

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КАЛИЯ В СИСТЕМЕ ЦЕЛОГО РАСТЕНИЯ У ГАЛОФИТА *SUAEDA ALTISSIMA* (L.) PALL. В УСЛОВИЯХ ЗАСОЛЕНИЯ

Ю.В. Орлова¹, О.В. Майорова¹, Л.А. Халилова¹, Н.А. Мясоедов¹, О.И. Неделяева¹, Л.Г. Попова¹, Ю.В. Балнокин^{1, 2}

¹Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Россия, orl-jul@mail.ru

²Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова», Москва, Россия, balnokin@mail.ru

Аннотация. Измерено содержание K^+ , Na^+ и Cl^- в корне и листе, а также исследовано распределение элемента K^+ по тканям у галофита *Suaeda altissima* (L.) Pall. в условиях засоления. NaCl приводил к увеличению содержания ионов в корне. В листе содержание Na^+ и Cl^- при этом возрастало, а K^+ снижалось. Продемонстрировано дифференциальное распределение K в тканях органов и влияние засоления на распределение K^+ . Обсуждается физиологическая роль рециркуляции K^+ в системе целого растения у галофита в условиях засоления.

Ключевые слова: X-ray микроанализ, галофиты, солеустойчивость, *Suaeda altissima*

DOI: 10.31255/978-5-94797-319-8-584-588

Солеустойчивые растения в условиях почвенного засоления способны поддерживать концентрации Na^+ и Cl^- в цитоплазме клеток на нетоксическом уровне, составляющем несколько ммоль/л, а концентрации K^+ – на уровне 100-150 ммоль/л. Калий важен как для гликофитов, так и галофитов, поскольку участвует во многих физиологических процессах (прорастание семян, осморегуляция, регуляция устьичной проводимости, настические движения листьев, активация ферментов, загрузка и разгрузка сахаров во флоэме, транспорт нитратов, регуляция pH цитозоля, стабилизация мембранного потенциала, трафик белка в белок-запасующие вакуоли). Ионы калия также нужны для роста, развития и репродуктивных процессов. Засоление изменяет распределение K^+ в клетках, тканях и органах растений и нарушает баланс этого иона [Anschütz et al., 2014]. В условиях засоления наблюдается снижение концентрации K^+ в цитоплазме, что происходит за счет Na^+ -индуцированной деполяризации плазмалеммы, приводящей к оттоку K^+ через выходные селективные (KORC, SKOR) и неселективные (NORC) калиевые каналы, как в клетках корня, так и листьев [Shabala et al., 2014; Pottosin et al., 2014]. Na^+ в наружной среде конкурирует с K^+ за поглощение ион-транспортными белками (высокоаффинными калиевыми переносчиками АКТ, НАК/KUP, НКТ, низкоселективными K^+ -каналами (KIRC) и катионными каналами (NSCC или VIC). Такая конкуренция обусловлена сходством физико-химических свойств Na^+ и K^+ . Токсичность ионов Na^+ , по существу, обусловлена не возрастанием их концентрации в цитоплазме, а скорее снижением отношения K^+/Na^+ . Это отношение определяет метаболическую компетентность клетки и, в конечном счете, способность растения выживать на засоленной почве. Оптимальное отношение K^+/Na^+ в цитозоле поддерживается за счет ограничения накопления Na^+ и /или предотвращением потери K^+ клеткой. Для галофитов способность сохранять K^+ в цитоплазме, также как и для гликофитов, является важным элементом механизма солеустойчивости.

Цель настоящей работы состояла в исследовании распределения ионов Na^+ , K^+ и Cl^- в системе целого растения у галофита *Suaeda altissima* при разных концентрациях

NaCl в питательном растворе (ПР). Особое внимание было уделено K^+ , как иону, выполняющему множество важных физиологических функций и связи его распределения в растении с распределением Na^+ и Cl^- .

Растения *S. altissima* выращивали в условиях водной культуры в ПР Робинсона и Даунтона, в который добавляли NaCl в конечных концентрациях 3, 100, 250, 500 или 750 мМ. Для измерения общего содержания ионов в органах растений из корней и листьев, выращенных при разных концентрациях NaCl в ПР, получали водные экстракты, в которых измеряли содержание Na^+ и K^+ с помощью пламенного фотометра, а Cl^- титрованием ионами ртути. Распределение ионов по тканям корня изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа, совмещенного с рентгеноспектральным микроанализатором.

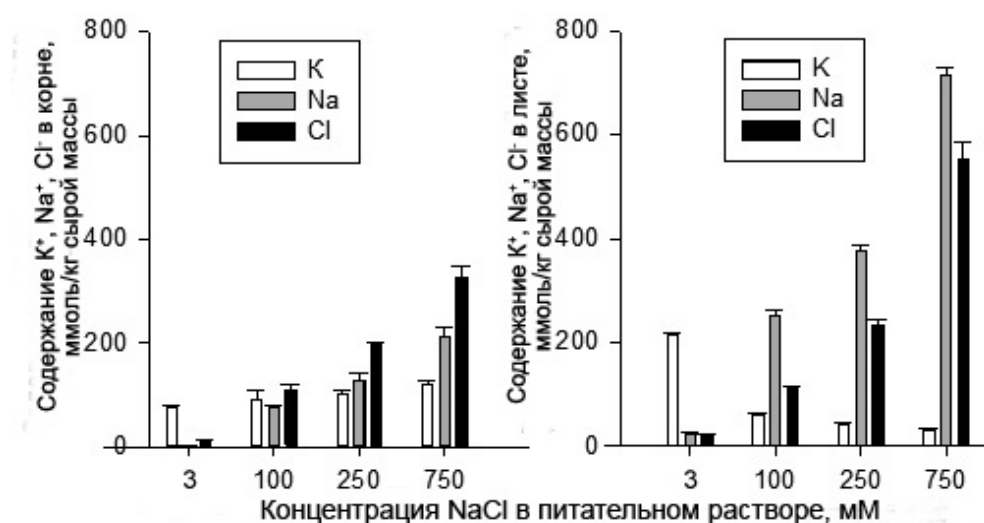


Рис. 1. Содержание ионов в органах *S. altissima* в условиях засоления.

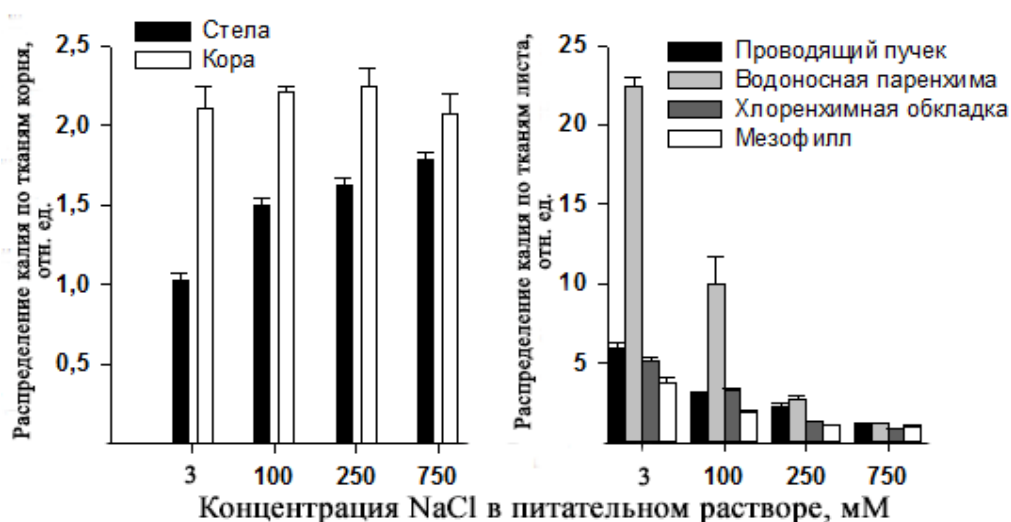


Рис. 2. Распределение калия в тканях органов *S. altissima* в условиях засоления.

При увеличении наружной концентрации NaCl от 3 до 750 мМ содержание K^+ в корнях *S. altissima* не только не снижалось, что обычно наблюдается у гликофитов в условиях засоления, но даже возрастало (рис. 1). Возрастание содержания этого иона в корнях сопровождалось его снижением в листьях. При повышении наружной

концентрации NaCl от 3 до 750 мМ содержание K^+ в корнях увеличилось на 40%, а в листьях оно снизилось в 5 раз. Увеличение уровня засоления в указанном выше диапазоне привело к многократному возрастанию содержания ионов Na^+ и Cl^- , как в корнях, так и в листьях (рис. 1). Следует отметить, что в корнях содержание Cl^- превышало содержание Na^+ , а в листьях, наоборот, содержание Na^+ было выше, чем содержание Cl^- при всех концентрациях NaCl в ПР.

Исследование поперечных срезов органов *S. altissima* с помощью сканирующего электронного микроскопа, совмещенного с рентгеноспектральным микроанализатором, выявило распределение элементов K^+ по тканям у этого растения (рис. 2). Увеличение концентрации NaCl в ПР не оказало влияния на распределение K^+ в наружной части корня (кора+эпидерма). Его относительное содержание в этих тканях было постоянным при всех уровнях засоления. Во внутренней части корня (центральный цилиндр) относительное содержание K^+ по мере повышения наружной концентрации NaCl монотонно возрастало и достигало максимального значения при 750 мМ NaCl в ПР. Элементное картирование отдельных клеток эпидермы, коры и центрального цилиндра корня показало, что K^+ преимущественно локализован в протопластах, а также в стенках и просветах сосудов ксилемы при всех наружных концентрациях NaCl.

Изучение распределения элементов в листьях *S. altissima* показало неравномерное распределение K^+ по тканям. При низких и умеренных концентрациях NaCl в ПР (3 и 100 мМ) самое высокое содержание этого элемента наблюдалось в водоносной паренхиме. Оно существенно превышало таковое в проводящем пучке, хлоренхимной обкладке и мезофилле. По мере повышения уровня засоления относительное содержание K^+ снижалось во всех тканях листа. За счет более резкого снижения содержания K^+ в водоносной паренхиме, чем в других тканях листа, различия в содержании K^+ между ними сглаживались. При 750 мМ NaCl в среде K^+ был практически равномерно распределен по тканям листа, а его относительное содержание было ниже, чем в корнях. Элементное картирование отдельных клеток тканей листа показало, что K^+ локализован преимущественно в протопластах клеток. Таким образом, при низких и умеренных концентрациях NaCl в ПР водоносная паренхима листа является основным депо для калия. По мере повышения уровня засоления, по-видимому, усиливается отток K^+ из листьев и, прежде всего, из клеток водоносной паренхимы в корни, где он накапливается в центральном цилиндре.

Встает вопрос, каков физиологический смысл перераспределения K^+ при засолении? *S. altissima* является соленакапливающим галофитом (эугалофитом), формирующим при засолении концентрационные градиенты ионов Na^+ и Cl^- в системе почва–корень–лист, что позволяет поддерживать ток воды из почвы в корень и далее в побег даже при низкой транспирации [Балнокин и др., 2005]. *S. altissima* относится к C_4 -растениям, у которых транспорт пирувата в хлоропласт требует наличие ионов Na^+ . Пируват является субстратом для синтеза фосфоэнолпирувата. Котранспорт Na^+ и пирувата осуществляется Na^+ /пируват симпортером BASS2 [Furumoto et al., 2011]. В отсутствие засоления значительный вклад в функцию регуляции осмотического давления в вакуолях клеток листьев вносят ионы K^+ , которые в этих условиях частично компенсируют недостаток Na^+ . С этим согласуется наличие в вакуолярной мембране нескольких изоформ катион/ H^+ антипортеров NHX со сродством к Na^+ или K^+ [McCubbin et al., 2014]. В условиях засоления потребность листьев в ионах K^+ , как осмотике, отпадает, и они заменяются ионами Na^+ . Отток K^+ в корень в этих условиях, по-видимому, важен для клеток корня не только для ослабления токсических эффектов Na^+ и Cl^- и регуляции их осмотического давления, но, возможно, связан с вовлечением K^+ в процессы дальнего транспорта ассимилятов. Известно, что загрузка сахарозы во флоэму в фотосинтезирующих тканях происходит при больших значениях градиента

электрохимического потенциала H^+ ($\Delta\mu H^+$) и, соответственно, при гиперполяризации ПМ. Разгрузка сахарозы, наоборот, осуществляется при низких значениях $\Delta\mu H^+$ и деполяризации ПМ [Geiger, 2011]. K^+ , обладающий наибольшей мембранной проницаемостью, по сравнению с другими ионами, может выступать в роли регулятора диффузионной составляющей электрического потенциала на мембране.

Другой вопрос, возникающий в связи с перераспределением K^+ в растениях *S. altissima* при засолении, связан с выяснением пути, по которому ионы K^+ транслоцируются из листа в корень. Известно, что ионы K^+ могут перемещаться из надземных органов в корень с флоэмным током. Рециркуляция K^+ возможна через флоэму с помощью АКТ2 [Wigoda et al., 2014]. Этот переносчик использует калий для загрузки сахарозы во флоэму в листе. Обратное пассивное поступление K^+ из ксилемы в клетки стелярной паренхимы корня возможно через селективный входной K^+ -канал KIRC, который активируется при гиперполяризации ПМ.

Сохранение K^+ в клетках и поддержание относительно высоких значений отношения K^+/Na^+ свидетельствуют о способности растения осуществлять ионный гомеостаз в условиях засоления. Рассчитанное по общему содержанию ионов отношение K^+/Na^+ в корнях при 750 мМ NaCl в ПР дало величину 0,5. Рентгеновский микроанализ показал, что K, преимущественно локализован в протопластах клеток коры, эпидермы и клеток центрального цилиндра корня. С учетом этого, реальные значения отношений K^+/Na^+ в протопластах клеток этих тканей должны иметь более высокие значения, чем рассчитанные по среднему содержанию этих элементов в корнях. Эффективное поддержание K^+ -баланса в клетках корня *S. altissima* по мере увеличения засоления может также объясняться особенностями функционирования ион-транспортирующих систем плазматической мембраны у этого галофита. В частности, высокая активность H^+ -АТФазы плазмалеммы клеток коры и эпидермы корня может скомпенсировать NaCl-индуцированную деполяризацию плазмалеммы и поддержать электрический потенциал на уровне, препятствующем потере ионов K^+ клеткой [Demidchik et al., 2010]. Высокая активность H^+ -АТФазы также обеспечивает выведение Na^+ из клетки с помощью Na^+/H^+ антипортера, что снижает концентрации этого токсического иона в цитоплазме и повышает в апопласте.

Литература

Балнокин Ю.В., Котов А.А., Мясоедов Н.А., Хайлова Г.Ф., Куркова Е.Б., Луньков Р.В., Котова Л.М. Участие дальнего транспорта Na^+ в поддержании градиента водного потенциала в системе среда–корень–лист у галофита *Suaeda altissima* // Физиология растений. – 2005. – Т. 52. – С. 549–557.

Anschütz U., Becker D., Shabala S. Going beyond nutrition: regulation of potassium homeostasis as a common denominator of plant adaptive responses to environment // J. Plant Physiol. – 2014. – V. 171. – P. 670–687.

Demidchik V., Maathuis F. Ion channels and plant stress responses. – Heidelberg: Springer, 2010. – P. 23–46.

Furumoto T., Yamaguchi T., Ohshima-Ichie Y., Nakamura M., Tsuchida-Iwata Y., Shimamura M. et al. A plastidial sodium-dependent pyruvate transporter // Nature. – 2011. – V. 476. – P. 472–475.

Geiger D. Plant sucrose transporters from a biophysical point of view // Molecular Plant. – 2011. – V. 4. – P. 395–406.

McCubbin T., Bassil E., Zhang S., Blumwald E. Vacuolar Na^+/H^+ NHX-Type antiporters are required for cellular K^+ homeostasis, microtubule organization and directional root growth // Plants. – 2014. – V. 3. – P. 409–426.

Pottosin I., Dobrovinskaya O. Non-selective cation channels in plasma and vacuolar

membranes and their contribution to K^+ transport // J. Plant Physiol. – 2014. – V. 171. – P. 732–742.

Shabala S., Pottosin, I. Regulation of potassium transport in plants under hostile conditions: implications for abiotic and biotic stress tolerance // Physiol. Plant. – 2014. – V. 151. – P. 257–279.

Wigoda N., Moshelion M., Moran N. Is the leaf bundle sheath a “smart flux valve” for K^+ nutrition? // J. Plant Physiol. – 2014. – V. 71. – P. 715–722.

PARTITION OF POTASSIUM IN WHOLE PLANT OF THE HALOPHYTE *SUAEDA ALTISSIMA* (L.) PALL. UNDER SALINITY

Y.V. Orlova¹, O.V. Majorova¹, L. A. Khalilova¹, N.A. Myasoedov¹, O.I. Nedelyaeva¹, L.G. Popova¹, Y.V. Balnokin^{1,2}

¹K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Moscow, Russia, orl-jul@mail.ru

²Federal State Budget Educational Institution of Higher Education M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia, balnokin@mail.ru

Abstract. The content of K^+ , Na^+ , Cl^- in roots and leaves of the halophyte *S. altissima* being under salinity was measured. The partition of the element K among *Suaeda* tissues was also investigated. NaCl resulted in an increase in the content of K^+ , Na^+ , Cl^- in the roots. In the leaves, the content of Na^+ , Cl^- increased, while K^+ decreased. The differential partition of K in the tissues of *Suaeda* organs and the effect of salinity on the K partition were demonstrated. The physiological role of K^+ recirculation in *S. altissima* whole plant under salinity is discussed.

Keywords: X-ray microanalysis, halophytes, salt tolerance, *Suaeda altissima*