

УДК 581.14:577.17

**Кузнецова С.А.<sup>1</sup>, Климачев Д.А.<sup>2</sup>, Карташов С.Н.<sup>2</sup>, Старикова В.Т.<sup>2</sup>**<sup>1</sup> Московский медицинский колледж № 2<sup>2</sup> Московский государственный областной университет**ВЛИЯНИЕ ЗАСОЛЕНИЯ НА ПОКАЗАТЕЛИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ**

*Аннотация.* В условиях засоления NaCl происходят значительные изменения в структурной и функциональной организации хлоропластов. Изменяется уровень накопления пигментов, что, в свою очередь, приводит к изменению интенсивности фотосинтеза. Общее содержание и соотношение компонентов фотосинтетического аппарата, а также интенсивность протекания процесса определяются биологической природой растения, фазой его развития и концентрацией солей в почвенном растворе.

*Ключевые слова:* засоление, фотосинтез, хлорофилл, хлоропласт, фотосистема.

**S. Kuznetsova<sup>1</sup>, D. Klimachev<sup>2</sup>, S. Kartashov<sup>2</sup>, V. Starikova<sup>2</sup>**<sup>1</sup> Moscow College of Medicine № 2<sup>2</sup> Moscow State Regional University**EFFECT OF SALINITY ON PARAMETERS OF PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY OF PLANTS**

*Abstract.* Under conditions of the NaCl salinity, the structural and functional organization of the chloroplasts significantly changes. Variation in the level of accumulation of pigments, in turn, leads to a change in the rate of photosynthesis. The general content and the ratio of the components of the photosynthetic apparatus, and the intensity of the process are determined by the biological nature of the plant, the phase of its development and the concentration of salts in the soil solution.

*Keywords:* salinity, photosynthesis, chlorophyll, chloroplast, photosystem.

Факторы среды могут существенно влиять на интенсивность и характер протекания биолого-физиологических процессов. Важнейшим процессом, определяющим уровень энергетических ресурсов и метаболитов, необходимых для роста и поддержания структур в растительной клетке, является фотосинтез. В литературе имеются данные, касающиеся влияния факторов среды на различные стороны фотосинтеза [7; 16]. К важнейшим

© Кузнецова С.А., Климачев Д.А., Карташов С.Н., Старикова В.Т., 2014.

стресс-факторам, лимитирующим рост и продуктивность растений, относится засоление [8].

Отрицательное влияние засоления проявляется во всех физиологических процессах, однако, в разной степени. Изучение механизмов влияния высоких концентраций солей на фотосинтез в настоящее время является одним из актуальных вопросов эколого-физиологических исследований. Представляется, что устойчивость автотрофного организма, прежде всего, связана со способностью сохранять

фотосинтетические системы в активном функциональном состоянии [18].

В литературе показана различная степень влияния NaCl на интенсивность фотосинтеза многих растений [4; 19]. Изучение поглощения CO<sub>2</sub> дисками из листьев сахарной свеклы показало, что у опытных растений фотосинтез снижен на 10-20% как при измерении на инфракрасном газоанализаторе в токе воздуха, так и по поглощению <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>. Торможение видимого фотосинтеза, возможно, обусловлено увеличением суккулентности листьев и увеличением устьичного сопротивления, приводящих к уменьшению внутриклеточной концентрации CO<sub>2</sub> [20].

Согласно литературным источникам интенсивность фотосинтеза изменяется в зависимости от концентрации NaCl в почвенном растворе. В работах Г.В. Удовенко [18] показана различная чувствительность фотосинтеза к солевому стрессу при различных концентрациях CO<sub>2</sub>. Определение интенсивности фотосинтеза (при концентрации CO<sub>2</sub> равной 0,03%) показало его снижение у молодых листьев, тогда как по мере адаптации этот эффект сглаживался.

Несколько иная картина наблюдается в условиях обогащения газовой среды <sup>14</sup>C (CO<sub>2</sub>=1,0%). При этом у молодых и, что особенно важно, у взрослых растений, адаптированных к засолению, потенциальная интенсивность фотосинтеза понижена. Все свидетельствует о том, что в ходе адаптации к стрессовым условиям у растений возрастает степень мобилизации потенциального уровня интенсивности различных процессов, в том числе и фотосинтеза. Вследствие данного яв-

ления разница между потенциальной и реальной интенсивностью указанных процессов сокращается. Сходные данные получены при определении потенциальной скорости фотосинтеза семядолей всходов акации белой и сосны обыкновенной [21]. В ряде исследований [15] в условиях стресса у C<sub>3</sub>-растений показано изменение в фотосинтетическом метаболизме углерода, повышение доли первичных продуктов усвоения CO<sub>2</sub> (органических кислот и аминокислот). Также в некоторых работах показаны изменения в структурной организации хлоропластов.

При изучении морфологических изменений хлоропластов при различных концентрациях соли (2,9 атм) в клетке кукурузы выявлены нарушения связи между гранами, уменьшение их количества и размера с последующим исчезновением соединяющих ламелл. Такие изменения могут вызывать задержку оттока углеводов и накопление их в местах синтеза. При более сильном засолении (4,4-7,0 атм), вызывающем некрозы листьев, наблюдается уплотнение стромы и дисков гран. При этом в каждом хлоропласте присутствуют темные участки, заполненные крахмалом. Хлоропласты клеток мезофилла и обкладок проводящих пучков кукурузы, обладающие различной фотосинтетической активностью, в условиях засоления также изменяют ультраструктуру. Одновременно наблюдается разжижение и набухание стромы, в хлоропластах клеток обкладок крахмальные зерна занимают значительную часть, объем пластид увеличивается.

Морфологические изменения оргanelл зависят от степени солеустой-

чивости растений. Так, у менее устойчивого к NaCl гороха прекращение гранообразования в хлоропластах наблюдали при концентрации 2,9 атм, тогда как у томата – при 7,0 атм. Дальнейшее исследование функционирования хлоропластов показало, что в условиях засоления происходит снижение содержания РНК рибосом хлоропластов. В опытах по определению содержания рРНК хлоропластов гороха показано снижение ее количества у 10-дневных растений на 53,2 + 3,2 %. Отмечена четкая прямая корреляция между изменением содержания рРНК и количеством свободных рибосом в условиях засоления. Показана редукция рРНК на засоление в гомогенате листьев, что оказывает влияние на ее метаболическую активность. Указанные функциональные нарушения влекут за собой структурные изменения органелл – разрушение тилакоидной системы, уплотнение стромы, вакуолизацию пластид и деградацию хлоропластов [1; 5; 14]. Уменьшение размеров и числа хлоропластов растений при засолении, нарушение их внутренней организации в некоторой степени указывает на подавление синтеза белковой стромы, что, в свою очередь, отрицательно сказывается на биосинтезе и накоплении пигментов.

Исследования, касающиеся изучения влияния засоления на содержание хлорофилла, весьма противоречивы. По мнению некоторых авторов, содержание хлорофилла у растений при засолении среды снижается [17]. Согласно данным Л.В. Кахнович и др. [6], содержание хлорофилла в листьях картофеля снижается в условиях NaCl на 20-35 %. Аналогичные данные получены Б.А. Алиной с соавторами [1] на

ячмене и кукурузе. Интересно отметить, что у галофитов с засоленной почвы содержание хлорофилла в листьях значительно ниже, чем в отсутствие засоления [9]. В некоторых исследованиях уменьшение содержания хлорофилла отмечается только под влиянием высоких концентраций солей. При этом предполагается, что снижение количества хлорофилла в листьях связано с повышением содержания воды.

В работах Б.А. Рубина [13] показано подавление активности железосодержащих ферментов, ответственных за биосинтез хлорофилла. При этом имеются данные, что чувствительность хлорофилла «а» и «b» различна. Достоверно показано торможение накопления у конских бобов: хлорофилла «а» на 10%, а хлорофилла «b» – на 3%. Большая деградация хлорофилла «а» показана также в работах Б.П. Петренко [12]. Стабильность хлорофилла «b» может быть связана с более прочной связью этого пигмента со стромой хлоропластов. Однако в опытах с хрустальной травкой показана большая чувствительность хлорофилла «b». Уровень этого пигмента при концентрации 1,25 NaCl снизился на 43% к контролю, тогда как хлорофилла «а» – менее 7%. Уменьшение содержания зеленых пигментов можно рассматривать как фактор, снижающий интенсивность фотосинтеза.

В литературе имеются данные и о повышении уровня хлорофилла в условиях засоления субстрата. В исследованиях А.А. Мухамедова с соавторами [11] на листьях хлопчатника показано увеличение содержания как хлорофилла «а», так и «b» в начальные периоды роста проростков. Повышение содержания хлорофилла в условиях засо-

ления может быть связано с накоплением продуктов окисления углеводов – органических кислот цикла Кребса, продуктов гидролиза белков (глицин, пролин и др.), необходимых для синтеза этих пигментов. Благоприятным условием является также образование натриевых комплексов кадаверина и путресцина, которые могут активировать биосинтез хлорофилла.

Эффективность световой стадии фотосинтеза во многом определяется количеством поглощенных реакционными центрами ФС I и ФС II квантов света. Имеются единичные данные по влиянию засоления на формирование реакционных центров. С.Р. Аллахвердиевым с соавторами [3] в листьях молодого побега хны показано в первые сутки – торможение, а в последующие – снижение концентрации реакционных центров в хлоропластах.

Важным для световых реакций фотосинтеза является также эффективность миграции энергии между пигментами фотосистем, что в определенной мере характеризует отношение интенсивностей флуорисценции в максимумах полос 735 нм ( $I_{735}$ ) и 695 нм ( $I_{695}$ ). Показано, что с увеличением концентрации NaCl в почве у несолеустойчивой ежи сборной существенно снижается величина  $I_{735}/I_{695}$  (при 0,5%-ном засолении – на 18%; при 5,0%-ном засолении – на 27%) по сравнению с вариантом без засоления. У среднеустойчивого пырея среднего уменьшение составило 8% и 22%, соответственно. Обратная картина наблюдалась для устойчивого к засолению пырея удлиненного. При среднем уровне засоления (0,5%) величина  $I_{735}/I_{695}$  увеличивается на 11%, при сильном (0,5%) – близка к контролю.

Такой характер зависимости  $I_{735}/I_{695}$  от степени засоления почвы указывает на изменение соотношения квантов, поступающих на реакционные центры ФС I и ФС II. При среднем уровне засоления (0,5%) для несолеустойчивых растений происходит снижение относительного количества квантов, поступающих на ФС I. Для солеустойчивых указанная величина возрастает на 11%, что может быть результатом влияния ионов хлора на синтез белков фотосинтетической мембраны. Последнее в случае несолеустойчивых растений снижает эффективность световой стадии фотосинтеза, а в случае солеустойчивых растений – повышает. В листьях ячменя показано ухудшение энергетического взаимодействия между пигмент-белковыми комплексами фотосистем, уменьшение фотоактивного пула акцентов в реакционном центре ФС II [10].

В ряде работ показано влияние NaCl на различные типы фосфорилирования [2; 11]. В исследованиях влияния засоления на активность циклического и нециклического фотофосфорилирования выявлена двуфазность изменения активности синтеза и гидролиза АТФ [2]. У 10-дневных растений при 5-дневном засолении отмечено ингибирование синтеза АТФ при низкой освещенности за счет циклического фотофосфорилирования, при оптимальном освещении – за счет циклического и, главным образом, нециклического. У 15-дневных растений при 10-дневном засолении происходит стимуляция данного процесса за счет нециклического фотофосфорилирования при низкой освещенности и циклического – при интенсивном освещении растений. Это свидетель-

ствуется об адаптационных изменениях основных параметров энергетического обмена хлоропластов при длительном воздействии засоления.

А.А. Мухамедовым с соавторами [11] установлена взаимосвязь между влиянием засоления на содержание пластидных пигментов, возрастом проростков и фотохимической активностью хлоропластов хлопчатника. Показано, что изменение активности циклического фотофосфорилирования хлоропластов хлопчатника зависит как от продолжительности, так и от степени солевого воздействия. Так, у 6- и 9-дневных проростков при слабом и среднем засолении возрастает интенсивность циклического фотофосфорилирования по сравнению с контролем, тогда как при сильном – снижается. Высказывается предположение о возможной зависимости соотношения процессов фотосинтеза и фосфорилирования от целостности структуры хлоропластов. Следует отметить, что направленность этих процессов при деструкции хлоропластов может быть сдвинута. Так, в отличие от целых, у хлоропластов, лишенных оболочек, наблюдали резкое снижение активности циклического фосфорилирования.

Таким образом, в условиях засоления NaCl происходит значительные изменения в структурной и функциональной организации хлоропластов; изменяется уровень накопления пигментов, что, в свою очередь, приводит к изменению интенсивности фотосинтеза. Общее содержание и соотношение компонентов фотосинтетического аппарата, а также интенсивность протекания процесса определяются биологической природой растения, фазой

его развития и концентрацией солей в почвенном растворе.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Алина Б.А., Чернобай Н.П. Воздействие хлоридного засоления на состояние хлоропластов ячменя и кукурузы // Известия НАН Республики Казахстан. Серия биологическая и медицинская. – 1995. – № 5 (191). – С. 43–51.
2. Алина Б.В., Беймухашева Б.Г. Влияние засоления на реакции фотофосфорилирования хлоропластов растений // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений: тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума, Ташкент, 17-19 сентября 1986 г. – Ташкент: Фан, 1986. – С. 34.
3. Аллахвердиев С.Р., Четвериков А.Г. Фотосинтетическая деятельность растений хны в условиях засоления // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений: тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума, Ташкент, 17-19 сентября 1986 г. – Ташкент: Фан, 1986. – С. 21.
4. Журба Т.П., Воробьев Н.В. Влияние хлоридного засоления на метаболизм растений риса в онтогенезе // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений: тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума, Ташкент, 17-19 сентября 1986 г. – Ташкент: Фан, 1986. – С. 92.
5. Кабанов В.В., Ценов Е.И., Строгонов Б. П. Влияние NaCl на содержание и синтез нуклеиновых кислот в листьях гороха // Физиология растений. – 1973. – Т. 20 (вып. 3). – С. 466–472.
6. Кахнович Л.В., Дорошевич А.А. Влияние хлоридного засоления на фотосинтетический аппарат и биохимический состав клубней картофеля // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений: тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума, Ташкент, 17-19 сентября 1986 г. – Ташкент: Фан, 1986. – С. 22.

7. Климачев Д.А., Кузнецова С.А., Старикова В.Т. Изменение процесса фотосинтеза пшеницы в условиях засоления NaCl и обработки фитогормонами // Вестник МГОУ. Серия «Естественные науки». – 2012. – № 3. – С. 20–24.
8. 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 ( вып. 5). – С. 692–698.
9. Кушниренко М. Д. Адаптация растений к экстремальным условиям увлажнения (обзор). – Кишинёв: Штиинца, 1984. – 57 с.
10. Легенченко Б.И., Урбанович Т.А., Раскин В.И. Влияние ионов хлора на параметры флуоресценции хлорофилловых пигментов в листьях ячменя // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений: тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума, Ташкент, 17-19 сентября 1986 г. – Ташкент: Фан, 1986. – С. 35.
11. Мухамедов А.А., Сафаров К.С., Касымов А.К. Влияние засоления на фотосинтетическую активность хлоропластов хлопчатника // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений: тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума, Ташкент, 17-19 сентября 1986 г. – Ташкент: Фан, 1986. – С. 45.
12. Петренко А.В., Неведомская Г.В. Солеустойчивость фотосинтетического аппарата различных по продуктивности сортов ячменя // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений: тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума, Ташкент, 17-19 сентября 1986 г. – Ташкент: Фан, 1986. – С. 23.
13. Рубин Б.А. Физиология сельскохозяйственных растений. – М.: Высшая школа, 1971. – 372 с.
14. Строганов Б.П. Физиологические основы солеустойчивости растений. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – 366 с.
15. Тарчевский И.А. Метаболизм растений при стрессе (избранные труды). – Казань: Фэн, 2001. – 448 с.
16. Тарчевский И.А., Заботин А.И. Влияние температуры на фотосинтетический метаболизм углерода // Физиология растений. – 1964. – Т. 2 (вып. 2). – С. 232–239.
17. Удовенко Г.В. Устойчивость растений к абиотическим стрессам // Физиологические основы селекции растений. – СПб.: ВИР, 1995. – С. 293–346.
18. Удовенко Г.В. Продуктивность, фотосинтетическая деятельность и утилизация ассимилятов у зерновых культур при засолении почвы // Физиологические основы продуктивности растений и факторы внешней среды: сб. науч. тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции [Т. 149]. – СПб.: ВИР, 1993. – С. 132–136.
19. Удовенко Г.В., Журба Т.П. Реакция различных сортов риса на засоление почвы и густоту посева // Бюллетень ВИР им. Н. И. Вавилова. – 1983. – Вып. 132. – С. 20–23.
20. Шумилова А.А., Магомедов И.М. Влияние стимулирующих рост концентраций хлористого натрия на углеродный метаболизм // Физиологические и биохимические основы солеустойчивости растений: тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума, Ташкент, 17-19 сентября 1986 г. – Ташкент: Фан, 1986. – С. 29.
21. Эмад Эль Дин Тавдик Ахмед. Влияние засоления субстрата на фотосинтез и рост всходов древесных растений с гипокотиллярным прорастанием: автореф. дис. ... канд. с/х наук. – Воронеж, 1992. – 21 с.