

ОБРАТИМОСТЬ ПОВРЕЖДЕНИЙ МЕМБРАН КЛЕТОК ЛИСТЬЕВ ПШЕНИЦЫ ПОСЛЕ КОМБИНИРОВАННОГО ДЕЙСТВИЯ ВОДНО-СОЛЕВОГО СТРЕССА

А.А. Иванов, А.А. Кособрюхов

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт фундаментальных проблем биологии Российской академии наук, Пущино, Россия, demfarm@mail.ru

Аннотация. Исследовали проводимость клеточных мембран и содержание малонового диальдегида в листьях пшеницы в условиях двойного водно-солевого стресса, а также возможность восстановления растений после окончания стрессового воздействия. Обнаружена прямая зависимость проводимости мембран от накопления МДА или степени развития окислительного стресса. При этом молодые листья обладали большей устойчивостью к стрессу по сравнению со старыми листьями.

Ключевые слова: стресс, проводимость мембран, малоновый диальдегид

DOI: 10.31255/978-5-94797-319-8-358-361

В последнее время наблюдается сокращение пахотных земель с достаточным водным снабжением, что сопровождается увеличением засоленности почвы и является одной из главных причин снижения урожайности сельскохозяйственных культур. В связи с этим, повышенное внимание уделяется сельскохозяйственным культурам, способным переносить экстремальные условия произрастания. В реальных условиях выращивания растений водный стресс неизбежно сопровождается солевым стрессом вследствие концентрирования солей при уменьшении содержания воды в почве. Нарушение водного режима растения при засухе и засолении приводит к развитию окислительного стресса и, в частности, к образованию малонового диальдегида (МДА) вследствие перекисного окисления липидов мембран клеток. Выяснение механизмов адаптации растений к стрессам, вызывающим снижение урожайности культур приобретает первостепенное значение. Одной из причин выживания растений в экстремальных условиях может быть высокая стабильность мембран клеток к действию повышенных концентраций ионов. Поэтому в наших экспериментах мы исследовали проницаемость мембран и содержание МДА в старых и молодых листьях проростков пшеницы с целью оценки стресс-устойчивости и возможности восстановления тканей, подвергнутых водному стрессу при различном содержании NaCl в почве.

В наших экспериментах растения пшеницы выращивали на хорошо отмытом песке в условиях полной влагоёмкости субстрата и при отсутствии минерального питания в течение 10 суток. Для опытов использовали два типа листьев, находящихся на разных стадиях онтогенетического развития: старые – закончившие рост, и молодые – активно растущие. Эксперимент начинали внесением в субстрат NaCl в различных концентрациях, после чего прекращали полив. В качестве контроля использовали вариант без добавления соли в условиях развивающейся засухи. По достижении влажности почвы около 5% возобновляли полив растений. Измерение проницаемости мембран (оценивая выход электролитов) и содержание МДА проводили согласно [Lutts et al., 1996].

С момента прекращения полива листья прекращали накапливать биомассу уже на следующий день проведения эксперимента во всех вариантах и при различных концентрациях NaCl [Ivanov, 2015]. В отсутствие стресса выход электролита всегда был несколько выше у молодых, чем у старых листьев. Присутствие NaCl в почвенном растворе вызывало увеличение выхода электролита, а, следовательно, и проницаемости

мембран клеток. Причём выход электролита увеличивался с продолжительностью воздействия стресса и был более выражен в старых, чем в молодых листьях. Однако проницаемость мембран клеток растений продолжительное время оставалась достаточно низкой даже в условиях пониженного содержания воды в почве в процессе развивающейся засухи, как в контроле, так и в вариантах с низким содержанием соли (0,05 – 0,1 М). Изменения проницаемости мембран начинали проявляться только при глубоком водном стрессе или при высоком (более 0,1 М) содержании соли в почве. Молодые листья, находящиеся в стадии активного роста, дольше сохраняли свою жизнеспособность во времени, в сравнение со старыми, окончившими рост органами. Однако в варианте с 0,1 М NaCl проницаемость мембран оставалась низкой даже при сильном обезвоживании тканей листьев. По-видимому, наличие в субстрате низких концентраций NaCl способствовало выживаемости растений во время засухи.

Повышенная стресс-устойчивость молодых листьев может быть тесно связана с репарационными возможностями растения после окончания стрессового воздействия. После возобновления полива растений, при концентрации соли в почве, не превышающей некоторый критический уровень (0,1 М) величина проницаемости мембран очень быстро восстанавливалась практически до исходного уровня. Причём способностью к восстановлению обладали только молодые листья. Старые листья вариантов H₂O, 0,05 и 0,1 М NaCl, несмотря на то, что сразу после возобновления полива способны были к восстановлению RWC, в дальнейшем всё равно погибали. При концентрации NaCl в почве выше 0,1 М растения подвергались сильному солевому стрессу, сопровождающемуся резким увеличением проницаемости мембран задолго наступления момента начала заметного влияния водного стресса. Растения этих вариантов уже не восстанавливались после прекращения действия засухи с началом полива (рисунок).

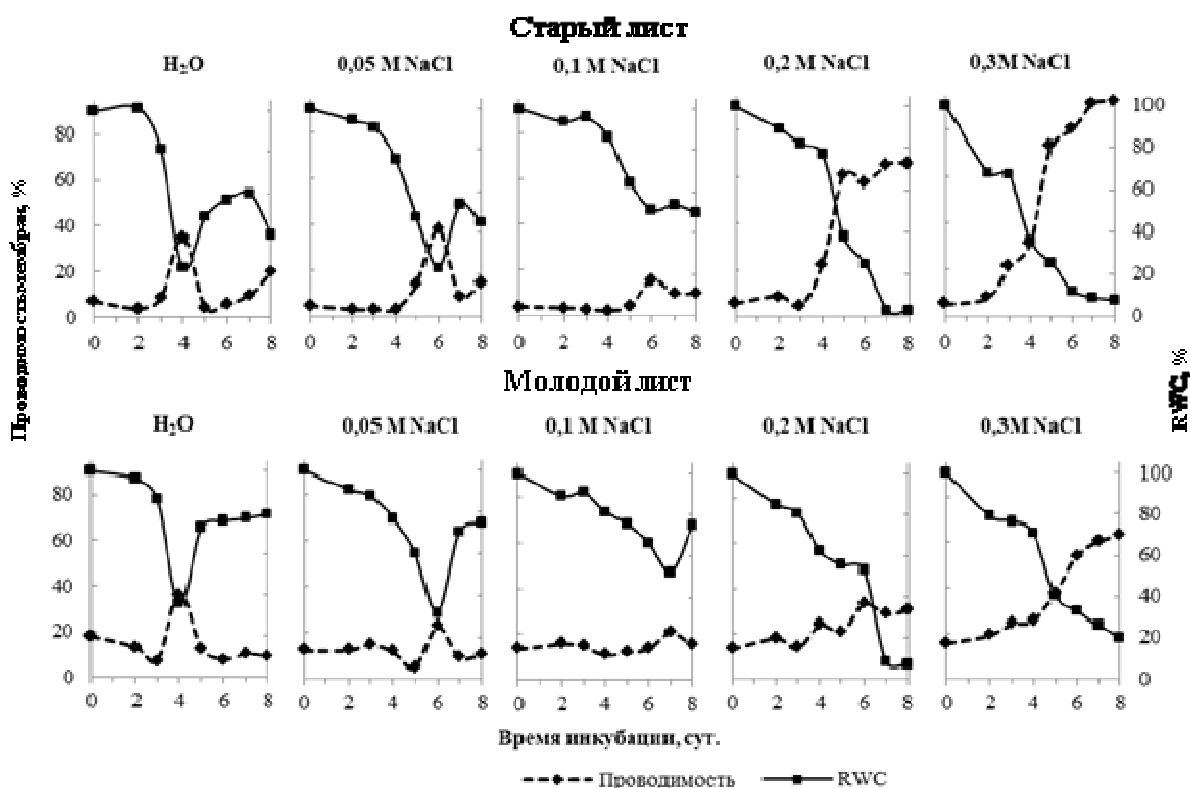


Рисунок. Зависимость между проводимостью мембран клеток и относительным содержанием воды в листьях при комбинированном водно-солевом стрессе.

Нами была обнаружена значительная положительная корреляция между концентрацией МДА и величиной выхода электролита. Эта зависимость была аналогичной как для старых, так и для молодых листьев, что указывает на прямую зависимость между образованием малонового диальдегида при перекисном окислении липидов и уровнем стабильности мембран клеток листьев.

Различия между старыми и молодыми листьями регистрировали на протяжении всего эксперимента даже в отсутствие стресса. Выход электролита и концентрация МДА были выше у старых листьев. В старых листьях во время водно-солевого стресса наблюдалось постепенное накопление МДА с пиком при наименьшей оводнённости тканей, в то время как в молодых листьях заметные изменения уровня МДА начинали происходить лишь при критическом падении RWC. С возобновлением полива концентрация МДА уменьшалась только в молодых листьях в вариантах до 0,1 М NaCl.

Характер метаболических модификаций, вызванных солевым стрессом, оказался похожим на естественные процессы старения, степень изменений которых может быть различной в зависимости от положения листа на растении. Различие свойств старых и молодых листьев можно объяснить тем, что накопление Na^+ и Cl^- при солевом стрессе происходит главным образом в самых старых листьях [Lutts et al., 1996]. Такая компартментализация определяет долгосрочный эффект засоления в листьях, обусловленный, главным образом, патологическими последствиями накопления токсических ионов. Данный эффект должен отличаться от первоначального снижения роста растения из-за ограничения подачи воды [Yeo et al., 1991].

Изменение проницаемости мембраны является одним из первых симптомов старения, вызванного стрессом. Действительно, значительное увеличение выхода электролита регистрировали в листьях после 8 дней воздействия стресса (рисунок). Следует отметить, что индуцированное NaCl сильное снижение стабильности клеточной мембраны напрямую не связано с уменьшением концентрации белка, связанного с мембраной [Lutts et al., 1996]. Высокая корреляция между значениями выхода электролита и МДА также подтверждает гипотезу о том, что изменение мембраны, зарегистрированное после кратковременного воздействия стресса, может быть приписано перекисному окислению ненасыщенных жирных кислот, а не к мембранным белкам.

Согласно нашим предыдущим исследованиям [Иванов, 2013; Ivanov, 2015], при водном стрессе в клетках растений накапливаются большие количества осмотически активных веществ, например, пролина. По нашим данным, в варианте с отсутствием соли в почве в процессе развивающейся засухи пролин синтезировался лишь в незначительных количествах и только при сильном обезвоживании тканей листа. Не исключено, что наблюдаемый синтез пролина связан с увеличением концентрации малых количеств соли в клетке при сильном обезвоживании тканей. Присутствие даже незначительных количеств соли в почве значительно усиливает аккумуляцию пролина, который начинает синтезироваться ещё до достижения точки устойчивого завядания листьев. При этом в молодых листьях синтез пролина происходил значительно активнее, чем в старых.

С началом полива количество пролина быстро уменьшается. Однако восстановление оводнённости и функциональной активности наблюдалось только у листьев, находящихся до стрессового воздействия в фазе активного роста. Закончившие рост старые листья не восстанавливались. Эти процессы были характерны только для вариантов с концентрацией NaCl в почве, не превышающей 0,1 М до начала эксперимента. В вариантах с 0,2 – 0,3 М NaCl инициация синтеза пролина происходила задолго до начала отрицательного действия водного стресса. Однако, несмотря на накопление значительных количеств пролина, растения в этих условиях, по-видимому,

находились под действием сильного солевого стресса и быстро теряли функциональную активность.

Таким образом, учитывая наши предыдущие исследования, можно сделать вывод, что в отличие от закончивших развитие органов, листья, находящиеся в стадии активного онтогенетического роста, проявляли большую стресс-устойчивость к негативному действию засухи. Это выражалось в сохранении высокой функциональной активности фотосинтетического аппарата, поддержании водного баланса клеток, связанного с выработкой больших количеств пролина [Иванов, 2013], а также высоких репарационных возможностей тканей после прекращения стрессового воздействия. При этом функциональное восстановление тканей листа во многом может быть связано с быстрой репарацией мембран после повреждающего влияния стресса. Можно предположить, что стабильность клеточных мембран стрессированных тканей можно рассматривать в качестве показателя стресс-устойчивости растений. Совместное действие водного и солевого стрессов носит неаддитивный характер, что выражалось в нарушении линейности физиолого-метаболического ответа растения на равномерно усиливающееся стрессовое воздействие. Присутствие низких концентраций NaCl в среде выращивания оказывало парадоксально положительное влияние, увеличивая время выживания проростков пшеницы в условиях развивающейся засухи без серьезных изменений функциональной активности.

Литература

Иванов А.А. Совместное действие водного и солевого стрессов на фотосинтетическую активность листьев пшеницы разного возраста // Физиология и биохимия культурных растений. – 2013. – Т. 45, № 2, – С. 155–163.

Ivanov A.A. Response of wheat seedlings to combined effect of drought and salinity. Stress Responses in Plants. Mechanisms of toxicity and tolerance. – Springer International Publishing, 2015. – P. 159–199.

Lutts S., Kinet J.M., Bouharmont J. NaCl-induced senescence in leaves of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance // Annals of Botany. – 1996. – V. 78, No. 3. – P. 389–398.

Yeo A.R., Lee K.S., Izard P., Boursier P.J., Flowers T.J. Short- and long-term effects of salinity on leaf growth in rice (*Oryza sativa* L.) // Journal of Experimental Botany. – 1991. – V. 42. – P. 881–889.

REVERSIBILITY DAMAGE CELL MEMBRANES OF WHEAT LEAVES AFTER THE COMBINED ACTION OF WATER-SALT STRESS

A.A. Ivanov, A.A. Kosobryukhov

Institute of Fundamental Problems of Biology of the RAS, Pushchino, Russia,
demfarm@mail.ru

Abstract. The conductivity of cell membranes and the content of malondialdehyde in wheat leaves under conditions of double water-salt stress, as well as the possibility of plant recovery after stress exposure were studied. It was found a direct dependence of conductivity of the membranes from the accumulation of MDA or the degree of development of oxidative stress. At the same time the young leaves were more resistant to stress than old leaves.

Keywords: stress, membrane permeability, malondialdehyde