

АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ НА УСТОЙЧИВОСТЬ ФOTOSИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ГОРОХА ПОСЕВНОГО ПРИ ДЕЙСТВИИ НЕБЛАГОПРИЯТНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

Л.М. Сурова, О.Н. Шерстнева, В.С. Сухов

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского», Нижний Новгород, Россия, lyubovsurova@mail.ru

Аннотация. Доклад обобщает результаты исследований по влиянию распространяющихся электрических сигналов (ЭС) на устойчивость высшего растения (на примере гороха посевного) к действию неблагоприятных факторов (на примере повышенной температуры). Показано, что ЭС снижают активность фотосинтетических процессов, тем самым повышая устойчивость фотосистемы I. Одновременно, вызванные ЭС изменения транспирации увеличивают температурное повреждение фотосистемы II, что также способствует сохранению фотосистемы I.

Ключевые слова: транспирация, устойчивость, фотосинтез, электрические сигналы
DOI: 10.31255/978-5-94797-319-8-744-748

Для многих неблагоприятных факторов среды (избыточное освещение, нагрев, механические повреждения, засуха и т.п.) характерно неравномерное действие на растения. При этом для растительного организма жизненно важной становится генерация и распространение стрессовых сигналов, которые обеспечивают системный ответ растения на локальное действие стрессоров. Важную роль среди таких сигналов играют электрические сигналы (ЭС); в первую очередь это ЭС, вызванные повреждениями, такие как переменные потенциалы.

В настоящее время хорошо показано [Fromm, Lautner, 2007; Galle et al., 2015; Sukhov, 2016], что ЭС вызывают широкий спектр физиологических ответов растения (усиление экспрессии ряда генов, повышенную продукцию фитогормонов, усиление дыхания, снижение транспорта ассимилятов по флоэме, изменения транспирации и др.). В частности, показано, что ЭС могут вызывать обратимую инактивацию фотосинтеза [Krupenina, Bulychov, 2007; Pavlovic et al., 2011; Sukhov, 2016]. Наличие столь существенных физиологических изменений, вызванных электрическими сигналами, ставит вопрос об их значении для жизни растения. Согласно гипотезе, выдвинутой Ретивиным и соавторами [Ретивин и др., 1997, 1999], основной целью физиологических ответов, вызванных распространяющимися ЭС, является повышение устойчивости растительного организма к действию стрессирующих факторов.

Целью цикла работ, проведенных авторами [Сурова и др., 2018; Sukhov et al., 2014, 2015, 2017; Surova et al., 2016a, 2016b], стало исследование влияния ЭС, вызванных локальным повышением температуры, на устойчивость фотосинтетических процессов у высшего растения (на примере гороха посевного). Для исследования фотосинтеза и транспирации была использована стандартная система производства Walz GmbH (Германия), включающая в себя РАМ-флуориметр Dual-PAM-100 и инфракрасный газоанализатор GFS-3000. Электрические измерения проводились преимущественно экстраклеточно.

В первую очередь, результаты исследования показали [Sukhov et al., 2014, 2015], что распространение электрических сигналов по-разному влияет на количество активных фотосистем I и II после действия высокой температуры (прогрев воздуха до 53 °С, что соответствовало нагреву листа примерно до 46 °С, в течение получаса). Так, предварительное распространение ЭС приводило к усилению повреждения фотосистем

II во время нагрева, в то же время с фотосистемами I наблюдался обратный процесс – их термическое повреждение снижалось. Важно отметить, что эффект наблюдался при сильном нагреве (нагрев листа до 46 °C и выше) и становился недостоверным при более слабом температурном воздействии.

Отдельно проведенный совместный анализ остаточной активности фотосистем I и II после воздействия высокой температуры выявил важный факт [Surova et al., 2016a]: после достаточно сильного нагрева остаточная активность фотосистемы I имела отрицательную корреляцию с остаточной активностью фотосистемы II. Это позволяло предположить, что стимуляция теплового повреждения фотосистемы II при распространении ЭС и сильном нагреве может быть механизмом снижения повреждения фотосистемы I, которая плохо восстанавливается после действия стрессоров, а значит – ее защита от стрессоров более важна для растения [Sukhov, 2016].

Более детальное исследование механизмов повышения теплоустойчивости фотосистемы I показало, что такое увеличение связано с вызванным ЭС фотосинтетическим ответом [Sukhov et al., 2014]. В частности, выявлено, что подавление фотосинтетического ответа в условиях низкой концентрации CO₂ полностью подавляло возрастание теплоустойчивости фотосистемы I. С другой стороны, искусственная имитация вызванного ЭС фотосинтетического ответа путем снижения концентрации углекислого газа приводила к увеличению устойчивости этой фотосистемы к высокой температуре. Вероятными механизмами такого возрастания теплоустойчивости фотосистемы I может быть возрастание циклического потока электронов вокруг нее, а также усиление нефотохимического тушения [Sukhov et al., 2016; Sukhov, 2016].

Анализ механизмов влияния ЭС на тепловое повреждение фотосистемы II выявил другую картину [Sukhov et al., 2015]. Так было показано, что электрические сигналы вызывали многофазные изменения транспирации, в результате которых в условиях последующего нагрева листа транспирация была существенно снижена. Более низкая транспирация у опытных растений (после ЭС) по сравнению с контрольными (без ЭС) приводила к более высокому нагреву листьев в опыте и более сильному повреждению фотосистемы II. При этом существенных изменений повреждения фотосистемы I не наблюдалось. Таким образом, по-видимому, именно изменения транспирации вносят основной вклад в возрастание теплового повреждения фотосистемы II после распространения ЭС [Sukhov et al., 2015], хотя, вероятно, это не единственный механизм [Surova et al., 2016 a].

По-видимому, снижение транспирации при нагреве имеет и защитное значение на уровне целого растительного организма, что подтверждается результатами о меньшем подавлении ростовых процессов при действии высокой температуры на целое растение после распространения ЭС [Sukhov et al., 2015]. При этом важно отметить, что наши новые результаты [Сурова и др., 2018] показывают, что динамика и даже направленность вызванных ЭС изменений транспирации может существенно зависеть от влажности воздуха: выраженное снижение транспирации наблюдается при низкой влажности воздуха и некоторое возрастание происходит при высокой влажности воздуха. По-видимому, такие результаты отражают существование различных оптимальных стратегий адаптации к повышенной температуре при разном уровне влажности: при низкой влажности первоочередной задачей становится сохранение воды растением, а при высокой – такое сохранение менее критично.

Так как ЭС способствуют повреждению фотосистемы II с целью сохранения фотосистемы I (в частности, за счет меньшей продукции активных форм кислорода) [Sukhov, 2016], то логично предположить, что электрические сигналы должны

одновременно способствовать ускоренному восстановлению поврежденных фотосистем. В настоящее время небольшой эффект восстановления был выявлен только для фотосистемы I [Surova et al., 2016a]. В то же время было показано, что распространение ЭС приводит к существенному возрастанию содержания АТФ в листьях растения [Surova et al., 2016b], при этом известно, что АТФ играет ключевую роль в репарации фотосинтетического аппарата после повреждения [Allakhverdiev et al., 2005, 2008]. Таким образом, можно предположить, что вызванное ЭС увеличение энергизации листьев растения также способствует выживанию растения после действия повышенной температуры.

Полученные результаты оставляют открытым еще один важный вопрос – о значимости положительного влияния электрических реакций на фотосинтез в условиях более слабого нагрева, который является при этом более типичным для естественных условий. В связи с этим важен результат [Vodeneev et al., 2018], показывающий, что распространяющиеся ЭС могут возникать не только при резком и значительном повышении температуры (ожог), но и при более плавном увеличении температуры до умеренно повышенных величин (нагрев). Это показывает, что ЭС могут играть определенную роль в адаптации к высоким температурам не только в экстремальных условиях (например, лесной пожар), но и в гораздо более распространенных ситуациях (например, сильная летняя жара). При этом наши дополнительные экспериментальные результаты показывают [Sukhov et al., 2017], что местные электрические ответы, сходные по своим параметрам с распространяющимися ЭС, могут возникать даже при очень умеренном нагреве (в некоторых случаях – при нагреве до 30 °С). Параметры таких местных реакций положительно связаны с устойчивостью фотосинтетических процессов в повышенной температуре, что, по-видимому, обусловлено положительным влиянием электрических ответов на теплоустойчивость фотосинтетического аппарата растений.

В целом, полученные результаты показывают, что электрические реакции играют существенную роль в повышении теплоустойчивости фотосинтетических процессов и растения в целом. При этом в случае относительно умеренного повышения температуры на теплоустойчивость фотосинтеза влияют скорее местные реакции, возникающие в зоне действия температурного фактора. А в случае значительного повышения температуры на отдельных участках растения происходит распространение ЭС по растительному организму и формируется уже системный ответ растения на высокую температуру. Возможно, что с эволюционной точки зрения первый механизм, связанный с локальными электрическими сигналами, отражал скорее адаптацию к относительно частым и относительно умеренным случаям повышения температуры (например, дневной пик жары летом). Второй же механизм, связанный с распространением ЭС и формированием системного ответа на уровне целого растения, функционировал скорее при развитии экстремальных ситуаций (лесной пожар или, возможно, аномально высокая жара).

Работа была выполнена при финансовой поддержке РФФИ № 18-34-00637 мол_а.

Литература

Ретивин В.Г., Опритов В.А., Федулina С.Б. Преадаптация тканей стебля *Cucurbita pepo* к повреждающему действию низких температур индуцированная потенциалом действия // Физиология растений. – 1997. – Т. 44. – С. 499–510.

Ретивин В.Г., Опритов В.А., Лобов С.А., Тараканов С.А., Худяков В.А. Модификация устойчивости фотосинтезирующих клеток к охлаждению и прогреву после раздражения корней раствором KCl // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, № 5. – С. 790–798.

Сулова Л.М., Шерстнева О.Н., Мысягин С.А., Воденев В.А., Сухов В.С. Влияние локального повреждения на транспирацию листьев гороха при различной влажности воздуха // Физиология растений. – 2018. – Т. 65 (в печати).

Allakhverdiev S.I., Kreslavski V.D., Klimov V.V., Los D.A., Carpentier R., Mohanty P. Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis // *Photosynth. Res.* – 2008. – V. 98. – P. 541–550.

Allakhverdiev S.I., Nishiyama Y., Takahashi S., Miyairi S., Suzuki I., Murata N. Systematic analysis of the relation of electron transport and ATP synthesis to the photodamage and repair of photosystem II in *synechocystis* // *Plant Physiol.* – 2005. – V. 137. – P. 263–273.

Fromm J., Lautner S. Electrical signals and their physiological significance in plants // *Plant, Cell and Environ.* – 2007. – V. 30. – P. 249–257.

Gallé A., Lautner S., Flexas J., Fromm J. Environmental stimuli and physiological responses: the current view on electrical signaling // *Environmental and Experimental Botany.* – 2015. – V. 114. – P. 15–21.

Krupenina N.A., Bulychev A.A. Action potential in a plant cell lowers the light requirement for non-photochemical energy-dependent quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta.* – 2007. – V. 1767. – P. 781–788.

Pavlovic A., Slovakova L., Pandolfi C., Mancuso S. On the mechanism underlying photosynthetic limitation upon trigger hair irritation in the carnivorous plant Venus flytrap (*Dionaea muscipula* Ellis) // *J. Exp. Bot.* – 2011. – V. 62. – P. 1991–2000.

Sukhov V., Surova L., Sherstneva O., Vodeneev V. Influence of variation potential on resistance of the photosynthetic machinery to heating in pea // *Physiol. Plant.* – 2014. – V. 152. – P. 773–783.

Sukhov V., Surova L., Sherstneva O., Bushueva A., Vodeneev V. Variation potential induces decreased PSI damage and increased PSII damage under high external temperatures in pea // *Funct. Plant Biol.* – 2015. – V. 42. – P. 727–736.

Sukhov V. Electrical signals as mechanism of photosynthesis regulation in plants // *Photosynthesis Research.* – 2016. – V. 130(1-3). – P. 373–387.

Sukhov V., Gaspirovich V., Mysyagin S. and Vodeneev V. High-Temperature Tolerance of Photosynthesis Can Be Linked to Local Electrical Responses in Leaves of Pea // *Front. Physiol.* – 2017. – V. 8. – Article 763.

Surova L., Sherstneva O., Vodeneev V., Katicheva L., Semina M., Sukhov V. Variation potential-induced photosynthetic and respiratory changes increase ATP content in pea leaves // *J. Plant Physiol.* – 2016 a. – V. 202. – P. 57–64.

Surova L., Sherstneva O., Vodeneev V., Sukhov V. Variation potential propagation decreases heat-related damage of pea photosystem I by two different pathways // *Plant Signaling & Behavior.* – 2016 b. – V. 11 (3). – Article e1145334.

Vodeneev V., Mudrilov M., Akinchits E., Balalaeva I., Sukhov V. Parameters of electrical signals and photosynthetic responses induced by them in pea seedlings depend on the nature of stimulus // *Functional Plant Biology.* – 2018. – doi: 10.1071/FP16342 (in print).

**ANALYSIS OF THE INFLUENCE OF ELECTRICAL SIGNALS
ON THE PHOTOSYNTHETIC MACHINERY RESISTENCE OF PISUM SATIVUM
UNDER THE ACTION OF ADVERSE ENVIRONMENTAL FACTORS**

L.M. Surova, O.N. Sherstneva, V.S. Sukhov

National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Nizhny
Novgorod, Russia, *lybovsurova@mail.ru*

Abstract. The report summarizes the results of studies on the influence of propagating electrical signals (ES) on the resistance of the higher plant (for example, peas) to the action of adverse factors (for example, high temperature). It is shown that ES reduces the activity of photosynthetic processes, thereby increasing the resistance of the photosystem I. At the same time, changes in transpiration caused by ES increase the thermal damage of the photosystem II, which also contributes to the protection of the photosystem I.

Keywords: *transpiration, resistance, photosynthesis, electrical signals*