

УДК 577.38:53.047:633.5.511:58.035

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕСПЕЦИФИЧЕСКОЙ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К НЕГАТИВНЫМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

И.Г. АХМЕДЖАНОВ, А.К. ТОНКИХ, М.М. ХАТАМОВ

*Национальный университет Узбекистана им. М. Улугбека
100174 Ташкент, ВУЗгородок
e-mail: iskakhm@mail.ru*

Приведен краткий обзор данных о развитии неспецифической устойчивости растений к вредным факторам среды и практических способах ее инициирования — закаливания растений. Представлены собственные данные авторов по развитию методов закаливания растений с помощью физических воздействий электромагнитными полями и красным светом.

Ключевые слова: хлопчатник, фитохром, красный свет, низкочастотные электромагнитные поля, неспецифическая устойчивость растений к фитопатогенам.

Предельные возможности приспособления растений к вредным факторам окружающей среды определяются их генотипом. Однако они не всегда используются в полной мере. Отсюда и значительный разброс по всхожести семян, скорости вегетативного роста, устойчивости к вредным факторам среды и в конечном итоге — по урожайности у разных растений одного вида и сорта. Поэтому одной из задач современной науки является изучение возможности повышения устойчивости растений к вредным факторам среды в пределах их генотипа.

Неблагоприятные факторы среды в последнее время часто называют стрессорами, а реакцию организма на любые отклонения от нормы — стрессом. Основоположник учения о стрессах Г. Селье под стрессом понимал «единую неспецифическую реакцию организма на повреждение любого характера» [13]. Он разработал учение о стрессах применительно к медицине и животному организму. Позже оно было перенесено на растительные организмы и даже получило название — стресс-физиология растений. Большинство реакций растений на стресс — неспецифические, т.е. это интегральный (единый) ответ растительного организма на повреждающее действие различной природы. Дискутируется вопрос о наличии небольшого количества и специфических ответов растений на конкретный вредный фактор.

Факторы, способные вызвать стресс у растений, можно разделить на три основные группы: а) физические — недостаточные или избыточные влажность, освещенность, температура, радиоактивное излучение, механические воздействия; б) химические — соли, газы, ксенобiotики (гербициды, инсектициды, фунгициды, промышленные отходы и др.); в) биологические — поражение возбудителями болезней или

вредителями, конкуренция с другими растениями, влияние животных, созревание плодов.

Применительно к растениям выделяют следующие три фазы стресса: 1) первичная стрессовая реакция; 2) адаптация; 3) истощение ресурсов надежности. Если при сильных воздействиях последняя фаза наступает и развивается быстро, то организм погибает. Однако, если сила стрессового фактора ослабевает, то у растения развиваются процессы восстановления первоначального состояния и некоторые исследователи предлагают дополнить триаду Селье еще одной фазой — фазой регенерации (реституции) [7, 12].

В первую фазу стресса в реакции на клеточном уровне на любой стрессовый фактор вовлекается следующая цепочка событий. Повышается проницаемость мембран, происходит деполяризация мембранного потенциала плазмалеммы. Это приводит к входу ионов Ca^{2+} в цитоплазму как снаружи из клеточных стенок, так и из внутриклеточных компартментов: вакуоли, эндоплазматического ретикулума, митохондрий, сопровождающемуся выходом калия из клетки. Ионы Ca^{2+} активируют много кальцийзависимых ферментов и процессов. Усиливается активность H^+ -помпы в плазмалемме (и, возможно, в тонопласте), однако H^+ -АТФаза не справляется со своей функцией, что ведет к закислению цитоплазмы. Ускоряется расход АТФ. Снижение рН цитоплазмы приводит к активации кислых гидролаз, в результате интенсифицируются процессы распада полимеров (белков, полисахаридов). Усиливается поглощение O_2 , развиваются свободнорадикальные реакции. Дыхание вначале активируется, затем ингибируется. Тормозится интенсивность фотосинтеза. Замедляется синтез «до стрессовых белков», ускоряется синтез ряда «стрессовых белков», из которых наиболее изучены белки теплового шока. Активируется сборка актиновых микрофиламентов и сетей цитоскелета, в результате чего возрастают вязкость и светорассеивание цитоплазмы. В результате распада полимеров повышается концентрация в цитоплазме аминокислот: пролина, аланина, аспартата, малата, а также моно- и дисахаридов, которые стабилизируют цитоплазму. Интенсифицируется синтез ингибирующих гормонов — этилена и АБК, замедляется синтез стимулирующих — ауксинов, цитокининов, гиббереллинов. В результате тормозятся процессы деления и роста клеток.

Таким образом, растительные организмы в отличие от животных в большинстве случаев реагируют на стрессор не активацией обмена веществ, а, наоборот, снижением своей функциональной активности [1, 7, 9, 11].

Во вторую фазу стрессовых реакций — фазу адаптации — у растений включаются главные механизмы адаптации [11, 12, 16, 17]. Они характеризуются замедлением гидролитических и катаболических реакций, интенсификацией процессов синтеза. При этом образовавшиеся в начале воздействия продукты распада способствуют «готовности» обмена веществ к перестройке. Так, накопленный пролин (его концентрация повышается в 100 раз) взаимодействует с поверхностными гидрофильными остатками белков и увеличивает их растворимость, защищая от денатурации. Пролин как осмотически активное вещество благоприятствует удержанию воды в клетке, что повышает жизнеспособность растений в условиях засухи, засоления, высокой температуры. Осмофильными свойствами обладает также осмотин. Продукты деградации гемицеллю-

лоз, пектиновых веществ — олигогликозиды — индуцируют синтез фитоалексинов, выполняющих защитную функцию при инфекционном поражении растений. Образующиеся при распаде органических азотистых соединений полиамины способствуют снижению проницаемости мембран, ингибированию протеазной активности, замедлению процессов пероксидного окисления липидов, регуляции рН. Происходит стабилизация мембран, в результате чего восстанавливается ионный транспорт. Повышаются активность функционирования митохондрий, хлоропластов, уровень энергообеспечения. Снижается генерация активных форм кислорода. Возрастает роль компенсаторных шунтовых механизмов, например, активизируется пентозофосфатный путь дыхания [1, 7, 9, 11].

Процессы в третью фазу зависят от общего состояния и устойчивости растения. Если сила стрессового фактора возрастает, а возможности противостоять им у растения исчерпываются, то развиваются процессы, приводящие в итоге к гибели растения. Это (по Селье) классическая фаза истощения ресурсов организма. Однако в случае ослабления стрессового фактора растение может восстанавливаться до первоначального состояния [7, 12].

Устойчивость растения к стрессовому воздействию зависит и от фазы онтогенеза. Наиболее устойчивы растения, находящиеся в покоем состоянии (в виде семян, луковиц и т.п.). Наиболее чувствительные — растения в молодом возрасте, в период появления всходов, так как в условиях стресса прежде всего повреждаются те звенья метаболизма, которые связаны с активным ростом. Затем по мере роста и развития устойчивость растений к стрессовым воздействиям постепенно возрастает вплоть до созревания семян. Однако период формирования гамет также является критическим, поскольку растения в это время высокочувствительны к стрессу и реагируют на действие стрессоров снижением продуктивности.

В невысоких дозах повторяющиеся стрессы способствуют закаливанию организма, причем во многих случаях показано, что закаливание по отношению к одному стрессовому фактору способствует повышению устойчивости организма и ко всем другим стрессорам [11]. Поэтому на практике пожалуй единственным способом повышения неспецифической устойчивости растений к вредным факторам является их закаливание. Оно основано на кратковременном стрессирующем воздействии на растение, чтобы в нем запустились все процессы, характерные для первых двух фаз развития стрессовой реакции, но вместо третьей фазы — истощения — развивались бы регенерационные процессы.

Наиболее простые методы закаливания разработаны для семян. Например, для повышения солеустойчивости к хлоридному засолению растений хлопчатника, пшеницы и сахарной свеклы семена этих растений достаточно обработать в течение 1 ч в 3 %-м растворе NaCl с последующим промыванием их водой (1,5 ч). Для повышения устойчивости к сульфатному засолению семена на 1 сут замачивают в 0,2 %-м растворе сульфата магния, для повышения устойчивости растений к кислым газам — в слабых растворах соляной и серной кислот. Засухоустойчивость растений повышают предпосевным замачиванием семян с последующим их высушиванием. Для повышения холодоустойчивости наклюнувшиеся семена теплолюбивых культур (огурцы, томаты, дыня и др.) в течение нескольких

суток выдерживают в чередующихся через 12 ч условиях низких (1–5 °С) и более высоких (10–20 °С) температур. Таким же способом можно закаливать и рассаду. Для закаливания вегетирующих растений разработаны более сложные многостадийные методы, включающие обработку ингибирующими фитогормонами, микроэлементами и т.д. [11].

Поскольку специфическая закалка против одного вредного фактора повышает устойчивость растений к другим вредным факторам, целью наших исследований была разработка простых, универсальных методов закаливания растений с помощью электромагнитных и световых физических факторов. Базовой идеей для этого направления послужил тот факт, что как при действии различных неспецифических вредных факторов на клетку [11], так и при действии электромагнитных полей [6] и регулирующих доз красного света [8] первым эффектом является повышение проводимости растительных мембран для основного внутриклеточного посредника — ионов Ca^{2+} .

Эксперименты по электромагнитному закаливанию семян хлопчатника проводили в вегетационных сосудах и на небольших делянках [14]. Оказалось, что обработка семян хлопчатника перед посевом импульсным низкочастотным электромагнитным полем (НЧ ЭМП, 4 Гц, 100–200 нТл) повышает солеустойчивость растений так же, как и предпосевное закаливание семян 3 %-м раствором NaCl. Согласно результатам экспериментов по предпосевной обработке семян хлопчатника красным светом (КС), после облучения семян КС в течение 5 мин люминесцентными лампами (590–660 нм, 15 Вт/м²) соле- и вилтоустойчивость растений повышалась [2, 4, 15]. Кроме того, электромагнитная закалка и предобработка КС семян хлопчатника приводила к уменьшению (в среднем в 2 раза) численности насекомых-вредителей на листьях опытных растений по сравнению с контрольными [5].

Одним из факторов, обеспечивающих устойчивость хлопчатника, являются анатомо-морфологические особенности структуры листьев растений, создающих естественный механический барьер на пути действия паразитов [10]. В этой связи мы исследовали влияние предпосевных обработок семян на такие анатомо-морфологические характеристики листьев хлопчатника сорта Орзу, как толщина верхней и нижней эпидермы, палисадной и губчатой паренхимы, общая толщина листа, количество устьиц на обеих его сторонах. Так как морфологические особенности листьев отражаются на их электрических характеристиках, параллельно были изучены некоторые электрические характеристики листьев [3].

Анатомо-морфологический анализ листьев хлопчатника показал, что после обработки семян как КС, так и НЧ ЭМП увеличивается общая толщина листовой пластинки за счет увеличения толщины эпидермального слоя и губчатой ткани. Фотостимулирование семян приводило к существенному возрастанию количества устьиц на обеих сторонах листовой пластинки. Как следует из анализа полученных данных изменения анатомо-морфологических параметров листа под действием КС и НЧ ЭМП не идентичны, что может указывать на несколько отличающиеся механизмы эффектов этих закаливающих факторов.

В результате изучения электропроводимости листьев хлопчатника сорта Орзу на частоте 1 кГц установлено, что у листьев растений из предобработанных КС и НЧ ЭМП семян изменяется электрическое со-

противление в соответствии с изменениями их анатомо-морфологических характеристик. Таким образом, этот простой метод измерения электрических параметров может заменить более сложный микроскопический метод для быстрой оценки состояния листа.

В целом доказано, что повышение устойчивости хлопчатника к насекомым-вредителям под действием предобработок семян КС и НЧ ЭМП можно объяснить изменением анатомо-морфологических характеристик листьев.

Предпосевная обработка семян ЭМП и КС применяется уже давно, и механизмы действия КС включают многочисленные специфические фитохром-регулируемые ответы растений, однако на основании наших исследований мы рассматриваем их, помимо прочего, и как неспецифические закалывающие стрессовые воздействия, способные повысить неспецифическую устойчивость растений к различным неблагоприятным факторам среды. Поэтому мы предлагаем ввести в практику растениеводства два этих «новых—старых» простых метода предпосевной закалки семян.

1. *Алехина Н.Д., Балнокин Ю.М., Гавриленко В.Ф.* Физиология растений. — М.: ИЦ «Академия», 2005. — 635 с.
2. *Ахмеджанов И.Г., Агишев В.С., Мавлонова С.А., Ташмухамедов Б.А.* Протекторная роль красного света при инфицировании хлопчатника возбудителем вертициллезного вилта // Узбек. биол. журн. — 2010. — № 6. — С. 4—7.
3. *Ахмеджанов И.Г., Клят В.П., Мавлонова С.А. и др.* Изменение структуры листьев хлопчатника в результате предпосевной обработки семян красным светом или электромагнитным полем // Вестн. Нац. ун-та Узбекистана. — 2011. — № 2. — С. 25—27.
4. *Ахмеджанов И.Г., Плеханова Л.С., Чечулина М.В., Злобина Т.В.* Регуляция устойчивости хлопчатника к засолению хлористым натрием при облучении семян красным светом // Докл. АН РУз. — 1993. — № 11. — С. 49—52.
5. *Ахмеджанов И.Г., Хамраев А.Ш., Быкова Е.А. и др.* Фотостимуляция семян как фактор контроля численности основных вредителей хлопчатника // Изв. вузов. Сер. химико-биол. науки. — 2002. — № 1. — С. 50—52.
6. *Бинги В.Н.* Магнитобиология. Эксперименты и модели. — М.: МИЛТА, 2002. — 592 с.
7. *Веселова Т.В., Веселовский В.А., Чернавский Д.С.* Стресс у растений. Биофизический подход. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1993. — 144 с.
8. *Волотовский И.Д.* Ca²⁺ и внутриклеточная сигнализация в растительной клетке. Роль Ca²⁺ в фитохромной трансдукции // Биологические мембраны. — 1998. — 15, № 5. — С. 573—587.
9. *Кузнецов Вл.В., Дмитриева Г.А.* Физиология растений. — М.: Высш. шк., 2006. — 742 с.
10. *Ле Дуен Анх.* Факторы устойчивости диких и культивируемых представителей рода *Gossypium* L. к хлопковой тле (*Aphis gossypium* Glov.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Ташкент, 1995. — 23 с.
11. *Полевой В.В.* Физиология растений. — М.: Высш. шк., 1989. — 464 с.
12. *Растения и стресс. Курс лекций.* — Екатеринбург: Изд-во Уральск. гос. ун-та, 2008. — 269 с.
13. *Селье Г.* На уровне целого организма. — М.: Наука, 1972. — 122 с.
14. *Тонких А.К., Раджабов З., Ахмеджанов И.Г.* Предпосевная электромагнитная закалка семян против засолённости // Тез. докл. Респ. науч.-прикл. конф. «Актуальные проблемы биологии, экологии и почвоведения». — Ташкент, 2008. — С. 121.
15. *Akhmedzhanov I.G., Chechulina M.V., Gussakovsky E.E.* The study of phytochrome dark conversion in damaged etiolated cotton seedlings. Effect of salt stress and red light illumination of seeds: Abstracts of papers presented at the annual meeting of the botanical society of Israel. 2 march 1995 // Israel J. Plant Sci. — 1995. — 43. — P. 167.
16. *Bohnert H., Nelson D., Jensen R.G.* Adaption to environmental stresses // Plant Cell. — 1995. — 7, N 2. — P. 328—336.
17. *Nagarajan S., Nagarajan Sh.* Abiotic tolerance and crop improvement // Abiotic stress adaptation in plants. — Dordrecht: Springer Science and Business Media B.V., 2010. — P. 1—14.

Получено 15.04.2015

ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ НЕСПЕЦИФІЧНОЇ СТІЙКОСТІ РОСЛИН ДО НЕГАТИВНИХ ЧИННИКІВ СЕРЕДОВИЩА

I.G. Akhmedzhanov, A.K. Tonkikh, M.M. Khatamov

Національний університет Узбекистану ім. М. Улугбека, Ташкент

Наведено короткий огляд даних про розвиток неспецифічної стійкості рослин до шкідливих чинників середовища і практичні способи її ініціювання — загартування рослин. Представлено власні дані авторів стосовно розвитку методів загартування рослин за допомогою фізичних впливів електромагнітними полями і червоним світлом.

PHYSIOLOGICAL PECULIARITIES OF NONSPECIFIC RESISTANCE OF PLANTS TO NEGATIVE FACTORS OF ENVIRONMENT

I.G. Akhmedzhanov, A.K. Tonkikh, M.M. Khatamov

M. Ulugbek National University of Uzbekistan
VUZgorodok, Tashkent, 100174, Uzbekistan

The review of data about development of nonspecific resistance of plants to harmful factors of environment and practical ways of it initiation — hardening of plants is presented. Original data on development of methods of the plant hardening by means of physical actions by electromagnetic fields and red light are presented.

Key words: cotton, phytochrome, red light, low-frequency electromagnetic fields, nonspecific resistance of plants to phytopathogens.