Thomas S.A., Kramer P.J. // Plant Physiol. 1983. V. 73. № 3. P. 778–783.
6. Taylor A.O., Rowley J.A. // Plant Physiol. 1971. V. 47. P. 713–718.
7. Фролова С.А., Венжик Ю.В., Тимов А.Ф. // Тр. Карел. науч. центра РАН. В. 11. Экология. Эксперим. генетика и физиология. 2007. С. 127–130.
8. Балагурова Н.И., Акимова Т.В., Тимов А.Ф. // Физиология растений. 1994. Т. 41. № 5. С. 749–753.
9. Дроздов С.Н., Курец В.К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 172 с.
10. Аникиев В.В., Кутузов Ф.Ф. // Физиология растений. 1961. Т. 44. В. 8. С. 375–377.
11. Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практикум по фотосинтезу. М.: Издат. центр “Академия”, 2003. 241 с.
12. Lichtenthaler H.K. // Meth. Enzymol. 1987. V. 148. P. 350–382.
13. Мокроносов А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Издат. центр “Академия”, 2006. 446 с.
14. Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений. М.: Логос, 2001. 223 с.
15. Сухов В.С., Воднев В.А., Орлова О.В. // Вестн. Нижегород. ун-та. 2005. В. 2. № 10. С. 218–224.