

На правах рукописи

Назаркина

НАЗАРКИНА
Елена Александровна

**ВЛИЯНИЕ ЛОКАЛЬНОГО ПРОГРЕВА И ОХЛАЖДЕНИЯ
НА УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ**

03.00.12 - физиология и биохимия растений

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Петрозаводск
2005

Работа выполнена в лаборатории экологической физиологии растений
Института биологии Карельского научного центра РАН

Научный руководитель: чл.-корр. РАН, доктор биологических наук,
профессор Титов Александр Федорович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
Ветчинникова Лидия Васильевна

кандидат биологических наук,
доцент Трофимова Светлана Алексеевна

Ведущая организация: Петрозаводский государственный университет

Защита состоится "28" апреля, 2005 г. в 14¹⁵ часов на заседании дис-
сертационного совета К 002.035.01 по присуждению ученой степени кан-
дидата биологических наук в Институте биологии Карельского научного
центра РАН по адресу: 185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул.
Пушкинская, 11.
Тел. (8142)769810, факс (8142)769810

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Карельского научного
центра РАН

Автореферат разослан "28" марта 2005 г

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

 Л.В. Топчиева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Температура является одним из наиболее важных факторов внешней среды, действующих на растения (Лархер, 1978; Жученко, 2001). В силу этого изучение влияния неблагоприятных температур на устойчивость растений относится к основным направлениям в экологии и стресс-физиологии растений. Поскольку растение существует в двух качественно различных средах - почвенной и воздушной, температуры его надземной и подземной частей, как правило, довольно существенно различаются (Радченко, 1966; Лархер, 1978; Дроздов, Курец, 2003). При этом растения могут подвергаться локальному охлаждению или, наоборот, перегреву различной интенсивности и продолжительности (Гейгер, 1960; Кульгасов, 1982; Коровин, 1984). На этот факт обращали внимание многие исследователи, изучавшие изменение различных физиолого-биохимических показателей в ответ на локальное действие стрессора (Беликов и др., 1961, 1962, 1964; Рапторгуева, 1964; Sattin et al., 1990; Fromm, Eschrich, 1993; Malone, 1993; Стоянова, 1997; Кудоярова и др., 1999; Кузнецов и др., 2002; Фархутдинов и др., 2003). Кроме того, в ряде работ установлено, что локальное воздействие неблагоприятных температур влияет и на устойчивость растений. Важно, что при этом происходит изменение терморезистентности не только того органа, который подвергался прогреву или охлаждению, но и устойчивости пространственно удаленных частей растения (Акимова и др., 1991; 1998; 1999; Балагурова и др., 1992, 1994; Ретивин и др., 1997; Fennel et al., 1990; Windt, Hasselt, 1999). Однако имеющиеся в литературе данные о феноменологии устойчивости растений в условиях локального действия высоких и низких температур крайне малочисленны, получены только в отношении ограниченного числа видов, часто противоречивы и не позволяют создать четкое представление об особенностях и закономерностях реакции растительного организма на подобный тип прогрева и охлаждения. Недостаточно изученным является также вопрос о механизмах адаптации растения к локальному действию температурного фактора (Минибаева, Гордон, 1990; Кудоярова и др., 1999).

Цель и задачи исследований. Целью настоящей работы явилось изучение закономерностей изменения устойчивости растений при локальных прогревах и охлаждениях побега, корня или одного из листьев, а также исследование механизмов, лежащих в основе этого процесса.

Для достижения указанной цели были поставлены следующие задачи:

- изучить влияние длительных (до 7 ч) локальных воздействий высоких закаливающих температур на устойчивость клеток листьев различных видов и сортов растений;

- изучить влияние краткосрочных (30 с) локальных воздействий высоких и низких повреждающих температур на устойчивость клеток листьев растений;

- исследовать динамику раззакаливания клеток листьев в последствии длительных и краткосрочных локальных прогревов и охлаждений растений;

- исследовать участие специфических и неспецифических реакций в адаптации растений к длительным и краткосрочным локальным воздействиям неблагоприятных температур;

- изучить роль белоксинтезирующей системы в формировании устойчивости клеток листьев при локальных длительных и краткосрочных прогревах растений.

Научная новизна работы. В результате исследований установлено, что устойчивость клеток листьев растений изменяется не только в случае непосредственного воздействия на них неблагоприятной температуры (прогревы и охлаждения целого растения или побега), но и при действии температуры на пространственно удаленные части растения (прогревы и охлаждения корневой системы или другого листа). Выявлены общие закономерности изменения терморезистентности клеток листа при локальных воздействиях неблагоприятных температур различной интенсивности, а также видовые и сортовые особенности динамики повышения устойчивости клеток листьев.

Показано, что неспецифические реакции играют важную роль в процессах адаптации растения ко всем типам локальных прогревов и охлаждений, тогда как функционирование более специфических механизмов повышения терморезистентности, связанных с синтезом белков *de novo*, определяется интенсивностью температурных воздействий, а также тем, какой орган или часть растения подвергался воздействию неблагоприятных температур.

Практическая значимость работы. Полученные экспериментальные результаты дополняют современные представления о закономерностях изменения устойчивости растений при различных типах неблагоприятного температурного воздействия (общее или локальное, закалывающее или повреждающее), а также о механизмах, лежащих в основе этого процесса. В связи с этим основные положения работы могут быть использованы при чтении спецкурсов по физиологии устойчивости растений. Кроме того, они могут быть использованы при проведе-

нии селекционно-генетических исследований, направленных на повышение устойчивости растений к действию неблагоприятных температур.

Апробация работы. Основные результаты диссертации были представлены и обсуждались на VIII Молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2001), International symposium "Signaling systems of plant cells" (Moscow, 2001), Международной конференции по экологической физиологии растений "Актуальные вопросы экологической физиологии растений в 21 веке" (Сыктывкар, 2001), Международной конференции "Биологические ресурсы и устойчивое развитие" (Пушино, 2001), Научной конференции, посвященной 10-летию РФФИ (Петрозаводск, 2002), Международной конференции, посвященной 50-летию Института биологии Карельского НЦ РАН "Наземные и водные экосистемы Северной Европы: управление и охрана" (Петрозаводск, 2003), Международной конференции "Проблемы физиологии растений Севера" (Петрозаводск, 2004).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 15 работ, в том числе 4 статьи.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 130 страницах, содержит 4 таблицы и 35 рисунков. Работа состоит из следующих разделов: введения, 3 глав, заключения, выводов и списка литературы, содержащего 370 наименований, в том числе 153 на иностранном языке.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили на 7-дневных проростках огурца (*Cucumis sativus L.*) гибрида F1 Зозуля и гибрида F1 Алма-Атинский 1, озимой пшеницы (*Triticum aestivum L.*) сорта Мироновская 808, ячменя (*Hordeum vulgare L.*) сорта Дина и 18-дневных растениях сои (*Glycine max (L) Merr.*) сортов Диана и Вилана. В опытах с локальным прогревом одного из двух листьев использовали 14-дневные растения пшеницы. Выбранные виды растений имеют различную устойчивость к температурному фактору: пшеница и ячмень относятся к холодостойким видам, а огурец и соя - к теплолюбивым. Кроме того, сорта сои отличаются между собой по способности переносить обезвоживание: сорт Вилана является засухоустойчивым, а сорт Диана - влаголюбивым.

Проростки огурца, пшеницы и ячменя выращивали в рулонах фильтровальной бумаги в камере искусственного климата на модифи-

цированном питательном растворе Кнопа (рН 6,2-6,4) при температуре воздуха 23-25°C, его относительной влажности около 60%, освещенности около 10 клк и фотопериоде 14 ч. Растения сои выращивали в полиэтиленовых сосудах с песком при тех же условиях среды, но фотопериоде 10 ч; за сутки до экспериментального температурного воздействия их переносили из песка на указанный питательный раствор.

По достижению заданной фазы развития растения подвергали общему или локальному (побег, корень, один из настоящих или семядольных листьев) длительному (до 7 ч) воздействию закаливающих или краткосрочному (30 с) воздействию повреждающих температур. Длительность воздействия неблагоприятных температур и их значения были установлены в предыдущих исследованиях лаборатории (Дроздов и др., 1984; Титов, 1989), а также в специальных экспериментах. В случае локального воздействия неблагоприятной температуры остальные части растения находились при 25°C.

В ряде опытов использовали фитогормоны цитокинин в форме 6-бензиламинопурина (БАП) и абсцизовую кислоту (АБК), а также ингибитор синтеза РНК актиномицин Д (АКТ), концентрации которых были выбраны на основании предыдущих исследований, проведенных в лаборатории (Титов и др., 1981, 1985, 1986). Растения помещали на растворы БАП, АБК или АКТ за сутки до начала температурных воздействий.

Тепло- и холодоустойчивость растений оценивали по реакции клеток высечек из листьев на 5-мин прогрев в водном термостате (Александров, 1963) или 5-мин промораживание в микрохолодильнике (Дроздов и др., 1976). В качестве критерия устойчивости использовали температуру гибели 50% паренхимных клеток (LT_{50}), определяемую по деструкции хлоропластов и коагуляции цитоплазмы.

Повторность в пределах одного варианта опыта при анализе термоустойчивости - 6-кратная. Каждый опыт повторяли 3-4 раза. Полученные данные обработаны с использованием общепринятых методов вариационной статистики (Доспехов, 1979). На рисунках и в таблицах представлены средние значения по нескольким независимым опытам. Бары (стандартная ошибка) на рисунках указаны в тех случаях, когда их величина превышает размер символа.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Закономерности варьирования устойчивости клеток листьев при локальных воздействиях неблагоприятных температур на растения

1.1. Длительные локальные воздействия высоких закаливающих температур на растения

Результаты исследований показали, что повышение теплоустойчивости клеток листьев происходит не только при длительном прогреве всего растения, как это наблюдали другие авторы (Александров, 1975; Дроздов и др., 1984; Лархер, 1978; Альтергот, 1981; Huneq, 1986; Титов, 1989), но и при локальном прогреве побега или корня (рис. 1). Динамика формирования устойчивости зависела от типа воздействия: прогрев надземной части растения вызывал большее увеличение теплоустойчивости листьев, чем прогрев корневой системы, но все же несколько меньшее, чем прогрев всего растения. Если прирост теплоустойчивости листьев при воздействии на целое растение принять за 100%, то при прогреве побегов увеличение устойчивости составило в зависимости от вида растения 80-95% от этой величины, а при прогреве корня - лишь 30-50%.

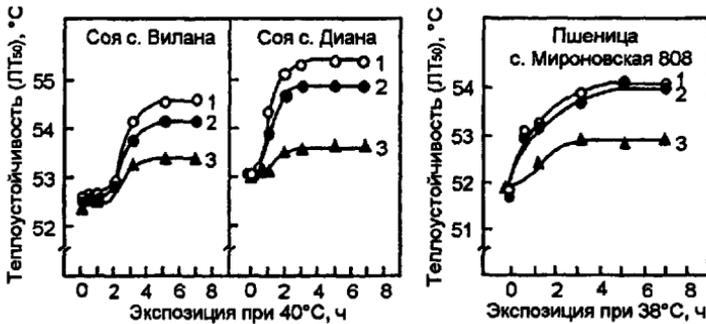


Рис. 1. Динамика теплоустойчивости клеток листьев при действии высокой температуры на целые растения (1), побеги (2) или корни (3).

Сопоставительный анализ ряда показателей формирования устойчивости, таких как продолжительность лаг-периода процесса закаливания (время, в течение которого устойчивость остается на исходном уровне), прирост теплоустойчивости к исходному уровню, прирост теплоустойчивости в % от варианта "прогрев всего растения", время,

необходимое для максимального повышения теплоустойчивости и скорость повышения теплоустойчивости, позволил выявить существование определенной видо- и сортоспецифичности в ответной реакции растения на общее и локальные воздействия высокой температуры. При прогреве целого растения влаголюбивый сорт сои (Диана) в сравнении с пшеницей и засухоустойчивым сортом сои (Вилана) имел ряд преимуществ. Например, он характеризовался наибольшей скоростью повышения теплоустойчивости клеток листьев среди изученных нами объектов. При локальном прогреве побега эти преимущества были уже не столь заметны, а локальный прогрев корневой системы выявил преимущества засухоустойчивого сорта сои, в то время как величины и абсолютного, и относительного прироста теплоустойчивости листьев растения влаголюбивого сорта в этих условиях были наименьшими. Можно предположить, что способность корней засухоустойчивого сорта сои быстро реагировать на воздействие высоких температур генетически детерминирована, поскольку в природе засуха довольно часто сопровождается перегревом растений. Представляется вероятным, что при действии стрессора в корнях засухоустойчивых сортов может иметь место усиленный синтез протекторных веществ, например, пролина и полиаминов, которые поступают в листья и индуцируют рост их теплоустойчивости

(Кузнецов и др., 2002).

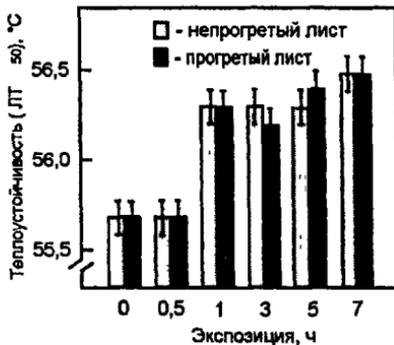


Рис. 2. Динамика теплоустойчивости клеток семядольных листьев огурца гибрида F1 Зозуля при действии температуры 38°C на одну из семядолей.

Судя по результатам опытов, информация о действии стрессора по растению может передаваться не только из корня в лист (акропетально), что было показано выше, но и из одного листа в другой (аксиально) (рис. 2). Так, при прогреве одного из семядольных листьев огур-

Полученные данные указывают на то, что в формировании теплоустойчивости клеток листьев участвует не только побег, но и корень, т.е. растение реагирует на локальное воздействие стрессора как единая система. При этом в органах, испытавших перегрев, возникает сигнал, который передается из одной части растения в другую, индуцируя увеличение устойчивости клеток, не подвергавшихся воздействию неблагоприятной температуры.

ца увеличивалась устойчивость не только листа, подвергаемого неблагоприятному воздействию, но и соседнего, находящегося при обычной температуре.

Возврат закаленных растений в исходные температурные условия (25°C) приводит к снижению их устойчивости - раззакаливанию. Изучение уровня теплоустойчивости клеток листа в последствии 7-часового общего и локальных прогревов проростков позволило установить, что после воздействия высокой температуры на целое растение и на побег устойчивость снижается до исходного уровня в течение 5 сут, тогда как после прогрева корня несколько быстрее - в течение 4 сут.

1.2. Краткосрочные локальные воздействия высоких и низких температур на растения

Известно, что повышение устойчивости растений могут вызывать не только длительные (часы, сутки), но и краткосрочные (минуты, секунды) воздействия неблагоприятных температур (Yagwood, 1961; Ломагин, 1961, 1985; Александров, 1975; Титов и др., 1987, 1988). Однако во втором случае воздействие должно быть большей интенсивности.

Нами установлено, что не только общее, но и локальные (только на побег или корень) 30-секундные воздействия высоких температур индуцируют увеличение устойчивости клеток листа. Изменение устойчивости клеток в последствии прогревов зависело от типа воздействия и вида растения (рис. 3). Так, по сравнению с общим прогревом проростков локальные прогревы вызывали меньшее увеличение устойчивости. При этом прирост теплоустойчивости в последствии прогревов побегов был выше, чем после прогрева корней: если при прогреве побегов увеличение устойчивости составило около 75-80% от прироста теплоустойчивости при воздействии повышенной температуры на целое растение, то при прогреве корня - 50-60%.

Сравнение показателей формирования теплоустойчивости у разных видов показало, что при воздействии высокой температуры на все растение способность к повышению теплоустойчивости в ответ на краткосрочные прогревы наиболее выражена у клеток листьев пшеницы. Однако при локальных краткосрочных воздействиях высоких температур, в отличие от длительных прогревов, не было зафиксировано существенных различий в динамике теплоустойчивости у засухоустойчивого и влаголюбивого сорта сои. Вероятно, это связано с различиями в защитных механизмах, которые включаются и функционируют при длительных и при краткосрочных температурных воздействиях.

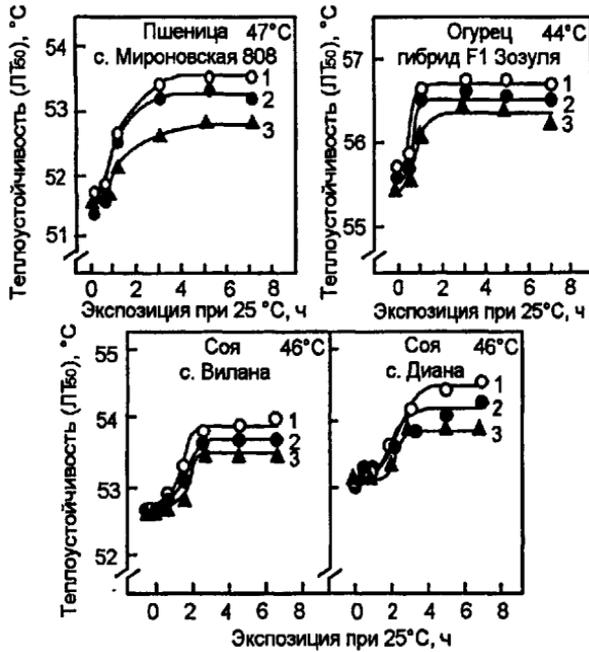


Рис. 3. Динамика теплоустойчивости клеток листьев проростков в последствии краткосрочного (30 с) прогрева целых растений (1), побегов (2) или корней (3).

Повышение теплоустойчивости клеток листа, которые не подвергались непосредственному воздействию неблагоприятной температуры, предполагает, как мы уже отмечали выше, передачу между отдельными частями растения сигнала о действии стрессора. Результаты проведенных экспериментов показали, что при краткосрочных локальных прогревах первого или второго листа двухнедельных проростков пшеницы увеличивается теплоустойчивость не только прогретого, но также и непрогретого листа, что указывает на базипетальную и акропетальную передачу по растению информации о краткосрочном неблагоприятном воздействии (рис. 4).

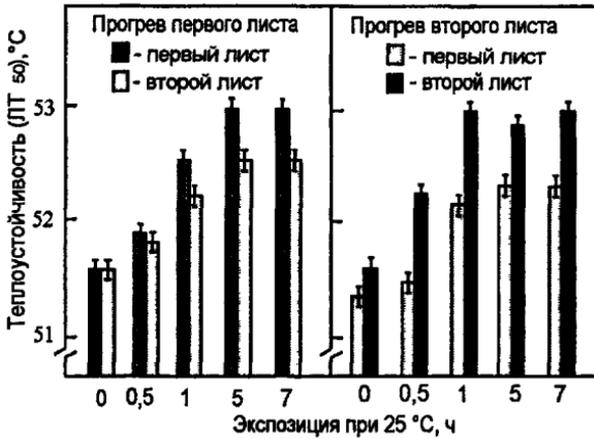


Рис. 4. Динамика теплоустойчивости клеток листьев пшеницы с. Мироновская 808 в последствии краткосрочного локального прогрева (47°C, 30 с).

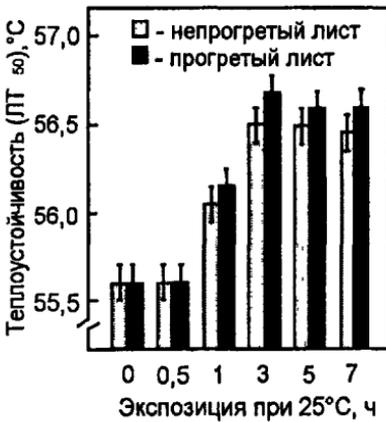


Рис. 5. Динамика теплоустойчивости клеток семядольных листьев проростков огурца гибрида F1 Зозуля в последствии краткосрочного (44°C, 30 с) локального прогрева.

Возможность же аксиальной передачи сигнала подтверждает тот факт, что прогрев одной из семядолей огурца индуцировал увеличение устойчивости не только листа, испытавшего воздействие стрессора, но и соседнего, не подвергавшегося прогреву (рис. 5). Эксперименты по изучению влияния краткосрочных локальных воздействий низких температур на устойчивость растений проводились нами на пшенице. Динамика и амплитуда изменения холодоустойчивости клеток листа при краткосрочном охлаждении растений зависели

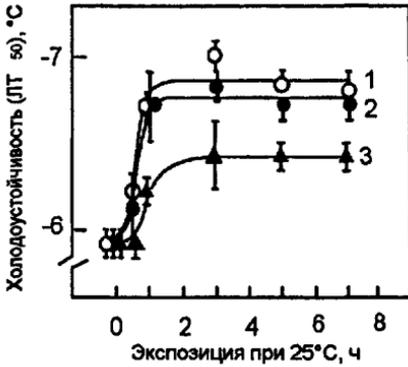


Рис. 6. Динамика холодоустойчивости клеток листьев проростков пшеницы с. Мироновская 808 в последствии краткосрочного охлаждения (0°C , 30 с) целых растений (1), побегов (2) или корней (3).

от того, на какой орган растения оно действовало. В частности, прирост холодоустойчивости клеток листа при локальном охлаждении корня был ниже, чем при низкотемпературном воздействии на побег и целое растение (рис. 6).

Данные по влиянию охлаждения одного из листьев проростков пшеницы на устойчивость другого позволили установить, что информация о действии стрессора передается как акропетально, так и базипетально (рис. 7).

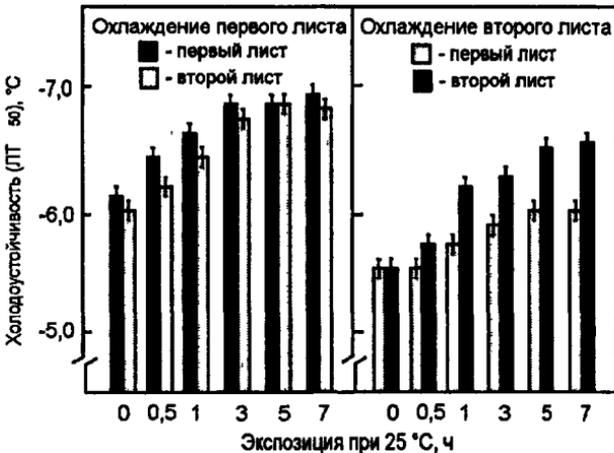


Рис. 7. Динамика холодоустойчивости клеток листьев проростков пшеницы с. Мироновская 808 в последствии краткосрочного охлаждения (0°C , 30 с).

Исследование динамики устойчивости растений в последствии краткосрочных воздействий неблагоприятных температур показало, что повышенный уровень устойчивости клеток листа сохранялся в течение нескольких суток. После секундных воздействий высокой температуры на целые растения и побеги огурца теплоустойчивость клеток листьев снижалась до исходного уровня за 5 сут, а после прогрева корневой системы полное раззакаливание растений наблюдалось через 4 сут. Холодоустойчивость клеток листьев находилась на повышенном уровне в течение 4 сут после охлаждения целых проростков и побегов, и в течение 3 сут после охлаждения корневой системы.

2. Изучение механизмов повышения устойчивости растений при локальных прогревах и охлаждениях

Изменение устойчивости растений является отражением происходящих в них изменений многих физиолого-биохимических процессов (Дроздов и др., 1984). Нами было установлено, что при различных типах воздействия неблагоприятных температур (длительное и краткосрочное, общее и локальное) динамика повышения устойчивости листьев существенно отличается. Кроме того, эксперименты по влиянию чередования локальных прогревов различной интенсивности на теплоустойчивость клеток листьев показали, что динамика устойчивости зависит от последовательности температурных воздействий (данные приведены в диссертации). В частности, выявлено, что как при длительных, так и при краткосрочных воздействиях неблагоприятных температур прогрев побега, следующий за прогревом корня, индуцировал дополнительное увеличение теплоустойчивости клеток листа, в то время как если прогреву корня предшествовал прогрев побега, то дополнительного прироста устойчивости не наблюдалось. При чередовании локальных краткосрочных и длительных прогревов дополнительный прирост теплоустойчивости отмечен только в том случае, когда краткосрочному прогреву побега предшествует длительный прогрев корня.

Полученные данные позволили предположить, что механизмы повышения устойчивости могут различаться в зависимости от характера действия стрессора. Для подтверждения этого был проведен ряд экспериментов, направленных на изучение роли неспецифических реакций и функциональной активности белоксинтезирующей системы в процессе повышения устойчивости растений к локальным длительным и краткосрочным воздействиям неблагоприятных температур.

2.1. Неспецифические механизмы повышения устойчивости растений к локальным воздействиям неблагоприятных температур

В исследованиях, ранее проведенных в нашей лаборатории, было показано участие неспецифических механизмов в повышении устойчивости клеток при локальных длительных воздействиях неблагоприятных температур (Акимова и др., 1999; Балагурова и др., 2001; Титов и др., 2003). Для изучения роли неспецифических реакций при краткосрочных локальных воздействиях нами было изучено влияние локального краткосрочного прогрева на холодоустойчивость и влияние локального краткосрочного охлаждения на теплоустойчивость клеток листьев пшеницы. Оказалось, что краткосрочный прогрев целых растений и побегов вызывает повышение холодоустойчивости клеток листа; при прогреве корней также наблюдается прирост холодоустойчивости клеток листьев, но его скорость и амплитуда меньше, чем при воздействии на целое растение или побег (рис. 8). Нами также было установлено, что локальное краткосрочное воздействие низкой температуры индуцирует увеличение теплоустойчивости клеток листа (рис. 9). Полученные данные свидетельствуют, что неспецифические механизмы повышения устойчивости растений играют важную роль в реакции растения на локальное воздействие неблагоприятной температуры.

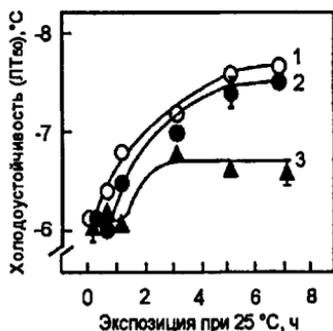


Рис. 8. Динамика холодоустойчивости клеток листьев проростков пшеницы с. Мироновская 808 в последствии краткосрочного прогрева (47° С, 30 с) целых растений (1), побегов (2) или корней (3).

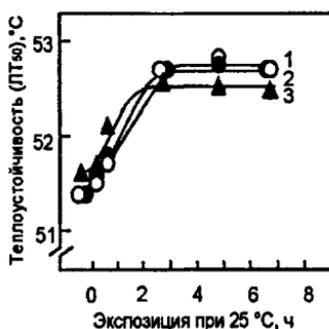


Рис. 9. Динамика теплоустойчивости клеток листьев проростков пшеницы с. Мироновская 808 в последствии краткосрочного охлаждения (0° С, 30 с) целых растений (1), побегов (2) или корней (3).

Как показывают исследования многих авторов, одной из основных неспецифических реакций растений в ответ на действие различных стрессоров является увеличение в клетках концентрации АБК (Косаковская, Майдебура, 1989; Полевой и др., 1997; Кулаева, 1998; Talanova, Titov, 1990; Теплова и др., 2000). В результате проведенных нами экспериментов с применением экзогенной АБК установлено, что она способствует увеличению теплоустойчивости клеток листа при локальных прогревах как побега, так и корня: теплоустойчивость листьев у опытных растений в обоих случаях была достоверно выше, чем у контрольных (рис. 10). Следовательно, можно сделать вывод, что АБК принимает участие в повышении теплоустойчивости клеток листа как подвергнувшегося, так и не подвергнувшегося непосредственному воздействию высокой температуры.

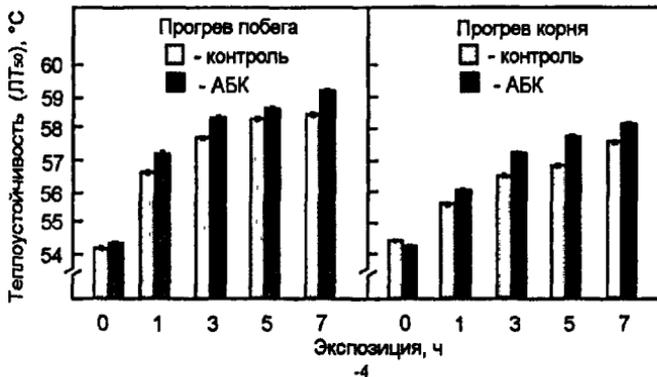


Рис. 10. Влияние АБК ($1,5 \times 10^{-4}$ М) на динамику теплоустойчивости клеток листьев при локальном прогреве (38°C) проростков ячменя с. Дина.

2.2. Роль белоксинтезирующей системы в повышении устойчивости растений при локальных воздействиях неблагоприятных температур

Несмотря на многочисленные исследования, посвященные изучению активности белоксинтезирующей системы при воздействии стрессоров на растение (Дроздов и др., 1984; Кузнецов, 1992; 2000; Колесниченко, Войников, 2003), ее роль в повышении устойчивости растений при локальных воздействиях неблагоприятных температур до настоящего времени остается не до конца изученной. Для решения этого во-

проса нами были проведены эксперименты с применением БАП, который является стимулятором биосинтеза белка, и АКТ, подавляющего активность белоксинтезирующей системы.

В результате проведенных опытов было установлено, что при длительных прогревах побегов и целых проростков наблюдается больший прирост устойчивости клеток листьев растений, предварительно обработанных БАП, чем необработанных (рис. 11). Если воздействию высокой температурой подвергали только корневую систему, то устойчивость листьев контрольных и опытных растений не отличалась. В следующей серии экспериментов была изучена динамика теплоустойчивости клеток листа в присутствии БАП при краткосрочных закалках. Выявлено, что предобработка растений этим гормоном ни в одном из вариантов опыта не привносила сколько-нибудь заметных изменений в динамику устойчивости клеток листьев (рис. 11).

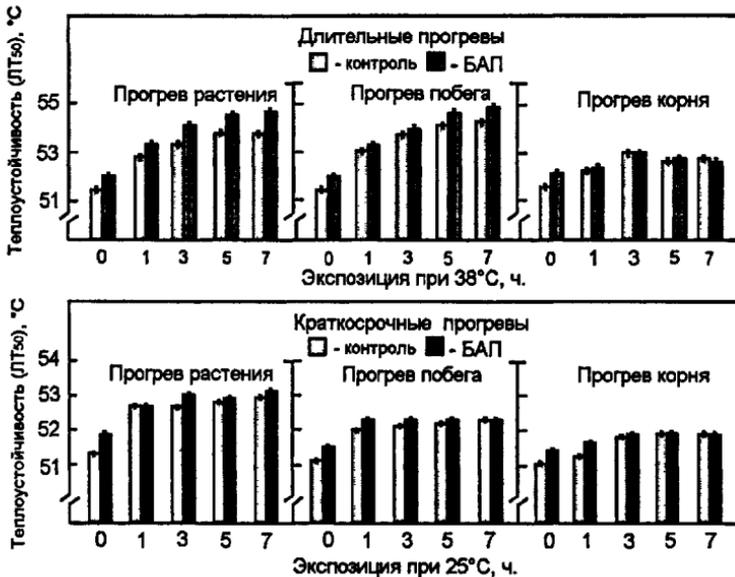


Рис. 11. Влияние БАП (1 мг/л) на динамику теплоустойчивости клеток листьев пшеницы с. Мироновская 808 при длительном прогреве (38°C) и в последствии краткосрочного прогрева (47°C, 30 с) целых проростков, побегов или корней.

В целом, полученные нами данные указывают на то, что в повышении устойчивости клеток листа функциональная активность белоксинтезирующей системы играет существенную роль только при длительных прогревах целого растения и побега. Дополнительным подтверждением этого являются результаты эксперимента с применением АКТ. Установлено, что при длительном прогреве побега прирост устойчивости растений, обработанных АКТ был ниже, чем у контрольных (рис. 12). Ранее аналогичные результаты были получены в опытах с целыми проростками (Титов и др., 1987). В отличие от этого, подавление биосинтеза белка с помощью АКТ не влияло на динамику устойчивости листа при локальном прогреве корня.

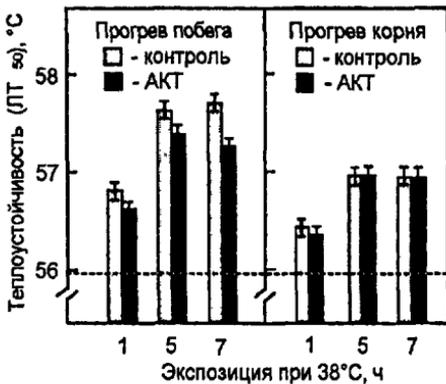


Рис. 12. Влияние АКТ (2,5мг/л) на теплоустойчивость клеток листа огурца гибрида F1 Алма-Атинский 1 при прогреве (38°С) побега и корня.

Пунктирной линией показан исходный уровень устойчивости (до закаливания).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные в ходе наших исследований экспериментальные данные позволили выявить общие закономерности изменения терморезистентности клеток листьев теплолюбивых (огурец, соя) и холодоустойчивых (пшеница) растений при локальных длительных (до 7 ч) воздействиях высоких температур, а также при краткосрочных (30 с) локальных прогревах и охлаждениях растений. Установлено, что изменение терморезистентности клеток листа зависело как от интенсивности неблагоприятного воздействия, так и от того, какой орган или часть растения (побег, один из листьев или корень) подвергали воздействию неблагоприятных температур. Прирост теплоустойчивости клеток листа

при длительном воздействии закаливающих температур на побег или другой лист составлял 75-95% от прироста теплоустойчивости, достигаемого при действии стрессора на все растение, в то время как при воздействии на корень - только 30-50%. Наряду с этим показано существование видо- и сортоспецифичности в ответной реакции растений на локальные воздействия неблагоприятной температуры: изученные виды и сорта растений различались между собой по лаг-периоду процесса закаливания, скорости повышения устойчивости и по величине ее прироста.

Обнаруженное нами повышение устойчивости клеток листьев, не подвергавшихся непосредственному воздействию неблагоприятной температуры, однозначно свидетельствует о том, что из органов, испытывавших воздействие стрессора в другие части растения передается сигнал, способный вызывать те или иные адаптивные изменения, направленные на повышение устойчивости. Эксперименты показали, что указанный сигнал передается по растению в акропетальном (из корня в лист и из первого листа во второй), базипетальном (из второго листа в первый) и аксиальном (из семядоли в семядолю) направлениях.

Все изученные нами варианты локальных температурных воздействий можно условно разделить на две группы. Одна из них (продолжительные прогревы побега и целого растения) характеризуется тем, что формирование повышенной устойчивости листьев происходит непосредственно в условиях высокой температуры, тогда как вторая (продолжительный прогрев корня и краткосрочные воздействия) - тем, что устойчивость клеток листьев возрастает в условиях обычной температуры (25°C). Принимая это во внимание, а также анализируя литературные и собственные данные, мы пришли к заключению, что механизмы повышения устойчивости клеток листьев в этих случаях различаются. Рост устойчивости при длительном действии высокой температуры локально на побег, как и при прогреве целого растения прежде всего связан с функциональной активностью белоксинтезирующей системы. В отличие от этого, механизмы формирования повышенной устойчивости листа при продолжительном прогреве корня и краткосрочных закалках определяются иными механизмами, не требующими синтеза белков *de novo*.

ВЫВОДЫ

1. Растение реагирует на локальное воздействие неблагоприятных температур как единая система: повышение устойчивости клеток листа происходит не только в случае непосредственного воздействия

неблагоприятной температуры на лист (прогрев и охлаждение целого растения или побега), но и в случае действия температуры на пространственно удаленные органы и части растения (прогрев и охлаждение корневой системы или другого листа).

2. Формирование устойчивости клеток листа зависит как от интенсивности температурного воздействия (продолжительное воздействие закалывающих или краткосрочное действие повреждающих температур), так и от того, какой орган растения подвергался действию стрессора.

3. В динамике устойчивости клеток листа при локальных длительных и краткосрочных воздействиях неблагоприятных температур на растение существует определенная видо- и сортоспецифичность.

4. При возврате растений в оптимальные температурные условия после локального прогрева или охлаждения происходит снижение устойчивости клеток листа до исходного уровня в течение 4-5 суток независимо от типа неблагоприятного температурного воздействия.

5. При комбинированных закалках динамика устойчивости клеток листа зависит от последовательности температурных воздействий. Как при длительных, так и при краткосрочных воздействиях неблагоприятных температур прогрев побега, следующий за прогревом корня, приводит к дополнительному увеличению теплоустойчивости, тогда как прогрев корня, осуществленный после прогрева побега, не влияет на нее. При чередовании локальных краткосрочных и длительных прогревов дополнительный прирост теплоустойчивости отмечен только тогда, когда краткосрочному прогреву побега предшествует длительный прогрев корня.

6. Локальные воздействия высокой температуры на растение вызывают увеличение не только теплоустойчивости клеток листа, но и их холодоустойчивости, а локальные воздействия низкой температуры, в свою очередь, приводят к росту как холодоустойчивости, так и теплоустойчивости, что указывает на участие в процессе тепловой и холодовой адаптации неспецифических реакций.

7. Обработка растений экзогенной АБК оказывает положительное влияние на процесс повышения устойчивости клеток листа при воздействиях закалывающих температур как на побег, так и на корень, что позволяет считать данный фитогормон одним из факторов формирования устойчивости листьев в условиях локального прогрева растений.

8. Подавление синтеза белка (с помощью АКТ) при локальном воздействии высокой закалывающей температуры на побег препятствует увеличению теплоустойчивости клеток листа, тогда как его стимуляция

(с помощью БАП), наоборот, оказывает положительный эффект на формирование их устойчивости. В отличие от этого, при действии закаливающей температуры локально на корень ни АКТ, ни БАП не влияют на динамику устойчивости клеток листа. При краткосрочных локальных прогревах предобработка растений БАП также не сказывается на динамике повышения устойчивости.

9. В целом, проведенные исследования позволяют заключить, что механизмы, определяющие повышение устойчивости клеток листа, зависят не только от интенсивности и продолжительности, но и от типа (общее, локальное) температурного воздействия. При продолжительном действии закаливающей температуры на побег и целое растение ключевую роль в процессе увеличения устойчивости играет функциональная активность белоксинтезирующей системы. В других вариантах теплового воздействия (продолжительное воздействие закаливающей температуры локально на корень, краткосрочные общее и локальные воздействия повреждающей температуры) возрастание устойчивости, очевидно, обеспечивается другими механизмами, не связанными непосредственно с синтезом белков *de novo*.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Talanova V.V., Akimova T.V., Titov A.F., Meshkova (*Nazarkina*) E.A. Involvement of abscisic acid in root-to-shoot communications in Cucumber and Barley seedlings subjected to local heating // International symposium "Signaling systems of plant cells". Moscow, Russia, 2001. P. 52.
2. Акимова Т.В., Мешкова (*Назаркина*) Е.А., Балагурова Н.И., Титов А.Ф. Влияние последовательных локальных и общих прогревов проростков пшеницы на теплоустойчивость клеток листьев // Тез. докл. международной конф. по экологической физиологии растений "Актуальные вопросы экологической физиологии растений в 21 веке". Сыктывкар, 2001. С. 148-149.
3. Мешкова (*Назаркина*) Е.А., Акимова Т.В., Титов А.Ф. Изменение холодо- и теплоустойчивости листьев при локальном краткосрочном действии низкой и высокой температуры на растения // Тез. межд. конф. по экологической физиологии растений "Актуальные вопросы экологической физиологии растений в 21 веке". Сыктывкар, 2001. С. 283-284.

4. Акимова Т.В., Мешкова (*Назаркина*) Е.А., Титов А.Ф. Сравнительная оценка реакции сортов сои, контрастных по засухоустойчивости, на локальный прогрев побега и корня // Тез. межд. конф. "Биологические ресурсы и устойчивое развитие". Пушкино, 2001. С. 5.
5. Мешкова (*Назаркина*) Е.А., Титов А.Ф. Роль неспецифических реакций в механизмах повышения устойчивости растений пшеницы под влиянием краткосрочного холодового и теплового воздействия // Материалы II Межд. научной конф. "Регуляция роста, развития и продуктивности растений". Минск, 2001. С. 140-141.
6. Акимова Т.В., Балагурова Н.И., Титов А.Ф., Мешкова (*Назаркина*) Е.А. Повышение теплоустойчивости листьев при локальном прогреве проростков // Физиология растений, 2001. Т. 48, № 4. С. 584-588.
7. Мешкова (*Назаркина*) Е.А. Изменение теплоустойчивости клеток листа проростков пшеницы при локальном прогреве побегов или корней // Материалы конф. молодых ученых-ботаников Украины. Львов, Ивано-Франково, 2002. С. 177-178.
8. Мешкова (*Назаркина*) Е.А., Титов А.Ф., Акимова Т.В. Влияние локального воздействия высокой температуры на терморезистентность листьев проростков пшеницы // Тез. докл. научной конф., посвященной 10-летию РФФИ. Петрозаводск, 2002. С. 36.
9. Акимова Т.В., Мешкова (*Назаркина*) Е.А., Титов А.Ф. Динамика теплоустойчивости клеток листа при локальном и общем прогреве проростков пшеницы в присутствии 6-бензиламинопурина // Вестник Харьковского национального аграрного университета. Серия Биология, 2002. №9(1), с. 31-36.
10. Мешкова (*Назаркина*) Е.А. Влияние БАП на динамику теплоустойчивости клеток листьев при краткосрочных и длительных локальных прогревах проростков пшеницы // Тез. докл. X Молодежной научной конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар, 2003. С. 147.
11. Титов А.Ф., Акимова Т.В., Мешкова (*Назаркина*) Е.А., Балагурова Н.И. Влияние локального прогрева растений на устойчивость клеток листа и корня // Материалы XI съезда Русского ботанического общества. Новосибирск-Барнаул, 2003. С. 277-278.
12. Титов А.Ф., Акимова Т.В., Таланова В.В., Топчиева Л.В., Шерудило Е.Г., Мешкова (*Назаркина*) Е.А. Устойчивость активно вегетирующих растений к низким и высоким температурам. П. Роль белоксинтезирующей системы и АБК в механизмах устойчивости // Материалы Межд. конф., посвященной 50-летию Института биологии

- Карельского НЦ РАН "Наземные и водные экосистемы Северной Европы: управление и охрана". Петрозаводск, 2003. С. 145-152.
13. Мешкова (*Назаркина*) Е.А., Акимова Т.В., Титов А.Ф. Влияние локального краткосрочного охлаждения и прогрева растений на холодо- и теплоустойчивость клеток листа // Тез. докл. V съезда ОФР России и Межд. конференции "Физиология растений - основа фитобиотехнологии". Пенза, 2003. С. 303-304.
 14. Акимова Т.В. Титов А.Ф., Мешкова (*Назаркина*) Е.А. Влияние прогрева побегов и корней растений на теплоустойчивость клеток листа влаголюбивого и засухоустойчивого сортов сои // Материалы научно-методической конф "Физиологические аспекты продуктивности растений". Орел, 2004. С. 89-93.
 15. Акимова Т.В., Титов А.Ф., Мешкова (*Назаркина*) Е.А. Влияние локального прогрева побега и корня на формирование устойчивости клеток листа теплолюбивых и холодоустойчивых растений // Тез. докл. Межд. конференции "Проблемы физиологии растений Севера". Петрозаводск, 2004. С. 5.

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99. Подписано в печать 24.03.05. Формат 60x84¹/₁₆.
Бумага офсетная. Гарнитура «Times». Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 1,2. Усл. печ. л. 1,3. Тираж 100 экз. Изд. № 15. Заказ № 482

Карельский научный центр РАН
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50
Редакционно-издательский отдел

22 APR 2005

1300