

УДК 581.14:577.17

Климачев Д.А., Кузнецова С.А., Старикова В.Т.
Московский государственный областной университет

ИЗМЕНЕНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СОЛЕВОГО СТРЕССА*

D. Klimachev, S. Kuznetsova
Moscow State Regional University

CHANGE OF INTENSITY OF BREATH OF PLANTS IN THE CONDITIONS OF SALT STRESS

Аннотация. Факторы среды могут существенно влиять на интенсивность и характер протекания биолого-физиологических процессов. Активная реакция живой системы на экстремальный фактор обеспечивается процессами регуляции разнообразной степени сложности, сформировавшимися в процессе эволюции. В ряде работ убедительно показано, что у растений под действием различных неблагоприятных факторов, как правило, развивается особое состояние – фитостресс. К важнейшим стресс-факторам, лимитирующим рост и продуктивность растений, относится разный уровень солености почв.

Ключевые слова: солевой стресс, дыхательный метаболизм, солеустойчивость.

Abstract. Factors of environment can essentially influence intensity and character of course of biologically-physiological processes. Active reaction of live system to the extreme factor is provided with processes of regulation of various degree of the complexity, generated in the course of evolution. In a number of works it is convincingly shown that at plants under the influence of various adverse factors the special condition – phytostress, as a rule, develops. To the major stresses-factors limiting growth and efficiency of plants, different level of salinity of soils concerns.

Key words: salt stress, respiratory metabolism, stability to action of salts.

Жизнеспособность растений тесно связана с интенсивностью дыхания. При дыхании происходит расщепление углеводов и синтез важнейших биологических веществ, ответственных за ростовые процессы. Интенсивность дыхания в процессе жизнедеятельности растений может изменяться под действием внешней среды. Показано, что засоление нарушает нормальное течение основных метаболических процессов, и, в первую очередь, энергообмен растений, основная роль в котором принадлежит дыханию [5; 9]. Вместе с тем литература по изучению действия засоления на интенсивность дыхания у растений содержит довольно противоречивые данные. Так, в одних работах показано стимулирование дыхания у растений под влиянием солей [6; 8], а в других – снижение интенсивности дыхания [3]. По-видимому, это связано с различным влиянием засоления на качество дыхательного процесса. Согласно литературным данным, действие солей на интенсивность дыхания наиболее отчетливо проявляется в момент наклевывания семян [11], в фазе кущения [2]. Так, результаты опытов свидетельствуют о том, что засоление NaCl (конц. 0,1 М) подавляет поглощение кислорода на 35-55% [11]. Алешиным Е.П. показано, что в фазу кущения риса интенсивность дыхания снижается на 40%, тогда как в фазу выхода в трубку – на 15% [2].

Дальнейшие исследования показали видовые и сортовые различия в реакции растений к действию солей. Иванова Т.И. с соавт. отмечают, что в одинаковых условиях засоления дыхание и величина дыхательных затрат растений с C₄-типом фотосинтеза метаболизма боль-

* © Климачев Д.А., Кузнецова С.А., Старикова В.Т.

ше, чем у растений с C_3 -типом [4]. В работах Кун И показано, что при концентрации NaCl 1,0% интенсивность дыхания сорта пшеницы, чувствительного к засолению Longchem 13, в 3 раза превышала этот показатель солеустойчивого сорта 89122 [7]. Алешин Е.П. отмечает угнетение интенсивности дыхания через сутки при конц. NaCl 0,1 М у неустойчивых сортов риса, тогда как активность дыхания солеустойчивых сортов остается на уровне контроля [2]. Тур Н.С. отмечает снижение интенсивности дыхания семян неустойчивых сортов риса, тогда как устойчивые сорта характеризовались некоторым усилением процесса [11].

Существенным является также и продолжительность воздействия солей [1; 6]. Установлено ингибирование дыхания у проростков ячменя, фасоли, кукурузы при длительном воздействии NaCl в низкой концентрации (0,01 М NaCl), тогда как краткосрочное действие этой концентрации вызывало усиление интенсивности дыхания [6]. Аналогичные данные получены Алешиным Е.П. на хлопчатнике и пшенице [2].

При изучении концентрационной зависимости часто наблюдается двухфазное изменение дыхания: при умеренном засолении дыхательная активность повышается по отношению к контролю, а при сильном – снижается [6, 8].

Согласно гипотезе Лундегарда, «солевое» дыхание в противоположность «основному» дыханию обнаруживается только при действии солей. Он рассматривал «солевое» дыхание как дыхание, катализируемое системой цитохромов. В отличие от Лундегарда, в настоящее время стимуляция поглощений кислорода растениями при действии солей связывается со специфическими K^+ , Na^+ , АТФ-азами. При этом предполагается, что в результате активации АТФ-азы натрием и калием происходит расщепление АТФ на АДФ и P_n . Образовавшийся АДФ опять включается в дыхательную цепь и способствует контролю дыхания у растений. Следует, однако, отметить, что имеются трактовки, принципиально отличающиеся от указан-

ных. При этом стимуляция дыхания является результатом разобщения окисления и фосфорилирования. В результате чего освободившееся от фосфорилирования дыхание протекает с большей скоростью. В результате такого ускорения дыхания при действии солей через определенное время все компоненты дыхательной цепи переходят в окисленное состояние. При этом более опасным для аэробной клетки растений является то, что реакция переноса энергии меняет свое направление и из поставщиков АТФ превращается в его потребителей в результате активации АТФ-азы. На основании этого Касумов Н.А. выдвинул предположение, что в растительном организме под влиянием солей наступает «энергетический голод», что является основной причиной развития различных патологических реакций [6].

Как уже упоминалось, ряд авторов отмечали ингибирование дыхания в условиях солевого стресса [1; 3; 8]. Одновременно с этим показано уменьшение образования АТФ [7]. Исходя из того, что дыхание является глубоко интегральным процессом многоступенчатых ферментативных превращений субстратов дыхания, они связывают дыхание с угнетением деятельности окислительных ферментов, в частности терминальных оксидаз [3]. Данные проведенных исследований показали, что в процессе прорастания семян на засолении наблюдаются изменения в деятельности ряда терминальных оксидаз: цитохромоксидазы, полифенолоксидазы, аскорбатоксидазы и флавоновых оксидаз. Так, в условиях засоления резко снижается часть дыхания в проростках ячменя, которая обусловлена деятельностью цитохромоксидазы. Угнетение активности этого фермента возрастает с увеличением концентрации NaCl. Активность полифенолоксидазы в проростках подсолнечника на растворах небольших концентраций NaCl (0,9%) на 3-6 день прорастания несколько выше, чем в контроле, однако к 9-му дню активность полифенолоксидазы в опытных растениях резко понижается. Деятельность аскорбатоксидазы в опытных проростках также подвержена некоторым из-

менениям. Так, результаты опытов показали, что активность аскорбатоксидазы опытных проростков, особенно на растворах высоких концентраций NaCl (2,3%), понижается по сравнению с контролем. Характерным для проростков, вегетирующих в условиях засоления, оказалось повышение активности флавоновых оксидаз. Авторы связывают такие изменения в деятельности ферментов, участвующих в завершающих этапах биологического окисления, в первую очередь с нарушением деятельности митохондриального аппарата в условиях засоления [3].

В условиях засоления на митохондрии, как и на целые клетки, действует 2 фактора – токсический и осмотический. В ряде работ [1; 7] отмечено ингибирующее действие солей на дыхательную активность митохондрий, причем оно обусловлено в основном токсическим действием. Засоление NaCl вызывает существенные сдвиги в окислительной и фосфорилирующей активности митохондрий, что приводит к снижению энергетической эффективности дыхания. Показано, что при засолении митохондрии растений накапливают ионы Cl⁻ и Na⁺, которые связаны лабильно, вследствие чего Cl⁻ вымывается практически весь, а Na⁺ – на 75%. Вместе с тем рядом других исследователей показано, что митохондрии являются весьма устойчивыми к действию солеорганеллами и в связи с высокой осмоустойчивостью в их архитектонике у растений при засолении не обнаруживаются каких-либо морфологических изменений [10].

При изучении дыхательного метаболизма прорастающих в условиях засоления семян была осуществлена попытка выявить качественные особенности оксидотического процесса у проростков. Результаты исследований показали, что под влиянием солей в проростках ячменя и подсолнечника происходят значительные изменения в соотношении начальных путей дыхания. Данные показывают, что в условиях засоления NaCl в прорастающих семенах усиливается доля гексозомонофосфатного пути дыхания, и уменьшается распад дыхательного субстра-

та по гликолитическому [3]. При угнетении гликолиза в дыхании семян, прорастающих в условиях засоления, уменьшается образование АТФ в цикле Кребса и, соответственно, снижается энергетическое снабжение тканей. Ряд авторов связывают усиление гексозомонофосфатного пути с возникновением необходимости ускорения высвобождения энергии, и в дыхании растений происходит переключение путей окисления на менее производительный по выходу энергии, но более быстрый по времени [9].

В работах Кун И в условиях засоления NaCl на сортах гороха показана активация альтернативного пути дыхания, не сопряженного с синтезом АТФ. С увеличением концентрации соли его вклад в дыхание листьев гороха увеличивается. При этом цитохромный путь ослабевает [7].

Ослабление цитохромного пути на уровне целого листа приводит к уменьшению образования АТФ. Однако при засолении необходимы дополнительные затраты энергии для потока Na⁺ и биосинтеза осмотиков. Важность альтернативного пути заключается в том, что эта электронно-транспортная цепь от убихинона до воды не вызывает генерации трансмембранного потенциала и обходит 2 из 3 мест энергетического сопряжения, типичных для цитохромного пути. Фосфорилирующая способность на уровне НАД·Н-дегидрогеназы сохраняется, что позволяет образовываться небольшому количеству энергии. До некоторой степени альтернативный путь может компенсировать меньшее образование АТФ при ослаблении цитохромного пути [7].

Несмотря на то, что поток электронов через альтернативный путь в меньшей степени сопряжен с фосфорилированием по сравнению с цитохромным путем, он остается сопряженным с одним из трех мест фосфорилирования, что позволяет осуществляться реакциям цикла Кребса и синтезировать ключевые промежуточные продукты. Эти промежуточные продукты могут использоваться для «починки» или для образования растворенных веществ, таких, как пролин.

Дальнейшее изучение эффективности дыхания в условиях солевого стресса приводит к необходимости учитывать тот факт, что суммарное дыхание состоит из разных функциональных составляющих (дыхание роста, дыхание транспорта, дыхание поддержания), по-разному реагирующих на стресс. В условиях стресса общее дыхание может быть снижено за счет выпадения дыхания роста, тогда как дыхание поддержания возрастает. Большая степень увеличения дыхания поддержания является признаком устойчивости вида. Рассматривая дыхательную цену произрастания растений в условиях засоления, Семихатова О.А. с соавторами пришли к выводу, что солеустойчивость – свойство целого организма. Повышенное дыхание галогликофитов, которые растут на слабозасоленном субстрате, по сравнению гипергликофитами, адаптированными к произрастанию при высоком содержании солей, свидетельствует о том, что галогликофиты испытывают стресс, «в борьбе» с которым неизбежно увеличиваются дыхательные затраты [9].

Таким образом, в условиях засоления субстрата интенсивность дыхания зависит от ряда факторов, важными из которых являются продолжительность засоления, концентрация, сортовые различия растений.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Аббасова З.И., Касумов Н.А. Активность митохондрий у различных по солеустойчивости растений в норме и при действии солей // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений, Тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума. Ташкент, 17-19 сентября 1986 г.
2. Алешин Е.П., Воробьев Н.В., Журба Т.П. Формирование элементов структуры урожая риса в условиях засоления при разной густоте стояния растений // Агрехимия. 1986. №7. С. 68-73.
3. Горис И.Я. Дыхание и фосфорный обмен семян, прорастающих в условиях разнокачественного засоления / Автореф. диссерт....кандидата биологических наук. Владивосток, 1967.
4. Иванова Т.И., Юдина О.С. Дыхательный газообмен некоторых представителей галофитной флоры Араратской долины // Физиология растений. 1992. Т. 39. Вып. 5. С. 996-1001.
5. Иванова Т.И., Юдина О.С. Дыхательный газообмен некоторых представителей галофитной флоры Араратской долины // Физиология растений. 1992. Т. 39. Вып. 5. С. 996-1001.
6. Касумов Н. А. О механизме действия экстремального засоления среды на растения // К изучению резистентности растений при экстремальных воздействиях среды (Сборник научных трудов). Баку, 1982. С. 46-49.
7. Кун И., Чжоу Г., Би Ю., Лян Х. Физиологические характеристики и альтернативный путь дыхания у двух сортов пшеницы, различающихся по солеустойчивости // Физиология растений. 2001. Т. 48. №5. С. 692-698.
8. Малышев В.Ф. Интенсивность дыхания растений риса и содержание в них углеводов в зависимости от уровня азотного питания при засолении // Труды Кубанского сельскохозяйственного института. 1982. Вып. 210 (238). С. 144-147.
9. Семихатова О.А., Иванова Т.И., Юдина О.С. Дыхательная цена произрастания растений в условиях засоления // Физиология растений. 1993. Т. 40. №4. С. 558-562.
10. Структура и функции клеток. М.: Наука, 1970. 248 с.
11. Тур Н. С., Журба Т. П., Гурская О.Л. Изменение жирнокислотного состава зародышей семян риса, прорастающих в условиях засоления // Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции. Л., 1981. С. 99-100.