

ИЗМЕНЕНИЯ АКТИВНОСТИ H^+ -АТФазы ПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МЕМБРАНЫ КАК СВЯЗУЮЩЕЕ ЗВЕНО МЕЖДУ ФОРМИРОВАНИЕМ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ И РАЗВИТИЕМ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ОТВЕТОВ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Обзор

© 2023 Е.М. Сухова, Л.М. Юдина, В.С. Сухов*

Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,
603022 Нижний Новгород, Россия; электронная почта: vssuh@mail.ru

Поступила в редакцию 22.06.2023

После доработки 05.09.2023

Принята к публикации 13.09.2023

Действие многочисленных неблагоприятных факторов окружающей среды на высшие растения является пространственно-неоднородным; это означает, что для развития системного адаптационного ответа необходима генерация и распространение стрессовых сигналов. Вызванные локальным действием стрессоров электрические сигналы (ЭС), которые представлены потенциалом действия, переменным потенциалом и системным потенциалом, играют важную роль в развитии быстрых физиологических изменений на уровне целого растения, включая фотосинтетические ответы. Развитие всех отмеченных электрических сигналов сопровождается изменениями активности H^+ -АТФазы, которая является основной системой электрогенного транспорта протонов на плазматической мембране. На основании литературных данных, представляется вероятным, что изменения активности H^+ -АТФазы и связанные с ними изменения вне- и внутриклеточного pH играют ключевую роль в формировании вызванной ЭС инактивации фотосинтетических процессов в интактных частях растений. Такая инактивация обусловлена как нарушением притока CO_2 в клетки мезофилла листа, вызванным защелачиванием апопласта и, возможно, закислением цитоплазмы, так и непосредственным влиянием закисления стромы и люмена хлоропластов на процессы световой и, возможно, темновой стадии фотосинтеза. Конечным результатом вызванной ЭС фотосинтетической инактивации является повышение устойчивости фотосинтетического аппарата к действию неблагоприятных факторов и вероятности выживания растения.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: высшие растения, электрические сигналы, потенциал действия, переменный потенциал, системный потенциал, H^+ -АТФаза, внутриклеточный pH, внеклеточный pH, фотосинтез.

DOI: 10.31857/S0320972523100068, EDN: OSZEJ

ВВЕДЕНИЕ

Растения существуют в нестабильной окружающей среде и могут быть подвержены действию неблагоприятных факторов, многие из которых действуют пространственно-неоднородно (например, избыточное освещение, высокие и низкие температуры, недостаток воды, биотическое поражение и многие другие).

Принятые сокращения: АФК – активные формы кислорода; ВП – переменный потенциал; ПД – потенциал действия; СП – системный потенциал; ЭС – электрические сигналы.

* Адресат для корреспонденции.

Вследствие этого у растений должны существовать системы «дальних» стрессовых сигналов, которые возникают в зоне локального действия стрессора и распространяются в интактные части растительного организма, вызывая адаптивные физиологические изменения. Электрические сигналы (ЭС) являются важной группой стрессовых сигналов, оказывающих влияние на широкий спектр физиологических процессов и приводящих к возмущению устойчивости растения к действию неблагоприятных факторов [1–7].

ЭС представляют собой обратимые и способные к распространению по растению изменения разности электрических потенциалов

на плазматической мембране, основным методом измерения которых является применение неполяризующихся электродов [1, 2]. При этом в случае внеклеточного отведения измерительные электроды контактируют с различными участками поверхности растения, что позволяет более эффективно исследовать распространение сигналов; в случае внутриклеточного отведения – измерительный электрод вводится внутрь растительной клетки, что позволяет более детально изучать параметры ЭС и их ионные механизмы.

Известно, что ЭС могут вызывать у высших растений стимуляцию экспрессии защитных генов (в частности, *pin1*, *pin2* и *vsp2*, участвующих в защите от насекомых [8, 9]), усиление продукции стрессовых фитогормонов (например, абсцизовой и жасмоновой кислот [10–12]), активацию дыхания [13–15], возрастание содержания АТФ в листьях [16], остановку потока ассимилятов во флоэме [17–19], изменения транспирации [20, 21], замедление ростовых процессов [22] и многие другие ответы. Роль ЭС в развитии подобных физиологических ответов подтверждается связью их параметров с характеристиками электрических сигналов [2, 6]. Такая роль дополнительно показана путем выявления индукции физиологических ответов при имитации генерации ЭС (обработка ингибиторами протонного транспорта или протонофорами) и подавления развития ответов при блокировании распространения сигнала локальным действием низких температур или азидом натрия на стебель [2, 6, 13, 23]. В частности, показано, что экспрессия защитных генов наблюдается только в тех листьях арабидопсиса, в которые проходят ЭС с большой длительностью или которые подвержены прямому действию электрического тока [9].

В качестве отдельной «мишени» для действия ЭС можно отметить фотосинтетические процессы, так как известно, что электрические сигналы могут вызывать как быструю (5–10 мин), так и длительную (десятки минут и, возможно, часы) инактивацию фотосинтеза [6, 7, 23]. Такая инаktivация проявляется в снижении фотосинтетической ассимиляции CO_2 [10, 11, 16, 20, 24], квантовых выходов фотосистем I и II [25–27] и нециклического потока электронов [28] и в возрастании нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла [14, 27–29] (в частности, энергозависимой компоненты [30]), а также циклического потока электронов вокруг фотосистемы I [28].

Предполагаемым результатом вызванных ЭС физиологических изменений является воз-

растание устойчивости растительного организма к действию неблагоприятных факторов среды [6, 7, 23, 31]. В частности, показано, что распространение ЭС уменьшает повреждение клеточных мембран и фотосинтетического аппарата при избыточном освещении [32, 33], снижает негативное влияние тепла [33–39] и холода [34] на фотосинтетические процессы, а также повышает устойчивость на уровне целого растения к низким [40] и высоким [36] температурам.

Таким образом, ЭС играют важную роль в системной адаптации высших растений к нестабильным условиям окружающей среды [6, 7, 31]. Значительный вклад в такую адаптацию вносят фотосинтетические ответы, развитие которых важно для формирования вызванного ЭС повышения устойчивости растений к действию неблагоприятных факторов [23]. Вследствие этого основной целью нашего обзора стал анализ путей формирования таких ответов при различных типах электрических сигналов, опирающийся на их ионные механизмы.

ТИПЫ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ РАСТЕНИЙ И РОЛЬ H^+ -АТФазы ПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МЕМБРАНЫ В ИХ ФОРМИРОВАНИИ

Потенциал действия (ПД), переменный потенциал (ВП) и системный потенциал (СП) являются основными типами ЭС у высших растений [5–7].

ПД представляет собой относительно короткую импульсную реакцию (десятки секунд), возникающую при локальном действии неповреждающих стрессоров (например, охлаждение на несколько градусов) и включающую в себя две фазы (деполяризация и реполяризация) [1, 6, 7] (рис. 1). У высших растений такой сигнал характеризуется наличием порога генерации, подчинением закону «все или ничего», длительным периодом рефрактерности (в течение часов) и способностью к активному распространению по ситовидным элементам и/или по симпласту паренхимных клеток проводящих пучков растений за счет идущих по плазмодесмам местных электрических токов.

Следует отметить, что механизмы генерации ПД являются сходными у высших растений и харовых водорослей, вследствие чего ионные механизмы ПД и связь его генерации с изменениями активности протонного транспорта были впервые показаны у харовых водорослей [41–44] и подтверждены в дальнейшем

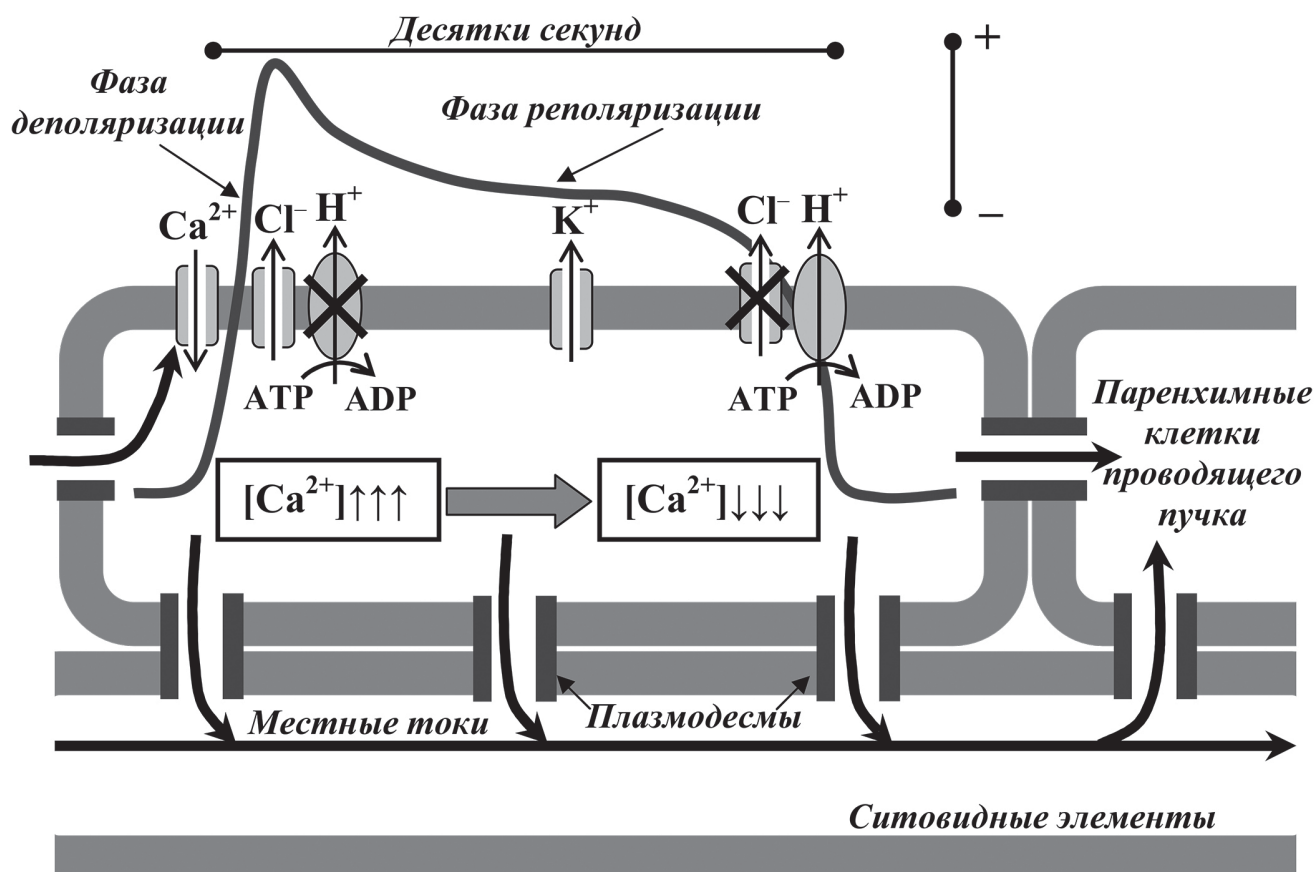


Рис. 1. Потенциал действия у высших растений и схема механизмов его генерации и распространения по проводящим пучкам растений

у высших растений. Фактором, инициирующим генерацию ПД, является деполяризация мембранного потенциала до порогового уровня, приводящая к активации потенциал-зависимых Ca^{2+} -каналов плазматической мембраны и к входу ионов кальция в клетку [1, 45–47]. Значительное повышение концентрации Ca^{2+} в цитоплазме [47] приводит к активации анионных каналов и выходу Cl^- из клетки [45], а также к временной инактивации H^+ -АТФазы плазматической мембраны [46]; результатом обоих процессов является формирование фазы деполяризации ПД. Деполяризация приводит к активации outwardly-rectifying K^+ -каналов, обеспечивающих выход ионов калия из цитоплазмы во внеклеточную среду [47]. Значительная деполяризация приводит также к закрытию Ca^{2+} -каналов, уменьшению концентрации ионов кальция в цитоплазме и, как следствие, к снижению активности анионных каналов и реактивации H^+ -АТФазы [47]. Такие процессы приводят к формированию фазы реполяризации и возвращению мембранного потенциала к исходным значениям.

ВП возникает при действии повреждающих раздражителей (включая ожог, экстре-

мальный нагрев, механическое повреждение) и имеет большую длительность (до десятков минут и более) и сложную форму [6, 23, 48], включающую две компоненты: длительную волну деполяризации и «ПД-образные» спайки, присутствие которых не является обязательным (рис. 2). «ПД-образные» спайки представляют собой типичные потенциалы действия, вызванные положительным сдвигом мембранного потенциала в ходе формирования длительной волны деполяризации, которые имеют такие же ионные механизмы, как и ПД [48]; в то же время именно длительная волна является основным компонентом ВП. Важной особенностью ВП (прежде всего, длительной волны деполяризации) является снижение скорости его распространения [49, 50] и/или амплитуды [16, 29, 50] с увеличением расстояния от зоны повреждения.

ВП является местной электрической реакцией на распространение сигнала неэлектрической природы [48], который может быть гидравлическим или химическим. Гидравлическая гипотеза [22, 48, 51, 52] предполагает, что при локальных повреждениях в зоне действия стрессора формируется область повышенного

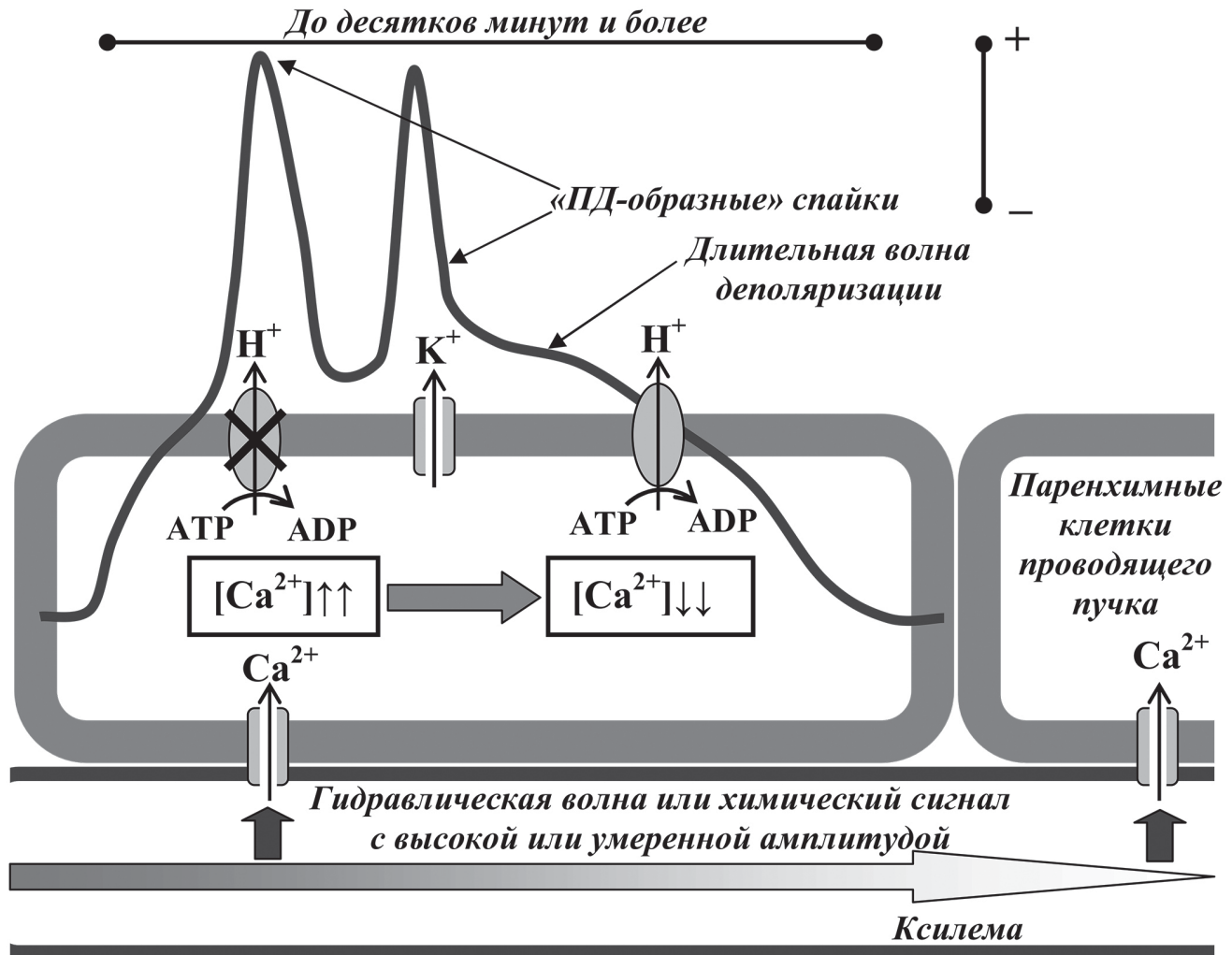


Рис. 2. Вариабельный потенциал у высших растений и схема потенциальных механизмов его генерации и распространения по проводящим пучкам растений. На рисунке приведена схема формирования длительной волны деполяризации, связанной с сильным или умеренным повышением концентрации Ca^{2+} в цитоплазме. Механизмы «ПД-образных» спайков аналогичны механизмам ПД (см. рис. 1) и не показаны на рисунке

давления, индуцирующая распространение по растению затухающей гидравлической волны, которая вызывает активацию механо-чувствительных Ca^{2+} -каналов и последующее развитие ВП [44]. Экспериментальные [51] и теоретические [53] работы показывают, что уменьшение амплитуды гидравлической волны приводит к возрастанию лаг-фазы перед началом изменений электрического потенциала и тем самым вызывает замедление кажущейся скорости распространения ВП с увеличением расстояния от зоны действия стрессора. При низкой амплитуде гидравлической волны ВП не возникает.

Альтернативная гипотеза предполагает, что в зоне повреждения происходит выделение специального химического соединения («раневое вещество»), распространение которого вызывает активацию лиганд-зависимых

Ca^{2+} -каналов и развитие ВП [48]; при низкой величине такого сигнала индукция вариабельного потенциала отсутствует. В качестве потенциального раневого вещества часто рассматривается H_2O_2 [54–56]; однако нельзя исключать участие других соединений (например, система [57] или глутамата [58]). Ключевой проблемой химической гипотезы является низкая скорость распространения раневого вещества посредством молекулярной диффузии [48]. Существует несколько подходов, позволяющих преодолеть такое ограничение. Во-первых, в соответствии с гипотезой Malone [59], которая была теоретически проверена на серии математических моделей [60, 61], локальное повышение давления в зоне повреждения может приводить к возникновению дополнительных водных потоков по ксилеме, которые переносят раневое вещество в неповрежденные части

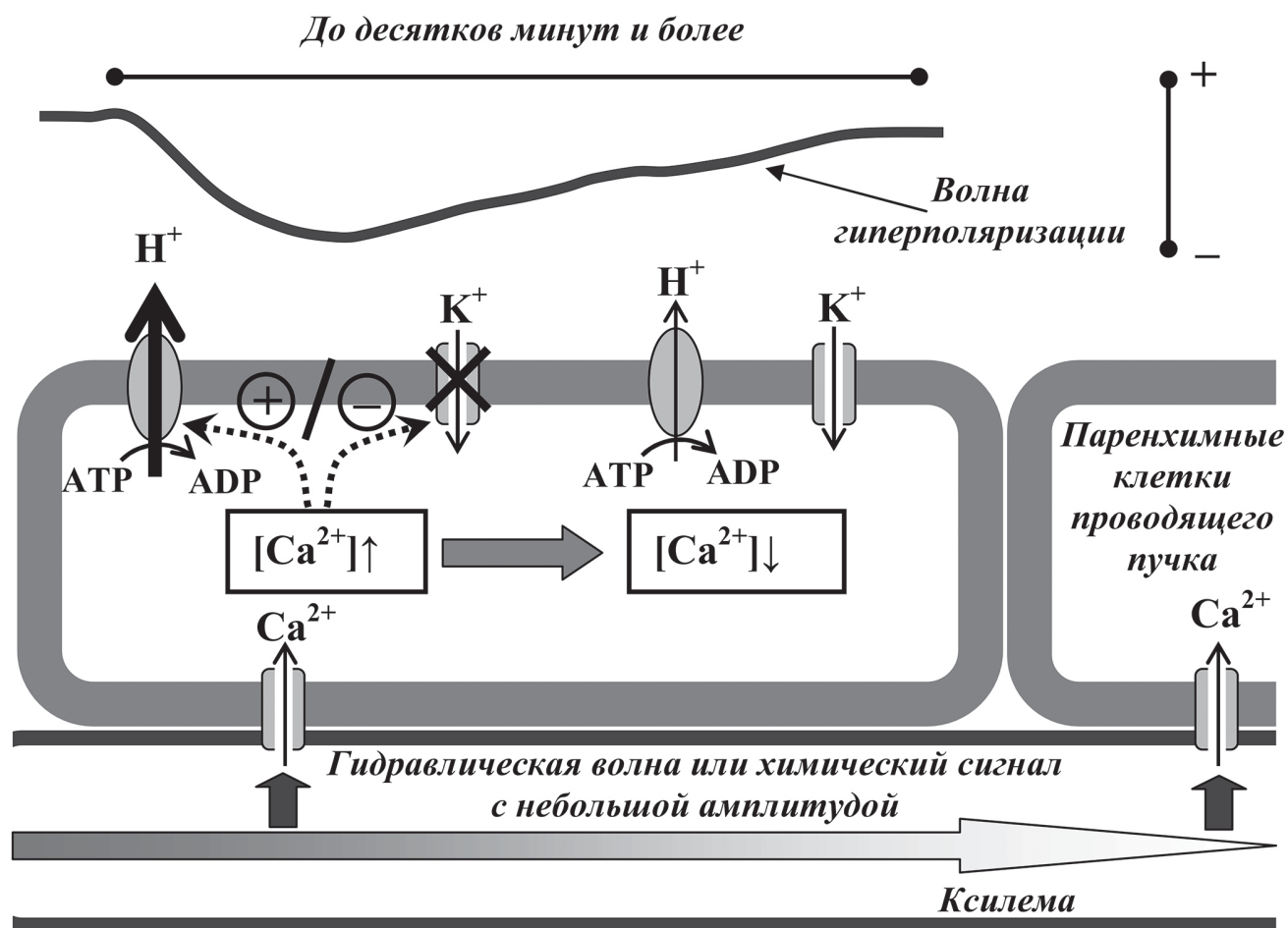


Рис. 3. Системный потенциал у высших растений и схема возможных механизмов его генерации и распространения по проводящим пучкам растений. Пунктирными линиями показано возможное влияние небольшого повышения концентрации Ca^{2+} в цитоплазме на H^+ -АТФазу (активация) и на inwardly-rectifying K^+ -каналы плазматической мембраны (инактивация)

растения. Во-вторых, нами ранее была показана возможность ускоренного распространения химического агента по растению, которое, вероятно, связано с усилением конвективной (турбулентной) диффузии в потоке жидкости по ксилеме [49, 62]. Следует отметить, что несмотря на относительно низкие скорости движения жидкости по сосудам ксилемы, турбулентные потоки могут потенциально возникать в результате периодических сужений их диаметра [62]. В-третьих, согласно гипотезе Mittler et al. [54], развитой в ряде последующих работ [55, 56, 63], при распространении химического сигнала может происходить вторичная генерация H_2O_2 (базирующаяся на активации Ca^{2+} -каналов и возрастании концентрации Ca^{2+} , что приводит к активации NADPH оксидаз RbohD в плазматической мембране, которые продуцируют активные формы кислорода (АФК)); такая вторичная генерация может ускорять распространение химического сигнала по растению. В пользу данной гипотезы

свидетельствуют как экспериментальные данные [63], показывающие распространение волны АФК (повышение их концентрации) и подавление такой волны при действии ингибиторов оксидаз RbohD, так и результаты математического моделирования.

Считается, что распространение химического сигнала или гидравлической волны приводит к долговременной активации лиганд-зависимых или механочувствительных Ca^{2+} -каналов плазматической мембраны соответственно и входу ионов кальция в клетку [48]. Умеренное (или сильное) и долговременное повышение концентрации Ca^{2+} в цитоплазме (500–600 нМ и более [49]) приводит к инактивации H^+ -АТФазы [64] и формированию длительной волны деполяризации. На ее фоне мембранный потенциал может достигать пороговых значений и активировать потенциал-зависимые Ca^{2+} -каналы, формируя «ПД-образные» спайки, механизм которых аналогичен механизму ПД [48, 49].

СП, который представляет собой распространяющуюся волну гиперполяризации (рис. 3), является наименее изученным электрическим сигналом у растений [6]. Известно, что СП может возникать при локальном действии широкого спектра стрессоров, включая неорганические соли, умеренный и сильный нагрев, ожог, механическое повреждение и атаки насекомых [9, 65–71]. При этом форма и длительность СП может существенно варьировать в зависимости от типа стрессора, вида растения и расстояния от зоны повреждения [9, 65–71]. Следует отметить, что СП может быть тесно связан с ВП, так как (i) ряд стрессоров вызывают генерацию ВП вблизи зоны воздействия на растение, а на удалении от нее наблюдается появление СП [9, 67, 69–71]; (ii) локальный ожог вызывает ВП у растений с регулярным поливом, но может вызывать СП при сильном водном дефиците [69]; (iii) стрессоры могут вызывать ВП при первом действии, а при повторном – СП [66]; (iv) в зависимости от участка растения действие одних и тех же стрессоров может вызывать как ВП, так и СП [65].

Считается, что основным механизмом генерации СП является активация H^+ -АТРаза плазматической мембраны [66], что подтверждается угнетением сигнала при предварительном ингибировании этого транспортера (ортованадат натрия) и индукцией СП при локальном действии активатора H^+ -АТРаза (фузикокцин); однако природа сигнала, вызывающего такую активацию, остается дискуссионной. Ранее мы предположили [69–71], что передача СП связана с распространением гидравлического сигнала с малой амплитудой, который активирует механочувствительные Ca^{2+} -каналы плазматической мембраны и вызывает небольшое возрастание концентрации ионов кальция в цитоплазме. Существуют отдельные электрофизиологические данные [72, 73], показывающие, что небольшое возрастание концентрации Ca^{2+} может вызывать активацию H^+ -АТРаза плазматической мембраны; и, таким образом, происходит гиперполяризация. С другой стороны, ряд работ показывает, что небольшое возрастание концентрации Ca^{2+} в цитоплазме (200–400 нМ) вызывает инактивацию inwardly-rectifying K^+ -каналов плазматической мембраны [74, 75], которые обеспечивают вход ионов калия из внеклеточной среды в цитоплазму клетки. Учитывая, что inwardly-rectifying K^+ -каналы и H^+ -АТРаза плазматической мембраны являются основными системами электрогенного ионного транспорта в условиях покоя [47, 76, 77] (в соответствии с

ранее проведенным теоретическим анализом разработанной нами математической модели электрогенеза клетки высшего растения [47]), снижение проницаемости K^+ -каналов должно приводить к гиперполяризации. При этом развитие гиперполяризации будет обусловлено уменьшением вклада электрической проводимости inwardly-rectifying K^+ -каналов в общую электрическую проводимость плазматической мембраны. Последнее может быть подтверждено изменениями мембранного потенциала (E_M), упрощенно описанного уравнением:

$$E_M = \frac{E_P + g_K/g_P E_K}{1 + g_K/g_P},$$

где E_P – электродвижущая сила (ЭДС) H^+ -АТРаза (около –450 мВ) и E_K – потенциал Нернста для ионов калия (около –100 мВ; на основе [49, 76, 77]) в условиях уменьшения собственной проводимости K^+ -каналов (g_K) по отношению к собственной проводимости H^+ -АТРаза (g_P). Приведенное уравнение, опирающееся на параллельное электрическое соединение inwardly-rectifying K^+ -каналов и H^+ -АТРаза, показывает стационарное решение для мембранного потенциала.

Гипотеза об инактивации inwardly-rectifying K^+ -каналов хорошо согласуется с подавлением генерации СП при действии специфичного блокатора K^+ -каналов, тетраэтиламмония [65]. Важным преимуществом предложенной гипотезы является ее способность объяснить связь ВП и СП, так как при уменьшении амплитуды гидравлической волны (с уменьшением силы стимула при развитии засухи или с увеличением расстояния от зоны стимуляции [51, 53, 68–71]) должен уменьшаться вход Ca^{2+} в клетку, что приводит к изменению типа ЭС: длительная волна деполяризации (при сильном или умеренном повышении концентрации ионов кальция в цитоплазме) сменяется волной гиперполяризации (при небольшом возрастании концентрации Ca^{2+}). Следует, однако, отметить, что предложенный механизм потенциально совместим и с химической гипотезой распространения сигнала; в этом случае будет происходить индукция входа ионов кальция через лиганд-зависимые Ca^{2+} -каналы [48].

Таким образом, общей чертой ПД, ВП и СП является участие изменений активности H^+ -АТРаза плазматической мембраны в их генерации, что хорошо согласуется с ключевой ролью этих АТРАЗ Р-типа в поддержании ряда физиологических процессов растений и рецепции действия факторов окружающей среды [78, 79], включая изменения активности

H⁺-АТФазы при действии абиотических и биотических стрессоров. При этом ключевым механизмом изменения активности H⁺-АТФазы является фосфорилирование аминокислотных остатков R-домена на C-конце фермента [78, 79]: фосфорилирование Thr947 обеспечивает присоединение белков 14-3-3 к C-концу и вызывает активацию фермента; напротив, фосфорилирование ряда других аминокислотных остатков нарушает связывание белков 14-3-3 и приводит к инактивации H⁺-АТФазы. Следует отметить, что Ca²⁺-зависимая инактивация H⁺-АТФазы, которая предотвращается при обработке ингибитором протеинкиназы H-7 [46], связана, по-видимому, с фосфорилированием одного из аминокислотных остатков (Ser944, Thr942, Tyr946) и нарушением присоединения белков 14-3-3 к C-концу фермента [79].

По-видимому, непосредственный вклад H⁺-АТФазы в формирование электрических сигналов варьирует. Так, в случае ПД исключение инактивации H⁺-АТФазы слабо влияет на форму и амплитуду сигнала, но полностью подавляет сопровождающее ПД защелачивание апопласта [46, 47]. С другой стороны, инактивация H⁺-АТФазы является основным механизмом генерации ВП [48], так как снижение активности этого транспортера приводит к существенному подавлению длительной волны деполяризации, составляющей основу вариабельного потенциала [49, 64, 80].

В случае СП наблюдается более сложная картина. Базовая гипотеза [66, 67, 69–71], описывающая механизмы СП, предполагает возрастание абсолютной величины активности H⁺-АТФазы; однако такое предположение противоречит данным о защелачивании апопласта во время развития системного потенциала [66]. Аналогичное защелачивание, которое наблюдается при инактивации H⁺-АТФазы во время генерации ПД [46, 47] и ВП [25, 27], показывает, скорее, снижение активности этого транспортера. Предположение о возрастании относительной активности H⁺-АТФазы вследствие Ca²⁺-зависимого снижения активности inwardly-rectifying K⁺-каналов [74, 75] в большей степени согласуется с такими данными, так как развитие гиперполяризации должно снижать активный транспорт протонов из клетки и приводить к защелачиванию апопласта вследствие возрастания электрохимического градиента протонов, направленного против такого транспорта.

Завершая раздел, следует отдельно отметить, что изменения pH, сопровождающие изменения активности H⁺-АТФазы плазматической мембраны при развитии ЭС, в значительной

степени связаны с наличием противоположно направленных протонных потоков. В соответствии с ранее разработанной нами математической моделью электрогенеза клетки высшего растения [47, 77], такие потоки могут быть обусловлены активностями H⁺/K⁺-антипортера и 2H⁺/Cl⁻-симпортера и утечкой протонов через плазматическую мембрану. В частности, подобные потоки могут обеспечивать быстрый транспорт протонов внутрь клетки при снижении компенсирующего выхода H⁺ в условиях инактивации H⁺-АТФазы. Потенциально, отмеченные противоположные потоки протонов также могут регулироваться теми или иными факторами. Однако такая регуляция не является необходимым условием для реалистичного описания электрических ответов растений при моделировании [47, 76, 77], вследствие чего гипотеза о регуляции направленных внутрь потоков H⁺ является, скорее, избыточной в случае клеток высших растений.

В целом участие изменений активности H⁺-АТФазы в генерации всех основных типов ЭС позволяет предположить, что такие изменения могут играть определенную физиологическую роль; в частности, значительный интерес вызывает их участие в регуляции фотосинтетических процессов электрическими сигналами у высших растений [23].

ИЗМЕНЕНИЯ АКТИВНОСТИ H⁺-АТФАЗЫ ПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МЕМБРАНЫ КАК МЕХАНИЗМ ВЛИЯНИЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ НА ФОТОСИНТЕЗ

Как отмечалось выше, существует ряд аргументов в пользу сходного снижения абсолютной активности H⁺-АТФазы плазматической мембраны при генерации всех трех типов ЭС; прежде всего, это наблюдается при генерации ПД [46, 47], ВП [25, 27] и СП [66] защелачивание апопласта. В том случае, если такое снижение действительно связано с вызванной ЭС инактивацией фотосинтеза, можно ожидать, что подобная инактивация будет наблюдаться при распространении всех трех типов ЭС. Данные литературы показывают, что ПД [14, 81, 82], ВП [16, 24–30, 83] и СП [66, 71] действительно могут вызывать сходное изменение интенсивности фотосинтетических процессов у растений, включая, в частности, снижение интенсивности ассимиляции CO₂, уменьшение квантового выхода фотосистемы II и увеличение нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла.

Вызванные ЭС ответы фотосинтеза включают в себя быструю (5–10 мин) и длительную (десятки минут и, возможно, часы) инактивацию [6, 7, 23]. В некоторых случаях у растений может наблюдаться только длительная фотосинтетическая инактивация (см., например, работы Hlavácková et al. [10], Herde et al. [84] и Sherstneva et al. [85]). В ряде работ показано [14, 26, 35], что снижение концентрации CO_2 в среде приводит к инактивации световой стадии фотосинтеза, сходной с вызванной ЭС, и уменьшает амплитуду индуцированных электрическими сигналами фотосинтетических ответов; однако полного подавления быстрых и длительных изменений параметров световой стадии не происходит. На основании этого было предположено [6, 23], что быстрая и, возможно, длительная инактивация фотосинтеза связаны с двумя различными группами механизмов.

(i) Со снижением интенсивности темновой стадии фотосинтеза, приводящим к уменьшению отношений ADP/ATP и $NADP^+/NADPH$ в строме хлоропластов и, соответственно, к угнетению процессов световой стадии вследствие роста электрохимического градиента на тилакоидной мембране (результат снижения активности H^+ -АТФ-синтазы в условиях нехватки субстрата) и нарушения «стока» электронов из электрон-транспортной цепи [14, 26]. Вероятными механизмами подавления темновой стадии фотосинтеза являются уменьшение проводимости мезофилла листа для CO_2 [24] и, возможно, закрытие устьиц [21].

(ii) С подавлением световой стадии фотосинтеза, не вызванным замедлением функционирования цикла Кальвина, которое, потенциально, также может иметь различные механизмы (в частности, возрастание нефотохимического тушения [27, 29] и снижение активности ферредоксин- $NADP^+$ -редуктазы [26]).

Существует несколько гипотез, объясняющих механизмы инактивации фотосинтеза [23]. Среди них можно отметить подавление активности ферментов цикла Кальвина вследствие поступления Ca^{2+} в цитоплазму и далее, в строму хлоропластов [81] и инактивирующее влияние АФК (вероятно, H_2O_2) [83]. В случае длительной инактивации фотосинтеза также рассматривается участие стрессовых фитогормонов (абсцизовой и жасмоновой кислоты [10, 11, 50]), которые приводят к закрытию устьиц и подавлению фотосинтеза. В то же время обратимая инактивация H^+ -АТФазы плазматической мембраны выглядит наиболее вероятным механизмом развития вызванных ЭС фотосинтетических ответов у высших растений [6, 23].

Прежде всего, следует отметить, что такая инактивация может быть следствием всех остальных приведенных механизмов. В частности, известно, что повышение концентрации ионов кальция может приводить к подавлению активности H^+ -АТФазы плазматической мембраны [86], распространение H_2O_2 считается связанным с активацией Ca^{2+} -каналов, входом ионов кальция и инактивацией H^+ -АТФазы [6, 54–56]. Действие же абсцизовой кислоты на фотосинтез также может опосредоваться снижением активности H^+ -АТФазы [87, 88].

Результаты наших предыдущих работ [88, 89] показывают, что умеренное возрастание или снижение исходной активности H^+ -АТФазы при предварительной обработке растений активаторами (фузикоцином) или ингибиторами (ортованадат натрия) этого ионного транспортера приводит, соответственно, к возрастанию или снижению фотосинтетического ответа, возникающего при последующей индукции ВП. Такие результаты подтверждают участие H^+ -АТФазы в формировании вызванных ЭС изменений фотосинтеза, так как при сохранении постоянной относительной величины изменения ее активности абсолютная величина такого изменения будет возрастать при предварительной активации H^+ -АТФазы или снижаться при ее предварительной инактивации, приводя к увеличению или снижению амплитуды вызванного ЭС фотосинтетического ответа соответственно.

Сопровождающие инактивацию H^+ -АТФазы изменения внутри- и внеклеточного pH рассматриваются как вероятный механизм индукции ЭС фотосинтетических ответов [2, 6, 23]. Существует ряд аргументов, подтверждающих такую гипотезу. Во-первых, значительное число работ показывает, что генерация различных типов ЭС у высших растений сопровождается возрастанием pH в апопласте и снижением pH в цитоплазме [25, 27, 45, 46, 66, 85]. Более того, непрямыми методами выявлено сопровождающее генерацию ВП закисление стромы и люмена хлоропластов [90]. При этом некоторые работы [91, 92] показывают наличие сильной связи между изменениями pH и параметров фотосинтеза, подтверждая их роль в индукции фотосинтетических ответов. Во-вторых, показано, что искусственная индукция изменения pH путем действия протонофоров на участки листа [27] или путем ингибирования активности H^+ -АТФазы у протопластов ортованадатом натрия [89] приводит к индукции фотосинтетических ответов, сходных с наблюдаемыми при распространении ЭС (снижение квантового выхода фотосистемы II и возрастание

нефотохимического тушения). В-третьих, закисление среды инкубации хлоропластов высших растений, имитирующее снижение pH в цитоплазме при развитии ЭС, также индуцирует фотосинтетические ответы, близкие к ответам, вызванным электрическими сигналами [25, 27, 85]; амплитуда таких ответов линейно коррелирует с величиной изменений pH [27, 85]. Аналогичный эффект был выявлен при перфузии клеток харовых водорослей растворами с пониженным pH [93].

Наши предыдущие работы показывают [91, 92], что сопровождающее ВП возрастание внеклеточного pH связано, прежде всего, со снижением фотосинтетической ассимиляции CO_2 , в то время как уменьшение внутриклеточного pH связано с увеличением нефотохимического тушения флуоресценции. На основании этого можно предположить [6, 23], что вызванное ЭС защелачивание апопласта влияет преимущественно на поступление CO_2 в клетки, а закисление цитоплазмы, стромы и люмена хлоропластов может непосредственно влиять на реакции световой стадии фотосинтеза. Такое предположение хорошо согласуется с вызванным ЭС уменьшением проводимости мезофилла листа для CO_2 [24] и с наличием индуцированных электрическими сигналами изменений световой стадии фотосинтеза, которые не были связаны с инактивацией темновой стадии [26, 27, 29].

В качестве простого механизма влияния защелачивания апопласта на поступление CO_2 в фотосинтезирующую клетку можно предположить pH-зависимое снижение отношения $\text{CO}_2/\text{HCO}_3^-$ [23], так как заряженная форма значительно хуже проникает через биологические мембраны по сравнению с нейтральной [94]. Такое предположение было предварительно подтверждено анализом упрощенной математической модели, описывающей влияние инактивации H^+ -АТФазы на долю нейтральной формы CO_2 [95]; однако дальнейшее исследование более детализированной фотосинтетической модели листа не подтвердило существенного вклада этого механизма в снижение активности фотосинтеза при защелачивании апопласта (по крайней мере для стационарных потоков CO_2 при однородном описании апопласта и при использованных значениях параметров модели) [96, 97].

Альтернативная гипотеза, описывающая влияние вызванных ЭС изменений pH на проводимость мезофилла листа для CO_2 , была предложена в работе Gallé et al. [24]. В соответствии с ней такие изменения влияют на проводимость аквапоринов, которые играют

важную роль в поступлении углекислого газа в клетки высших растений [98] и могут регулироваться pH [99–101]. Такая гипотеза хорошо согласуется с результатами моделирования [97], показывающими зависимость стационарной интенсивности фотосинтеза от проводимости плазматической мембраны для CO_2 ; однако данные литературы [99–101] показывают, что проводимость аквапоринов снижается при закислении цитоплазмы, а не при защелачивании апопласта. Несмотря на то что оба процесса сопровождают генерацию ЭС [25, 27], наши данные показывают [91, 92] слабую связь закисления цитоплазмы со снижением интенсивности темновой стадии фотосинтеза; т.е. имеется определенное противоречие между гипотезой об участии аквапоринов в развитии вызванных ЭС фотосинтетических ответов и экспериментальными особенностями таких ответов.

Таким образом, вопрос о конкретных механизмах влияния изменений pH на поступление CO_2 в клетки мезофилла остается открытым. Потенциально, выявленные противоречия могут быть объяснены неоднородным пространственным распределением карбоангидраз, которые значительно ускоряют взаимное превращение между CO_2 и HCO_3^- , так как такая неоднородность может обеспечить локальные pH-зависимые изменения соотношения нейтральной и заряженной форм углекислого газа, что будет влиять на его прохождение через плазматическую мембрану без существенного изменения средней концентрации таких форм в апопласте (в предложенной фотосинтетической модели листа [96, 97] подобная возможность не учитывалась). Отдельные работы, показывающие совместное функционирование карбоангидраз и аквапоринов в плазматической мембране [102] и влияние карбоангидраз на проводимость мезофилла для CO_2 [103], являются аргументом в пользу такой гипотезы.

Следует отметить, что индуцированное ЭС закрытие устьиц, которое может участвовать в длительной инактивации фотосинтетических процессов [21], также связано с подавлением активности H^+ -АТФазы, так как величина ответа может быть модифицирована изменением начальной активности этого транспортера [36]. В то же время непосредственным механизмом закрытия устьиц является, скорее, не инактивация H^+ -АТФазы, а вызванные такой инактивацией изменения активности ионных каналов, приводящие к выходу ионов из замыкающих клеток. В частности, в ряде работ показан значительный выход ионов хлора, сопровождающий развитие электрических сигналов различного типа [6, 7, 48, 66].

Непосредственное влияние закисления цитоплазмы на параметры световой стадии фотосинтеза обусловлено, по-видимому, прохождением протонов из цитоплазмы в строму и люмен хлоропластов [23]. На основе измерения электрохромного сдвига поглощения света листом и светорассеяния на длине волны 535 нм нами ранее было косвенно показано сопровождающее развитие ВП снижение рН в строме и люмене [90], которое подтверждает транспорт протонов через оболочки хлоропластов и тилакоидные мембраны.

В соответствии с работами Alte et al. [104] и Benz et al. [105], снижение рН стромы хлоропластов может приводить к увеличению сродства ферредоксин-NADP⁺-редуктазы со специальными сайтами связывания (Tic62 и TROL), что обеспечивает пространственное удаление фермента от фотосистемы I и тем самым снижение потока электронов на акцепторной стороне этой фотосистемы. Такой механизм хорошо согласуется с вызванным ВП ростом потерь на акцепторной стороне фотосистемы I [26], который практически не зависит от интенсивности темновой стадии фотосинтеза. По-видимому, этот механизм может также способствовать вызванной ЭС активации циклического потока электронов вокруг фотосистемы I [28], так как уменьшение нециклического потока, конкурирующего за субстрат (восстановленный ферредоксин), должно приводить к возрастанию других потоков, использующих этот же субстрат [106].

Вызванное ЭС закисление люмена хлоропластов будет прежде всего индуцировать возрастание энергозависимой компоненты нефотохимического тушения флуоресценции, так как электрические сигналы могут вызывать значительное возрастание этой компоненты [30], для которой показана тесная связь с рН люмена [107–109]. Непосредственное снижение потока электронов через фотосинтетическую электрон-транспортную цепь также может быть результатом закисления люмена хлоропластов, так как одной из лимитирующих стадий процесса является окисление пластохинолов в комплексе цитохромов b_6f [110, 111]; считается, что эта стадия имеет высокую чувствительность к величине рН в люмене и замедляется при увеличении концентрации протонов. Потенциально, еще одной «мишенью» снижения рН в люмене хлоропластов может быть компонента нефотохимического тушения флуоресценции, обусловленная перемещением главного пигмент-белкового светособирующего комплекса («state transition») [112]; так как показано [29],

что в условиях отсутствия освещения и, соответственно, изменения активности темновой стадии фотосинтеза, ЭС могут приводить к изменению распределения поглощенного света между фотосистемами I и II.

Таким образом, снижение абсолютной величины активности H^+ -АТФазы плазматической мембраны, сопровождающее генерацию ПД, ВП и, возможно, СП, приводит к возрастанию внеклеточного и уменьшению внутриклеточного рН и, как следствие, вызывает фотосинтетическую инактивацию, включающую в себя ряд связанных друг с другом механизмов (рис. 4).

Вероятным результатом вызванных ЭС изменений фотосинтеза в интактных частях растения является повышение устойчивости фотосинтетического аппарата к действию стрессоров на эти части [6, 7, 23, 31]. Подобное повышение будет иметь высокую значимость для растения в том случае, если локальное действие стрессора, индуцирующее электрические сигналы, является предвестником действия неблагоприятных факторов на другие части растительного организма [6, 7]. Механизмы ЭС-индуцированного повышения устойчивости фотосинтетического аппарата могут быть разделены на несколько групп [6, 7, 23, 31].

(i) Положительное влияние ЭС на устойчивость фотосистемы II при умеренной интенсивности стрессоров (на примере повышенной и пониженной температуры) [34, 39] может быть связано с возрастанием энергозависимой компоненты нефотохимического тушения флуоресценции [30] и активацией циклического потока электронов [28], которые являются эффективными механизмами защиты фотосинтетического аппарата при действии широкого спектра стрессоров [107–100, 113, 114].

(ii) В случае действия высокой температуры влияние ЭС на устойчивость фотосинтетического аппарата имеет более сложный характер [35, 36]: снижение повреждения фотосистемы I сопровождается усилением повреждения фотосистемы II; при этом оба процесса являются связанными [37]. Такой результат может быть объяснен гипотезой [115, 116] о том, что в условиях экстремального действия стрессоров, повреждение фотосистемы II, способной к относительно быстрой репарации, может приводить к сохранению фотосистемы I в результате прекращения притока электронов от воды, уменьшения избыточного восстановления электрон-транспортной цепи и, как следствие, снижения образования АФК. Важно отметить, что сохранение фотосистемы I также важно для последующей репарации фотосинтетического

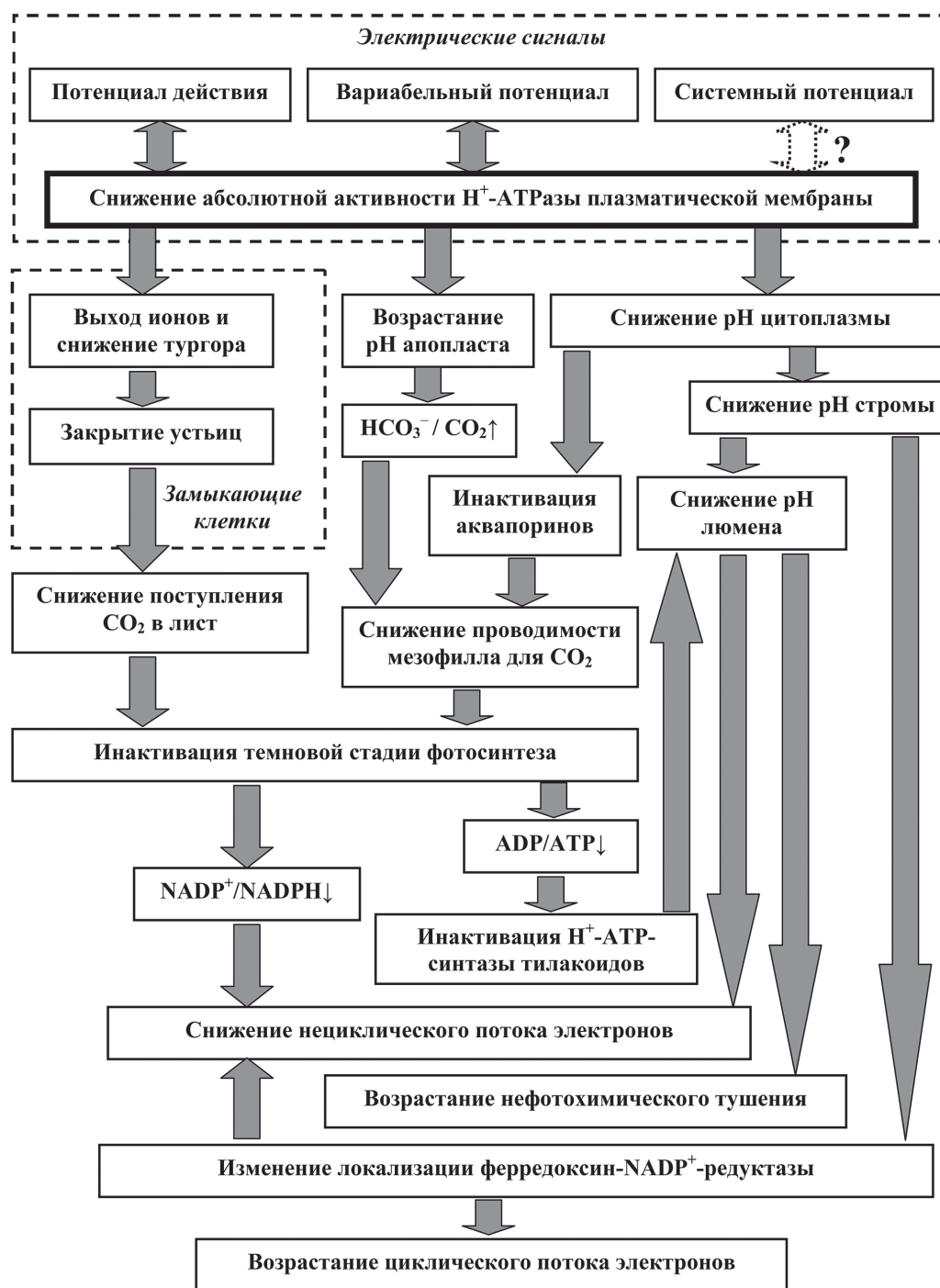


Рис. 4. Схема возможных путей участия инактивации H^+ -АТРаза плазматической мембраны в регуляции фотосинтеза электрическими сигналами. Для СП приведен вариант, предполагающий участие инактивации inwardly-rectifying K^+ -каналов в гиперполяризации

аппарата [23], так как в этом случае сохраняется возможность функционирования циклического потока электронов и синтеза АТФ.

(iii) Так как возрастание содержания АТФ в листьях является важным следствием вызванных ЭС фотосинтетических ответов [16], можно предположить, что это возрастание является механизмом ускорения репарации

фотосинтетического аппарата после повреждающего действия стрессоров. Положительное влияние АТФ на устойчивость фотосинтетического аппарата растений [117] и данные о вызванном ЭС ускорении репарации фотосистемы II [34] подтверждают эту гипотезу.

Итоговым результатом вызванного ЭС увеличения устойчивости фотосинтетического

аппарата является общее повышение устойчивости растения, которое проявляется в меньшем подавлении роста [36] и электрической активности [40] в условиях системного действия стрессоров.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный обзор литературы показывает, что формирование всех типов электрических сигналов высших растений связано с изменениями активности H^+ -АТФазы плазматической мембраны; при этом инактивация H^+ -АТФазы играет важную роль в формировании потенциалов действия и переменных потенциалов. В случае системного потенциала вопрос о конкретных изменениях активности H^+ -АТФазы имеет более сложный характер: с одной стороны, нельзя исключать возрастание абсолютной активности транспортера, которое может быть обусловлено двухфазной зависимостью такой активности от концентрации Ca^{2+} в цитоплазме (активация при небольшом возрастании концентрации и инактивация при умеренном и высоком возрастании). С другой стороны, ряд аргументов (защелачивание апопласта во время генерации системного потенциала, роль калиевых каналов в такой генерации) показывают большую вероятность участия относительного возрастания активности H^+ -АТФазы в формировании системного потенциала; такое возрастание обусловлено Ca^{2+} -зависимой инактивацией inwardly-rectifying K^+ -каналов плазматической мембраны при небольшом повышении концентрации ионов кальция. Абсолютная активность H^+ -АТФазы может при этом снижаться вследствие возрастания при гиперполяризации величины электрохимического градиента протонов, направленного внутрь клетки. Возрастание электрохимического градиента протонов может также снижать общую эффективность транспорта H^+ из клетки за счет активации систем вторичного активного транспорта (например, протон-анионный симпортер [118]) и усиления пассивных потоков H^+ в цитоплазму [119].

По-видимому, снижение абсолютной активности H^+ -АТФазы плазматической мембраны является основным механизмом инактивирующего влияния потенциалов действия, переменных потенциалов и, вероятно, системных потенциалов на фотосинтез. Вызванная электрическими сигналами инактивация фотосинтеза проявляется в снижении ассимиляции CO_2 , квантовых выходов фотосистем I и II и нециклического потока электронов, а также в возрастании нефотохимического тушения флуоресценции и циклического потока электронов вокруг фотосистемы I. При этом индуцированное электрическими сигналами возрастание рН апопласта обеспечивает снижение поступления CO_2 в клетку, инактивацию темновой стадии фотосинтеза и, как следствие, подавление процессов световой стадии фотосинтеза; в свою очередь, уменьшение рН цитоплазмы и, как следствие, стромы и люмена хлоропластов приводит к дополнительному подавлению световой стадии.

Конечным результатом вызванных электрическими сигналами фотосинтетических ответов является, по-видимому, повышение устойчивости фотосинтетического аппарата к действию стрессоров и облегчение его последующей репарации. Такие изменения, в свою очередь, вносят вклад в общее повышение устойчивости растения к системному действию неблагоприятных факторов и способствуют его выживанию в меняющихся условиях окружающей среды.

Вклад авторов. Все авторы участвовали в формулировке концепции статьи, подготовке материала и написании черновика обзора. В.С. Сухов осуществлял итоговое редактирование текста обзора.

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант № 21-74-10088).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Fromm, J., and Lautner, S. (2007) Electrical signals and their physiological significance in plants, *Plant Cell Environ.*, **30**, 249-257, doi: 10.1111/j.1365-3040.2006.01614.x.
2. Gallé, A., Lautner, S., Flexas, J., and Fromm, J. (2015) Environmental stimuli and physiological responses: the current view on electrical signaling, *Environ. Exp. Bot.*, **114**, 15-21, doi: 10.1016/j.envexpbot.2014.06.013.

3. Choi, W.G., Hilleary, R., Swanson, S.J., Kim, S.H., and Gilroy, S. (2016) Rapid, long-distance electrical and calcium signaling in plants, *Annu. Rev. Plant Biol.*, **67**, 287-307, doi: 10.1146/annurev-arplant-043015-112130.
4. Hedrich, R., Salvador-Recatalà, V., and Dreyer, I. (2016) Electrical wiring and long-distance plant communication, *Trends Plant Sci.*, **21**, 376-387, doi: 10.1016/j.tplants.2016.01.016.
5. Szechyńska-Hebda, M., Lewandowska, M., and Karpiński, S. (2017) Electrical signaling, photosynthesis and systemic acquired acclimation, *Front. Physiol.*, **8**, 684, doi: 10.3389/fphys.2017.00684.
6. Sukhov, V., Sukhova, E., and Vodeneev, V. (2019) Long-distance electrical signals as a link between the local action of stressors and the systemic physiological responses in higher plants, *Progr. Biophys. Mol. Biol.*, **146**, 63-84, doi: 10.1016/j.pbiomolbio.2018.11.009.
7. Sukhova, E., and Sukhov, V. (2021) Electrical signals, plant tolerance to actions of stressors, and programmed cell death: is interaction possible? *Plants*, **10**, 1704, doi: 10.3390/plants10081704.
8. Wildon, D. C., Thain, J. F., Minchin, P. E. H., Gubb, I. R., Reilly, A. J., Skipper, Y. D., Doherty, H. M., O'Donnell, P. J., and Bowles, D. (1992) Electrical signalling and systemic proteinase inhibitor induction in the wounded plant, *Nature*, **360**, 62-65, doi: 10.1038/360062a0.
9. Mousavi, S. A., Chauvin, A., Pascaud, F., Kellenberger, S., and Farmer, E. E. (2013) Glutamate receptor-like genes mediate leaf-to-leaf wound signalling, *Nature*, **500**, 422-426, doi: 10.1038/nature12478.
10. Hlaváčková, V., Krchnák, P., Naus, J., Novák, O., Spundová, M., and Strnad, M. (2006) Electrical and chemical signals involved in short-term systemic photosynthetic responses of tobacco plants to local burning, *Planta*, **225**, 235-244, doi: 10.1007/s00425-006-0325-x.
11. Hlavinka, J., Nožková-Hlaváčková, V., Floková, K., Novák, O., and Nauš, J. (2012) Jasmonic acid accumulation and systemic photo-synthetic and electrical changes in locally burned wild type tomato, ABA-deficient sitiens mutants and sitiens pretreated by ABA, *Plant Physiol. Biochem.*, **54**, 89-96, doi: 10.1016/j.plaphy.2012.02.014.
12. Farmer, E. E., Gao, Y. Q., Lenzone, G., Wolfender, J. L., and Wu, Q. (2020) Wound- and mechanostimulated electrical signals control hormone responses, *New Phytol.*, **227**, 1037-1050, doi: 10.1111/nph.16646.
13. Filek, M., and Kościelniak, J. (1997) The effect of wounding the roots by high temperature on the respiration rate of the shoot and propagation of electric signal in horse bean seedlings (*Vicia faba* L. minor), *Plant Sci.*, **123**, 39-46, doi: 10.1016/S0168-9452(96)04567-0.
14. Pavlovič, A., Slováková, L., Pandolfi, C., and Mancuso, S. (2011) On the mechanism underlying photosynthetic limitation upon trigger hair irritation in the carnivorous plant Venus flytrap (*Dionaea muscipula* Ellis), *J. Exp. Bot.*, **62**, 1991-2000, doi: 10.1093/jxb/erq404.
15. Lautner, S., Stummer, M., Matyssek, R., Fromm, J., and Grams, T. E. E. (2014) Involvement of respiratory processes in the transient knockout of net CO₂ uptake in *Mimosa pudica* upon heat stimulation, *Plant Cell Environ.*, **37**, 254-260, doi: 10.1111/pce.12150.
16. Surova, L., Sherstneva, O., Vodeneev, V., Katicheva, L., Semina, M., and Sukhov, V. (2016) Variation potential-induced photosynthetic and respiratory changes increase ATP content in pea leaves, *J. Plant Physiol.*, **202**, 57-64, doi: 10.1016/j.jplph.2016.05.024.
17. Furch, A. C., van Bel, A. J., Fricker, M. D., Felle, H. H., Fuchs, M., and Hafke, J. B. (2009) Sieve element Ca²⁺ channels as relay stations between remote stimuli and sieve tube occlusion in *Vicia faba*, *Plant Cell*, **21**, 2118-2132, doi: 10.1105/tpc.108.063107.
18. Furch, A. C., Zimmermann, M. R., Will, T., Hafke, J. B., and van Bel, A. J. (2010) Remote-controlled stop of phloem mass flow by biphasic occlusion in *Cucurbita maxima*, *J. Exp. Bot.*, **61**, 3697-3708, doi: 10.1093/jxb/erq181.
19. Van Bel, A. J., Furch, A. C., Will, T., Buxa, S. V., Musetti, R., and Hafke, J. B. (2014) Spread the news: systemic dissemination and local impact of Ca²⁺ signals along the phloem pathway, *J. Exp. Bot.*, **65**, 1761-1787, doi: 10.1093/jxb/ert425.
20. Kaiser, H., and Grams, T. E. (2006) Rapid hydropassive opening and subsequent active stomatal closure follow heat-induced electrical signals in *Mimosa pudica*, *J. Exp. Bot.*, **57**, 2087-2092, doi: 10.1093/jxb/erj165.
21. Yudina, L. M., Sherstneva, O. N., Mysyagin, S. A., Vodeneev, V. A., and Sukhov, V. S. (2019) Impact of local damage on transpiration of pea leaves at various air humidity, *Russ. J. Plant Physiol.*, **66**, 87-94, doi: 10.1134/S1021443719010163.
22. Stahlberg, R., and Cosgrove, D. J. (1996) Induction and ionic basis of slow wave potentials in seedlings of *Pisum sativum* L., *Planta*, **200**, 416-425, doi: 10.1007/BF00231397.
23. Sukhov, V. (2016) Electrical signals as mechanism of photosynthesis regulation in plants, *Photosynth. Res.*, **130**, 373-387, doi: 10.1007/s11120-016-0270-x.
24. Gallé, A., Lautner, S., Flexas, J., Ribas-Carbo, M., Hanson, D., Roesgen, J., and Fromm, J. (2013) Photosynthetic responses of soybean (*Glycine max* L.) to heat-induced electrical signalling are predominantly governed by modifications of mesophyll conductance for CO₂, *Plant Cell Environ.*, **36**, 542-552, doi: 10.1111/j.1365-3040.2012.02594.x.
25. Grams, T. E., Lautner, S., Felle, H. H., Matyssek, R., and Fromm, J. (2009) Heat-induced electrical signals affect cytoplasmic and apoplastic pH as well as photosynthesis during propagation through the maize leaf,

- Plant Cell Environ.*, **32**, 319-326, doi: 10.1111/j.1365-3040.2008.01922.x.
26. Sukhov, V., Orlova, L., Mysyagin, S., Sinitsina, J., and Vodeneev, V. (2012) Analysis of the photosynthetic response induced by variation potential in geranium, *Planta*, **235**, 703-712, doi: 10.1007/s00425-011-1529-2.
 27. Sukhov, V., Sherstneva, O., Surova, L., Katicheva, L., and Vodeneev, V. (2014) Proton cellular influx as a probable mechanism of variation potential influence on photosynthesis in pea, *Plant Cell Environ.*, **37**, 2532-2541, doi: 10.1111/pce.12321.
 28. Sukhov, V., Surova, L., Sherstneva, O., Katicheva, L., and Vodeneev, V. (2015) Variation potential influence on photosynthetic cyclic electron flow in pea, *Front. Plant Sci.*, **5**, 766, doi: 10.3389/fpls.2014.00766.
 29. Sukhova, E., Mudrilov, M., Vodeneev, V., and Sukhov, V. (2018) Influence of the variation potential on photosynthetic flows of light energy and electrons in pea, *Photosynth. Res.*, **136**, 215-228, doi: 10.1007/s11120-017-0460-1.
 30. Sukhov, V., Sukhova, E., Gromova, E., Surova, L., Nerush, V., and Vodeneev, V. (2019) The electrical signal-induced systemic photosynthetic response is accompanied by changes in the photochemical reflectance index in pea, *Funct. Plant Biol.*, **46**, 328-338, doi: 10.1071/FP18224.
 31. Sukhova, E., and Sukhov, V. (2023) Electrical signals in systemic adaptive response of higher plants: Integration through separation, *Bioelectricity*, **5**, 126-131, doi: 10.1089/bioe.2022.0042.
 32. Szechyńska-Hebda, M., Kruk, J., Górecka, M., Karpińska, B., and Karpiński, S. (2010) Evidence for light wavelength-specific photoelectrophysiological signaling and memory of excess light episodes in *Arabidopsis*, *Plant Cell*, **22**, 2201-2218, doi: 10.1105/tpc.109.069302.
 33. Zandalinas, S. I., Fichman, Y., Devireddy, A. R., Sengupta, S., Azad, R. K., and Mittler, R. (2020) Systemic signaling during abiotic stress combination in plants, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **117**, 13810-13820, doi: 10.1073/pnas.2005077117.
 34. Ретивин В. Г., Опритов В. А., Лобов С. А., Тараканов С. А., Худяков В. А (1999). Модификация устойчивости фотосинтезирующих клеток к охлаждению и прогреву после раздражения корней раствором KCl, *Физиология растений*, **46**, 790-798.
 35. Sukhov, V., Surova, L., Sherstneva, O., and Vodeneev, V. (2014) Influence of variation potential on resistance of the photosynthetic machinery to heating in pea, *Physiol. Plant.*, **152**, 773-783, doi: 10.1111/ppl.12208.
 36. Sukhov, V., Surova, L., Sherstneva, O., Bushueva, A., and Vodeneev, V. (2015) Variation potential induces decreased PSI damage and increased PSII damage under high external temperatures in pea, *Funct. Plant. Biol.*, **42**, 727-736, doi: 10.1071/FP15052.
 37. Surova, L., Sherstneva, O., Vodeneev, V., and Sukhov, V. (2016) Variation potential propagation decreases heat-related damage of pea photosystem I by 2 different pathways, *Plant. Sign. Behav.*, **11**, e1145334, doi: 10.1080/15592324.2016.1145334.
 38. Sukhov, V., Gaspirovich, V., Mysyagin, S., and Vodeneev, V. (2017) High-temperature tolerance of photosynthesis can be linked to local electrical responses in leaves of pea, *Front. Physiol.*, **8**, 763, doi: 10.3389/fphys.2017.00763.
 39. Grinberg, M. A., Gudkov, S. V., Balalaeva, I. V., Gromova, E., Sinitsyna, Y., Sukhov, V., and Vodeneev, V. (2021) Effect of chronic β -radiation on long-distance electrical signals in wheat and their role in adaptation to heat stress, *Environ. Exp. Bot.*, **184**, 104378, doi: 10.1016/j.envexpbot.2021.104378.
 40. Ретивин В. Г., Опритов В. А., Федулина С. Б. (1997) Преадаптация тканей стебля CUCURBITA PEPO к повреждающему действию низких температур, индуцированная потенциалами действия, *Физиология растений*, **44**, 499-510.
 41. Williamson, R. E., and Ashley, C. C. (1982) Free Ca²⁺ and cytoplasmic streaming in the alga *Chara*, *Nature*, **296**, 647-650, doi: 10.1038/296647a0.
 42. Lunevsky, V. Z., Zherelova, O. M., Vostrikov, I. Y., and Berestovsky, G. N. (1983) Excitation of Characeae cell membranes as a result of activation of calcium and chloride channels, *J. Membr. Biol.*, **72**, 43-58, doi: 10.1007/BF01870313.
 43. Bulychev, A. A., Kamzolnikina, N. A., Luengviriyi, J., Rubin, A. B., and Müller, S. C. (2004) Effect of a single excitation stimulus on photosynthetic activity and light-dependent pH banding in *Chara* cells, *J. Membr. Biol.*, **202**, 11-19, doi: 10.1007/s00232-004-0716-5.
 44. Bulychev, A. A., and Krupenina, N. A. (2009) Transient removal of alkaline zones after excitation of *Chara* cells is associated with inactivation of high conductance in the plasmalemma, *Plant. Signal. Behav.*, **4**, 727-734, doi: 10.4161/psb.4.8.9306.
 45. Felle, H. H., and Zimmermann, M. R. (2007) Systemic signalling in barley through action potentials, *Planta*, **226**, 203-214, doi: 10.1007/s00425-006-0458-y.
 46. Vodeneev, V. A., Opritov, V. A., and Pyatygin, S. S. (2006) Reversible changes of extracellular pH during action potential generation in a higher plant *Cucurbita pepo*, *Russ. J. Plant Physiol.*, **53**, 481-487, doi: 10.1134/S102144370604008X.
 47. Sukhov, V., and Vodeneev, V. (2009) A mathematical model of action potential in cells of vascular plants, *J. Membr. Biol.*, **232**, 59-67, doi: 10.1007/s00232-009-9218-9.
 48. Vodeneev, V., Akinchits, E., and Sukhov, V. (2015) Variation potential in higher plants: mechanisms of generation and propagation, *Plant Sign. Behav.*, **10**, e1057365, doi: 10.1080/15592324.2015.1057365.

49. Sukhov, V., Akinchits, E., Katicheva, L., and Vodeneev, V. (2013) Simulation of variation potential in higher plant cells, *J. Membr. Biol.*, **246**, 287-296, doi: 10.1007/s00232-013-9529-8.
50. Ladeynova, M., Mudrilov, M., Berezina, E., Kior, D., Grinberg, M., Brilkina, A., Sukhov, V., and Vodeneev, V. (2020) Spatial and temporal dynamics of electrical and photosynthetic activity and the content of phytohormones induced by local stimulation of pea plants, *Plants*, **9**, 1364, doi: 10.3390/plants9101364.
51. Stahlberg, R., and Cosgrove, D. J. (1997) The propagation of slow wave potentials in pea epicotyls, *Plant Physiol.*, **113**, 209-217, doi: 10.1104/pp.113.1.209.
52. Mancuso, S. (1999) Hydraulic and electrical transmission of wound-induced signals in *Vitis vinifera*, *Aust. J. Plant Physiol.*, **26**, 55-61, doi: 10.1071/PP98098.
53. Sukhova, E., Akinchits, E., Gudkov, S. V., Pishchalnikov, R. Y., Vodeneev, V., and Sukhov, V. A. (2021) Theoretical analysis of relations between pressure changes along xylem vessels and propagation of variation potential in higher plants, *Plants*, **10**, 372, doi: 10.3390/plants10020372.
54. Miller, G., Schlauch, K., Tam, R., Cortes, D., Torres, M. A., Shulaev, V., Dangel, J. L., and Mittler, R. (2009) The plant NADPH oxidase RBOHD mediates rapid systemic signaling in response to diverse stimuli, *Sci. Signal.*, **2**, ra45, doi: 10.1126/scisignal.2000448.
55. Suzuki, N., and Mittler, R. (2012) Reactive oxygen species-dependent wound responses in animals and plants, *Free Radic. Biol. Med.*, **53**, 2269-2276, doi: 10.1016/j.freeradbiomed.2012.10.538.
56. Choi, W. G., Miller, G., Wallace, I., Harper, J., Mittler, R., and Gilroy, S. (2017) Orchestrating rapid long-distance signaling in plants with Ca²⁺, ROS and electrical signals, *Plant J.*, **90**, 698-707, doi: 10.1111/tpj.13492.
57. Peña-Cortés, H., Fisahn, J., and Willmitzer, L. (1995) Signals involved in wound-induced proteinase inhibitor II gene expression in tomato and potato plants, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **92**, 4106-4113, doi: 10.1073/pnas.92.10.4106.
58. Toyota, M., Spencer, D., Sawai-Toyota, S., Jiaqi, W., Zhang, T., Koo, A. J., Howe, G. A., and Gilroy, S. (2018) Glutamate triggers long-distance, calcium-based plant defense signaling, *Science*, **361**, 1112-1115, doi: 10.1126/science.aat7744.
59. Malone, M. (1994) Wound-induced hydraulic signals and stimulus transmission in *Mimosa pudica* L., *New Phytol.*, **128**, 49-56, doi: 10.1111/j.1469-8137.1994.tb03985.x.
60. Evans, M. J., and Morris, R. J. (2017) Chemical agents transported by xylem mass flow propagate variation potentials, *Plant J.*, **91**, 1029-1037, doi: 10.1111/tpj.13624.
61. Blyth, M. G., and Morris, R. J. (2019) Shear-enhanced dispersion of a wound substance as a candidate mechanism for variation potential transmission, *Front. Plant Sci.*, **10**, 1393, doi: 10.3389/fpls.2019.01393.
62. Vodeneev, V., Orlova, A., Morozova, E., Orlova, L., Akinchits, E., Orlova, O., and Sukhov, V. (2012) The mechanism of propagation of variation potentials in wheat leaves, *J. Plant Physiol.*, **169**, 949-954, doi: 10.1016/j.jplph.2012.02.013.
63. Evans, M. J., Choi, W. G., Gilroy, S., and Morris, R. J. (2016) A ROS-assisted calcium wave dependent on the AtRBOHD NADPH oxidase and TPC1 cation channel propagates the systemic response to salt stress, *Plant Physiol.*, **171**, 1771-1784, doi: 10.1104/pp.16.00215.
64. Julien, J. L., Desbiez, M. O., de Jaeger, G., Frachisse, J. M. (1991) Characteristics of the wave of depolarization induced by wounding in *Bidens pilosa* L., *J. Exp. Bot.*, **42**, 131-137, doi: 10.1093/jxb/42.1.131.
65. Lautner, S., Grams, T. E. E., Matyssek, R. Fromm, J. (2005) Characteristics of electrical signals in poplar and responses in photosynthesis, *Plant Physiol.*, **138**, 2200-2209, doi: 10.1104/pp.105.064196.
66. Zimmermann, M. R., Maischak, H., Mithöfer, A., Boland, W., and Felle, H. H. (2009) System potentials, a novel electrical long-distance apoplastic signal in plants, induced by wounding, *Plant Physiol.*, **149**, 1593-1600, doi: 10.1104/pp.108.133884.
67. Zimmermann, M. R., Mithöfer, A., Will, T., Felle, H. H., and Furch, A. C. (2016) Herbivore-triggered electrophysiological reactions: candidates for systemic signals in higher plants and the challenge of their identification, *Plant Physiol.*, **170**, 2407-2419, doi: 10.1104/pp.15.01736.
68. Vuralhan-Eckert, J., Lautner, S., and Fromm, J. (2018) Effect of simultaneously induced environmental stimuli on electrical signalling and gas exchange in maize plants, *J. Plant Physiol.*, **223**, 32-36, doi: 10.1016/j.jplph.2018.02.003.
69. Yudina, L., Gromova, E., Grinberg, M., Popova, A., Sukhova, E., and Sukhov, V. (2022) Influence of burning-induced electrical signals on photosynthesis in pea can be modified by soil water shortage, *Plants*, **11**, 534, doi: 10.3390/plants11040534.
70. Yudina, L., Sukhova, E., Popova, A., Zolin, Yu., Abasheva, K., Grebneva, K., and Sukhov V. (2023) Local action of moderate heating and illumination induces propagation of hyperpolarization electrical signals in wheat plants, *Front. Sustain. Food Syst.*, **6**, 1062449, doi: 10.3389/fsufs.2022.1062449.
71. Yudina, L., Sukhova, E., Popova, A., Zolin, Y., Abasheva, K., Grebneva, K., and Sukhov, V. (2023) Hyperpolarization electrical signals induced by local action of moderate heating influence photosynthetic light reactions in wheat plants, *Front. Plant Sci.*, **14**, 1153731, doi: 10.3389/fpls.2023.1153731.
72. Lew, R. R. (1989) Calcium activates an electrogenic proton pump in neurospora plasma mem-

- brane, *Plant Physiol.*, **91**, 213-216, doi: 10.1104/pp.91.1.213.
73. Grinberg, M., Mudrilov, M., Kozlova, E., Sukhov, V., Sarafanov, F., Evtushenko, A., Ilin, N., Vodeneev, V., Price, C., and Mareev, E. (2022) Effect of extremely low-frequency magnetic fields on light-induced electric reactions in wheat, *Plant Signal. Behav.*, **17**, e2021664, doi: 10.1080/15592324.2021.2021664.
 74. Grabov, A., and Blatt, M. R. (1999) A steep dependence of inward-rectifying potassium channels on cytosolic free calcium concentration increase evoked by hyperpolarization in guard cells, *Plant Physiol.*, **119**, 277-288, doi: 10.1104/pp.119.1.277.
 75. Gao, Y. Q., Wu, W. H., and Wang, Y. (2019) Electrophysiological identification and activity analyses of plasma membrane K⁺ channels in maize guard cells, *Plant Cell Physiol.*, **60**, 765-777, doi: 10.1093/pcp/pcy242.
 76. Sukhova, E., Akinchits, E., and Sukhov, V. (2017) Mathematical models of electrical activity in plants, *J. Membr. Biol.*, **250**, 407-423, doi: 10.1007/s00232-017-9969-7.
 77. Sukhova, E., Ratnitsyna, D., and Sukhov, V. (2021) Stochastic spatial heterogeneity in activities of H⁺-ATPases in electrically connected plant cells decreases threshold for cooling-induced electrical responses, *Int. J. Mol. Sci.*, **22**, 8254, doi: 10.3390/ijms22158254.
 78. Falhof, J., Pedersen, J. T., Fuglsang, A. T., and Palmgren, M. (2016) Plasma membrane H⁺-ATPase regulation in the center of plant physiology, *Mol. Plant.*, **9**, 323-337, doi: 10.1016/j.molp.2015.11.002.
 79. Fuglsang, A. T., and Palmgren, M. (2021) Proton and calcium pumping P-type ATPases and their regulation of plant responses to the environment, *Plant Physiol.*, **187**, 1856-1875, doi: 10.1093/plphys/kiab330.
 80. Katicheva, L., Sukhov, V., Akinchits, E., and Vodeneev, V. (2014) Ionic nature of burn-induced variation potential in wheat leaves. *Plant Cell Physiol.*, **55**, 1511-1519, doi: 10.1093/pcp/pcu082.
 81. Krupenina, N. A., and Bulychiev, A. A. (2007) Action potential in a plant cell lowers the light requirement for non-photochemical energy-dependent quenching of chlorophyll fluorescence, *Biochim. Biophys. Acta*, **1767**, 781-788, doi: 10.1016/j.bbabi.2007.01.004.
 82. Krausko, M., Perutka, Z., Šebela, M., Šamajová, O., Šamaj, J., Novák, O., and Pavlovič, A. (2017) The role of electrical and jasmonate signalling in the recognition of captured prey in the carnivorous sundew plant *Drosera capensis*, *New Phytol.*, **213**, 1818-1835, doi: 10.1111/nph.14352.
 83. Białasek, M., Górecka, M., Mittler, R., and Karpiński, S. (2017) Evidence for the Involvement of electrical, calcium and ROS signaling in the systemic regulation of non-photochemical quenching and photosynthesis, *Plant Cell Physiol.*, **58**, 207-215, doi: 10.1093/pcp/pcw232.
 84. Herde, O., Peña-Cortés, H., Fuss, H., Willmitzer, L., and Fisahn, J. (1999) Effects of mechanical wounding, current application and heat treatment on chlorophyll fluorescence and pigment composition in tomato plants, *Physiol. Plant.*, **105**, 179-184, doi: 10.1034/j.1399-3054.1999.105126.x.
 85. Sherstneva, O. N., Vodeneev, V. A., Katicheva, L. A., Surova, L. M., and Sukhov, V. S. (2015) Participation of intracellular and extracellular pH changes in photosynthetic response development induced by variation potential in pumpkin seedlings, *Biochemistry (Moscow)*, **80**, 776-784, doi: 10.1134/S0006297915060139.
 86. Kinoshita, T., Nishimura, M., and Shimazaki, Ki. (1995) Cytosolic concentration of Ca²⁺ regulates the plasma membrane H⁺-ATPase in guard cells of fava bean, *Plant Cell*, **7**, 1333-1342, doi: 10.1105/tpc.7.8.1333.
 87. Sukhov, V. S., Gaspirovich, V. V., Gromova, E. N., Ladeynova, M. M., Sinitsyna, Yu. V., Berezina, E. V., Akinchits, E. K., and Vodeneev, V. A. (2017) Decrease of mesophyll conductance to CO₂ is a possible mechanism of abscisic acid influence on photosynthesis in seedlings of pea and wheat, *Biochem. Moscow Suppl. Ser. A*, **11**, 237-247, doi: 10.1134/S1990747817030096.
 88. Yudina, L., Sukhova, E., Sherstneva, O., Grinberg, M., Ladeynova, M., Vodeneev, V., and Sukhov, V. (2020) Exogenous abscisic acid can influence photosynthetic processes in peas through a decrease in activity of H⁺-ATPase in the plasma membrane, *Biology*, **9**, 324, doi: 10.3390/biology9100324.
 89. Yudina, L., Sherstneva, O., Sukhova, E., Grinberg, M., Mysyagin, S., Vodeneev, V., and Sukhov, V. (2020) Inactivation of H⁺-ATPase participates in the influence of variation potential on photosynthesis and respiration in peas, *Plants*, **9**, 1585, doi: 10.3390/plants9111585.
 90. Sukhov, V., Surova, L., Morozova, E., Sherstneva, O., and Vodeneev, V. (2016) Changes in H⁺-ATP synthase activity, proton electrochemical gradient, and pH in pea chloroplast can be connected with variation potential, *Front. Plant Sci.*, **7**, 1092, doi: 10.3389/fpls.2016.01092.
 91. Sherstneva, O. N., Surova, L. M., Vodeneev, V. A., Plotnikova, Yu. I., Bushueva, A. V., and Sukhov, V. S. (2016) The role of the intra- and extracellular protons in the photosynthetic response induced by the variation potential in pea seedlings, *Biochem. Moscow Suppl. Ser. A*, **10**, 60-67, doi: 10.1134/S1990747815050116.
 92. Sherstneva, O. N., Vodeneev, V. A., Surova, L. M., Novikova, E. M., and Sukhov, V. S. (2016) Application of a mathematical model of variation potential for analysis of its influence on photosynthesis in higher plants, *Biochem. Moscow Suppl. Ser. A*, **10**, 269-277, doi: 10.1134/S1990747816030089.
 93. Bulychiev, A. A., Alova, A. V., and Rubin, A. B. (2013) Fluorescence transients in chloroplasts of *Chara*

- corallina* cells during transmission of photoinduced signal with the streaming cytoplasm, *Russ. J. Plant Physiol.*, **60**, 33-40, doi: 10.1134/S1021443712060039.
94. Tholen, D., and Zhu, X.-G. (2011) The mechanistic basis of internal conductance: a theoretical analysis of mesophyll cell photosynthesis and CO₂ diffusion, *Plant Physiol.*, **156**, 90-105, doi: 10.1104/pp.111.172346.
 95. Sukhova, E. M., and Sukhov, V. S. (2018) Dependence of the CO₂ uptake in a plant cell on the plasma membrane H⁺-ATPase activity: theoretical analysis, *Biochem. Moscow Suppl. Ser. A*, **12**, 146-159, doi: 10.1134/S1990747818020149.
 96. Sukhova, E., Ratnitsyna, D., Gromova, E., and Sukhov, V. (2022) Development of two-dimensional model of photosynthesis in plant leaves and analysis of induction of spatial heterogeneity of CO₂ assimilation rate under action of excess light and drought, *Plants*, **11**, 3285, doi: 10.3390/plants11233285.
 97. Sukhova, E., Ratnitsyna, D., and Sukhov, V. (2022) Simulated analysis of influence of changes in H⁺-ATPase activity and membrane CO₂ conductance on parameters of photosynthetic assimilation in leaves, *Plants*, **11**, 3435, doi: 10.3390/plants11243435.
 98. Uehlein, N., Otto, B., Hanson, D. T., Fischer, M., McDowell, N., and Kaldenhoff, R. (2008) Function of *Nicotiana tabacum* aquaporins as chloroplast gas pores challenges the concept of membrane CO₂ permeability, *Plant Cell*, **20**, 648-657, doi: 10.1105/tpc.107.054023.
 99. Luu, D.-Y., and Maurel, C. (2005) Aquaporins in a challenging environment: molecular gears for adjusting plant water status, *Plant Cell Environ.*, **28**, 85-96, doi: 10.1111/j.1365-3040.2004.01295.x.
 100. Chaumont, F., and Tyerman, S. D. (2014) Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations, *Plant Physiol.*, **164**, 1600-1618, doi: 10.1104/pp.113.233791.
 101. Kapilan, R., Vaziri, M., and Zwiazek, J. J. (2018) Regulation of aquaporins in plants under stress, *Biol. Res.*, **51**, 4, doi: 10.1186/s40659-018-0152-0.
 102. Wang, C., Hu, H., Qin, X., Zeise, B., Xu, D., Rappel, W. J., Boron, W. F., and Schroeder, J. I. (2016) Reconstitution of CO₂ regulation of SLAC1 anion channel and function of CO₂-permeable PIP₂₁ aquaporin as CARBONIC ANHYDRASE₄ interactor, *Plant Cell*, **28**, 568-582, doi: 10.1105/tpc.15.00637.
 103. Flexas, J., Ribas-Carbó, M., Diaz-Espejo, A., Galmés, J., and Medrano, H. (2008) Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects, *Plant Cell Environ.*, **31**, 602-621, doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01757.x.
 104. Alte, F., Stengel, A., Benz, J. P., Petersen, E., Soll, J., Groll, M., and Bölter, B. (2010) Ferredoxin:NADPH oxidoreductase is recruited to thylakoids by binding to a polyproline type II helix in a pH-dependent manner, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **107**, 19260-19265, doi: 10.1073/pnas.1009124107.
 105. Benz, J. P., Stengel, A., Lintala, M., Lee, Y. H., Weber, A., Philippar, K., Gügel, I. L., Kaieda, S., Ikegami, T., Mulo, P., Soll, J., and Bölter, B. (2010) *Arabidopsis* Tic62 and ferredoxin-NADP(H) oxidoreductase form light-regulated complexes that are integrated into the chloroplast redox poise, *Plant Cell*, **21**, 3965-3983, doi: 10.1105/tpc.109.069815.
 106. Joliot, P., and Alric, J. (2013) Inhibition of CO₂ fixation by iodoacetamide stimulates cyclic electron flow and non-photochemical quenching upon far-red illumination, *Photosynth. Res.*, **115**, 55-63, doi: 10.1007/s11120-013-9826-1.
 107. Müller, P., Li, X. P., and Niyogi, K. K. (2001) Non-photochemical quenching. A response to excess light energy, *Plant Physiol.*, **125**, 1558-1566, doi: 10.1104/pp.125.4.1558.
 108. Jajoo, A., Mekala, N. R., Tongra, T., Tiwari, A., Grieco, M., Tikkanen, M., and Aro, E. M. (2014) Low pH-induced regulation of excitation energy between the two photosystems, *FEBS Lett.*, **588**, 970-974, doi: 10.1016/j.febslet.2014.01.056.
 109. Ruban, A. V. (2016) Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage, *Plant Physiol.*, **170**, 1903-1916, doi: 10.1104/pp.15.01935.
 110. Tikhonov, A. N. (2013) pH-dependent regulation of electron transport and ATP synthesis in chloroplasts, *Photosynth. Res.*, **116**, 511-534, doi: 10.1007/s11120-013-9845-y.
 111. Tikhonov, A. N. (2014) The cytochrome *b₆f* complex at the crossroad of photosynthetic electron transport pathways, *Plant Physiol. Biochem.*, **81**, 163-183, doi: 10.1016/j.plaphy.2013.12.011.
 112. Rochaix, J.-D., Lemeille, S., Shapiguzov, A., Samol, I., Fucile, G., Willig, A., and Goldschmidt-Clermont, M. (2012) Protein kinases and phosphatases involved in the acclimation of the photosynthetic apparatus to a changing light environment, *Philos. Trans. R. Soc. B*, **367**, 3466-3474, doi: 10.1098/rstb.2012.0064.
 113. Joliot, P., and Joliot, A. (2006) Cyclic electron flow in C3 plants, *Biochim. Biophys. Acta*, **1757**, 362-368, doi: 10.1016/j.bbabbio.2006.02.018.
 114. Joliot, P., and Johnson, G. N. (2011) Regulation of cyclic and linear electron flow in higher plants, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **108**, 13317-13322, doi: 10.1073/pnas.1110189108.
 115. Tikkanen, M., and Aro, E. M. (2014) Integrative regulatory network of plant thylakoid energy transduction, *Trends Plant Sci.*, **19**, 10-17, doi: 10.1016/j.tplants.2013.09.003.
 116. iikkanen, M., Mekala, N. R., and Aro, E. M. (2014) Photosystem II photoinhibition-repair cycle protects Photosystem I from irreversible damage, *Biochim. Biophys. Acta*, **1837**, 210-215, doi: 10.1016/j.bbabbio.2013.10.001.
 117. Allakhverdiev, S. I., Nishiyama, Y., Takahashi, S., Miyairi, S., Suzuki, I., and Murata, N. (2005)

- Systematic analysis of the relation of electron transport and ATP synthesis to the photodamage and repair of photosystem II in *Synechocystis*, *Plant Physiol.*, **137**, 263-273, doi: 10.1104/pp.104.054478.
118. Gradmann, D. (2001) Impact of apoplast volume on ionic relations in plant cells, *J. Membr. Biol.*, **184**, 61-69, doi: 10.1007/s00232-001-0074-5.
119. Tyerman, S. D., Beilby, M., Whittington, J., Juswono, U., Neyman, L., and Shabala, S. (2001) Oscillations in proton transport revealed from simultaneous measurements of net current and net proton fluxes from isolated root protoplasts: MIFE meets patch-clamp, *Aust. J. Plant Physiol.*, **28**, 591-604, doi: 10.1071/PP01030.

CHANGES IN ACTIVITY OF H⁺-ATPase OF PLASMA MEMBRANE AS A LINK BETWEEN FORMING ELECTRICAL SIGNALS AND INDUCTION OF PHOTOSYNTHETIC RESPONSES IN HIGHER PLANTS

Review

E. M. Sukhova, L. M. Yudina, and V. S. Sukhov*

*N. I. Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod,
603022 Nizhny Novgorod, Russia; e-mail: vssuh@mail.ru*

Action of numerous adverse environmental factors on higher plants is spatially-heterogenous; it means that induction of a systemic adaptive response requires generation and propagation stress signals. Electrical signals (ESs) induced by local action of stressors include action potential, variation potential, and system potential and participate in forming fast physiological changes at the level of the whole plant, including photosynthetic responses. Generation of these ESs is accompanied by changes in activity of H⁺-ATPase which is the main system of electrogenic proton transport across the plasma membrane. Literature data show that the changes in H⁺-ATPase activity and related changes in intra- and extracellular pH play a key role in ESs-induced photosynthetic inactivation in non-irritated parts of plants. This inactivation is caused by both suppression of CO₂ flux into mesophyll cells in leaves, which can be induced by the apoplast alkalization and, probably, cytoplasm acidification, and direct influence of acidification of stroma and lumen of chloroplasts on photosynthetic light and, probably, dark reactions. Result of the ESs-induced photosynthetic inactivation is increasing tolerance of photosynthetic machinery to action of adverse factors and probability of survive of plants.

Keywords: higher plants, electrical signals, action potential, variation potential, system potential, H⁺-ATPase, intracellular pH, extracellular pH, photosynthesis