

## ВЛИЯНИЕ ЛОКАЛЬНОГО ПОВРЕЖДЕНИЯ НА ТРАНСПИРАЦИЮ ЛИСТЬЕВ ГОРОХА ПОСЕВНОГО ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ВЛАЖНОСТИ ВОЗДУХА

© 2019 г. Л. М. Юдина<sup>а, 1</sup>, О. Н. Шерстнева<sup>а</sup>, С. А. Мысягин<sup>а</sup>, В. А. Воденев<sup>а</sup>, В. С. Сухов<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет  
им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия

Поступила в редакцию 01.11.2017 г.

После доработки 27.12.2017 г.

Принята к публикации 14.02.2018 г.

Локальные повреждения вызывают в интактных частях растений широкий спектр функциональных ответов, включая развитие изменений транспирации и ассимиляции CO<sub>2</sub>, которые могут быть связаны с распространением переменного потенциала (ВП). Проведен анализ влияния локального ожога, приводящего к генерации ВП, на транспирацию и ассимиляцию CO<sub>2</sub> в условиях различной влажности воздуха у гороха посевного. Показано, что ВП вызывал многофазные изменения интенсивности транспирации и ассимиляции CO<sub>2</sub> в интактном листе гороха, включая быстрое снижение параметров, медленное их повышение и длительное уменьшение транспирации и ассимиляции. При анализе влияния влажности воздуха на эти процессы выявлено, что быстрое и длительное снижение транспирации существенно уменьшалось в условиях высокой влажности, а медленное возрастание транспирации от влажности практически не зависело. Зависимость вызванных ВП ответов ассимиляции CO<sub>2</sub> от влажности воздуха имела близкий характер. Дополнительно проведенный корреляционный анализ амплитуд вызванных ВП изменений транспирации и ассимиляции CO<sub>2</sub> показал, что длительное закрытие устьиц может быть механизмом долговременного снижения ассимиляции интактных листьев после действия локального ожога. В целом установлено, что вызванный ВП транспирационный ответ является сложной комбинацией активации и угнетения транспирации, при этом вклад различных компонент зависит от влажности воздуха.

**Ключевые слова:** *Pisum sativum* – переменный потенциал – многофазный ответ – транспирация

**DOI:** 10.1134/S0015330319010160

### ВВЕДЕНИЕ

Засуха является одним из самых распространенных лимитирующих факторов для выживания растений в природных условиях. В первую очередь она влияет на водный обмен, активность которого может зависеть как от водного потенциала почвы [1, 2], так и от влажности воздуха [1, 3, 4]. Низкий уровень влажности почвы и воздуха в большинстве случаев приводит к уменьшению размеров устьичной щели [5] и снижению таких ключевых показателей водного обмена растений, как проводимость устьиц для воды и транспирация [2, 4]. Помимо типичных изменений этих показателей, в ряде случаев могут наблюдаться “парадоксальные”

ответы [3]. В частности, при быстром снижении влажности воздуха у *Xanthium strumarium* и *Vicia faba* происходило быстрое (порядка 10 минут) переходное увеличение проводимости устьиц для воды, сменяющееся более медленным снижением и выходом на стационарный уровень [3], однако механизмы подобных ответов остаются невыясненными.

Для эффективной регуляции жизнедеятельности растения используют дальние сигналы различной природы. Такие сигналы возникают в зоне действия неблагоприятных факторов и распространяются в интактные части растительного организма, где индуцируют многообразные физиологические ответы, включая усиление генной экспрессии, продукцию фитогормонов, активацию дыхания, изменения активности транспирации, фотосинтеза и др. [6–8]. Локальные стимулы способны индуцировать у растений генерацию и распространение электрических сигналов, включая вызванный повреждающими воздействиями (ожог, нагрев, раздавливание) уникальный электриче-

*Сокращения:* ВП – переменный потенциал; А – фотосинтетическая ассимиляция CO<sub>2</sub>, Е – транспирация.

<sup>1</sup> *Адрес для корреспонденции:* Юдина Любовь Михайловна. 603950, Нижний Новгород, пр-т Гагарина, д. 23, корп. 1. Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Институт биологии и биомедицины, кафедра биофизики. Электронная почта: lyubovsurova@mail.ru

ский сигнал растений – переменный потенциал (ВП) [6, 9, 10]. ВП существенно влияет на физиологическое состояние растений и, в частности, вызывает сложные изменения транспирации интактных листьев [11–18], которые в некоторых случаях могут иметь многофазный характер [13]. Согласно нашим предыдущим результатам [13], такие ответы могут быть связаны с изменениями активности  $H^+$ -АТФазы плазматической мембраны в ходе генерации ВП; с другой стороны, определенный вклад в изменения транспирации могут вносить и вызванные локальными повреждениями гидропассивные изменения открытости устьиц [14].

Итоговой функцией электрических сигналов, по-видимому, является повышение устойчивости фотосинтетического аппарата [19–21] и растения в целом [13, 22] к неблагоприятным абиотическим факторам, в первую очередь, к высоким и низким температурам. Механизмы такого повышения имеют комплексный характер [20]: в случае увеличения теплоустойчивости они включают в себя (i) повышение устойчивости фотосистемы I, которое связано с ВП-индуцированным снижением поглощения  $CO_2$  в ходе темновой стадии фотосинтеза [19], и (ii) стимуляцию теплового повреждения фотосистемы II, обусловленного ВП-индуцированным снижением транспирации во время действия повышенной температуры и усилением нагрева листа [13]. Следует отметить, что стимуляция повреждения фотосистемы II также может иметь защитный характер, поскольку способствует снижению теплового повреждения фотосистемы I путем уменьшения на нее потока электронов [20, 21]. Кроме того, вызванное ВП снижение транспирации при нагреве, возможно, приводит к увеличению теплоустойчивости растения в целом вследствие уменьшения потерь воды растительным организмом [14].

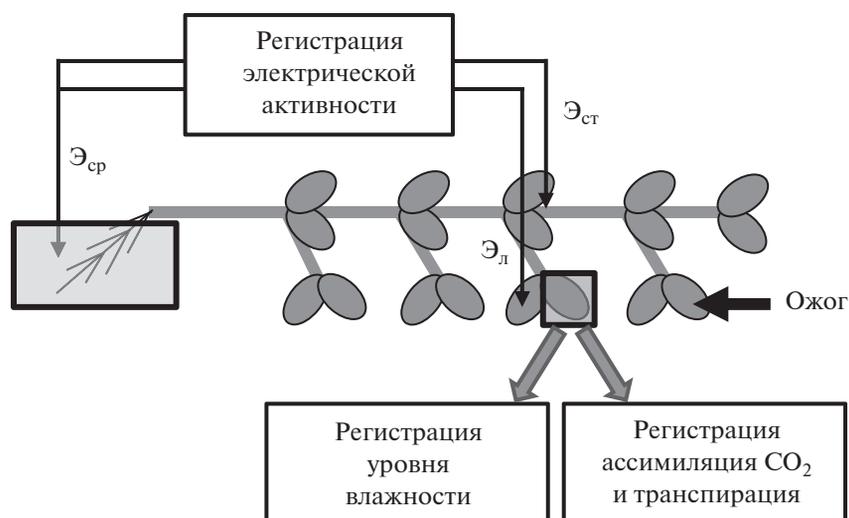
Положительное влияние на теплоустойчивость растения может потенциально оказывать как усиление транспирации, которое приводит к снижению нагрева листа, так и ее уменьшение, способствующее снижению потери воды растением и замедляющее потерю тургора. С этой точки зрения логично ожидать, что в условиях низкой влажности воздуха и высокого уровня транспирации ключевую роль для выживания при повышении температуры играет снижение водной потери, т.е. закрытие устьиц; и наоборот, в условиях высокой влажности и относительно низкого исходного уровня транспирации возрастание водопотери при повышении температуры будет не столь велико, а значит, более важным окажется снижение температуры листа, т.е. открытие устьиц. На основании этого весьма вероятной представляется зависимость направленности вызванных ВП изменений транспирации от влажности воздуха.

У травянистых растений при высокой влажности воздуха (75% и более) после локального ожога и распространения ВП происходит лишь усиление транспирации интактных листьев [10]. В условиях умеренной влажности воздуха (более 50, но менее 75%) после ожога наблюдается преимущественно сложная реакция, включающая как активацию транспирации, так и снижение ее активности [13, 23, 24]. В условиях низкой влажности воздуха (50% и ниже) в интактных листьях после распространения ВП могут наблюдаться либо такие же сложные изменения транспирации (активация, затем снижение) [15, 16], либо только снижение [12, 17, 18]. Вопрос о механизмах этих изменений остается в настоящее время нерешенным. В первую очередь, среди возможных механизмов снижения транспирации под влиянием ВП следует отметить инактивацию  $H^+$ -АТФазы плазматической мембраны, которая играет ключевую роль в развитии ВП [25]. Известно, что активность  $H^+$ -АТФазы прямо связана с открытостью устьиц [26], а роль ВП-индуцированного снижения ее активности в уменьшении транспирации подтверждается результатами ингибиторного анализа [13]. В свою очередь, вероятным следствием такой инактивации является активация потенциал-зависимых outward калиевых каналов плазматической мембраны и выход ионов калия [25]. Согласно литературным данным [27], активация калиевых каналов и выход калия сопровождаются потерей тургора замыкающими клетками устьиц, что также может приводить к их закрытию. В качестве вероятного механизма индуцированной ВП активации транспирации рассматривают гидропассивное открытие устьиц [10, 16], обусловленное потерей тургора у окружающих устьица эпидермальных клеток; при этом такая потеря тургора также может быть связана со снижением активности  $H^+$ -АТФазы и активацией калиевых каналов. Таким образом, данные литературы показывают, что вызванные ВП изменения транспирации могут зависеть от влажности воздуха, окружающего лист. Нельзя исключать также, что различия в вызванных ВП транспирационных ответах приведут к различиям в ответах фотосинтетической ассимиляции  $CO_2$ , так как именно через устьица преимущественно осуществляется поступление углекислого газа в лист.

Цель работы – исследование влияния локальных ожогов и связанных с ними ВП на транспирацию и фотосинтез листьев гороха посевного в условиях различной влажности воздуха.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследования были использованы 2–3-недельные растения гороха посевного (*Pisum sativum* L.) сорта “Альбумен”. Рас-



**Рис. 1.** Схема нанесения ожога, расположения электродов и зоны регистрации фотосинтетической ассимиляции  $\text{CO}_2$  и транспирации у проростка гороха посевного.  $\text{Э}_{\text{ст}}$ ,  $\text{Э}_{\text{л}}$  – измерительные электроды, расположенные на стебле и листе,  $\text{Э}_{\text{сп}}$  – электрод сравнения.

тения культивировали гидропонным способом на 50% среде Хоглэнда–Арнона в климатической камере Binder KBW 240 (Германия) при 16-часовом световом периоде и температуре  $24^\circ\text{C}$ .

Электрические сигналы регистрировали с помощью стандартной электрофизиологической установки, включающей  $\text{Ag}/\text{AgCl}$  макроэлектроды ЭВЛ-1МЗ (Гомельский завод измерительных приборов, Беларусь), высокоомный усилитель ИПЛ-113 (“СЕМИКО”, Россия) и персональный компьютер. Электрический сигнал индуцировали классическим повреждающим раздражением – ожогом открытым пламенем [13] кончика первого зрелого листа растения ( $1\text{ см}^2$ ) в течение 3 с (рис. 1). Время адаптации растения до нанесения раздражения составляло не менее 1.5 часов. Измерительные электроды располагались на стебле рядом со вторым зрелым листом растения ( $\text{Э}_{\text{ст}}$ ) и на исследуемом втором листе ( $\text{Э}_{\text{л}}$ ) на расстоянии 5–7 см от зоны локального раздражения; электрод сравнения ( $\text{Э}_{\text{сп}}$ ) находился в растворе, омывающем корни. Контакт измерительных электродов осуществлялся с помощью электропроводящего геля “Униагель” (“Гельтек-Медика”, Россия).

Параметры газообмена и водного обмена растения регистрировались с помощью системы, включающей инфракрасный газоанализатор GFS-3000 и измерительную головку Dual-PAM gas-exchange Cuvette 3010-Dual (“Heinz Walz GmbH”, Германия). Данный комплекс позволял осуществлять измерение параметров ассимиляции и транспирации на участке нестимулируемого листа гороха ( $1.3\text{ см}^2$ ). Исследования проводились в условиях освещения листа (актиничный свет  $460\text{ нм}$ , интенсивность  $239\text{ мкмоль}/(\text{м}^2\text{ с})$ ), кото-

рое обеспечивалось ПАМ-флуориметром Dual-PAM-100, также подключенным к измерительной головке системы. В кювете с исследуемым листом растения поддерживалась постоянная температура ( $23^\circ\text{C}$ ) и концентрация  $\text{CO}_2$  ( $360\text{ ppm}$ ).

Влажность в кювете регистрировалась с помощью газоанализатора и варьировала в пределах  $13000\text{--}25000\text{ ppm}$ . Для оценки особенностей ответов газообмена и водного обмена при разных концентрациях  $\text{H}_2\text{O}$  в воздухе растения были объединены в группы, охватывающие два диапазона влажностей: умеренную (от  $13000$  до  $19000\text{ ppm}$ ,  $45\text{--}67\%$ ) и высокую (от  $19000$  до  $25000\text{ ppm}$ ,  $67\text{--}89\%$ ). В условиях умеренной и высокой влажности окружающего лист воздуха, анализ средних начальных уровней транспирации (рис. 2а) и фотосинтетической ассимиляции  $\text{CO}_2$  (рис. 2б) показал лишь тенденцию к снижению транспирации при высокой влажности; отличий начального уровня ассимиляции при различной влажности зарегистрировано не было.

Биологическая повторность экспериментов составляла не менее 10 (*n*). В работе представлены примеры записей, средние значения и их стандартные отклонения, а также значения коэффициентов линейной корреляции между вызванными вариабельными потенциалами изменений транспирации и ассимиляции  $\text{CO}_2$  на различных фазах развития ответов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

На первом этапе исследования было показано, что локальный ожог листа гороха приводит к генерации и распространению по растению электриче-

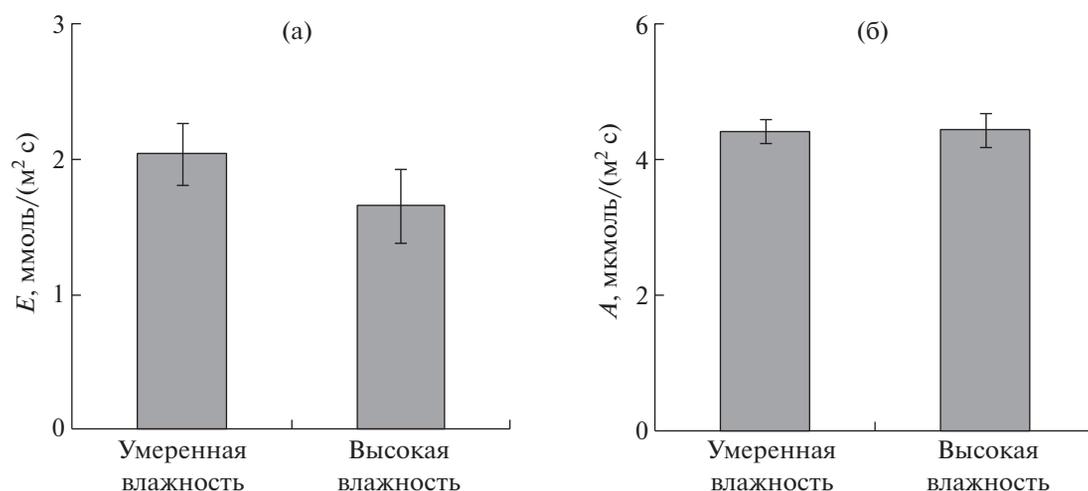


Рис. 2. Средние начальные уровни транспирации (а) и фотосинтетической ассимиляции  $\text{CO}_2$  (б) листьев гороха посевного в условиях умеренной (13000–19000 ррп,  $n = 10$ ) и высокой (19000–25000 ррп,  $n = 11$ ) влажности, окружающего лист воздуха.

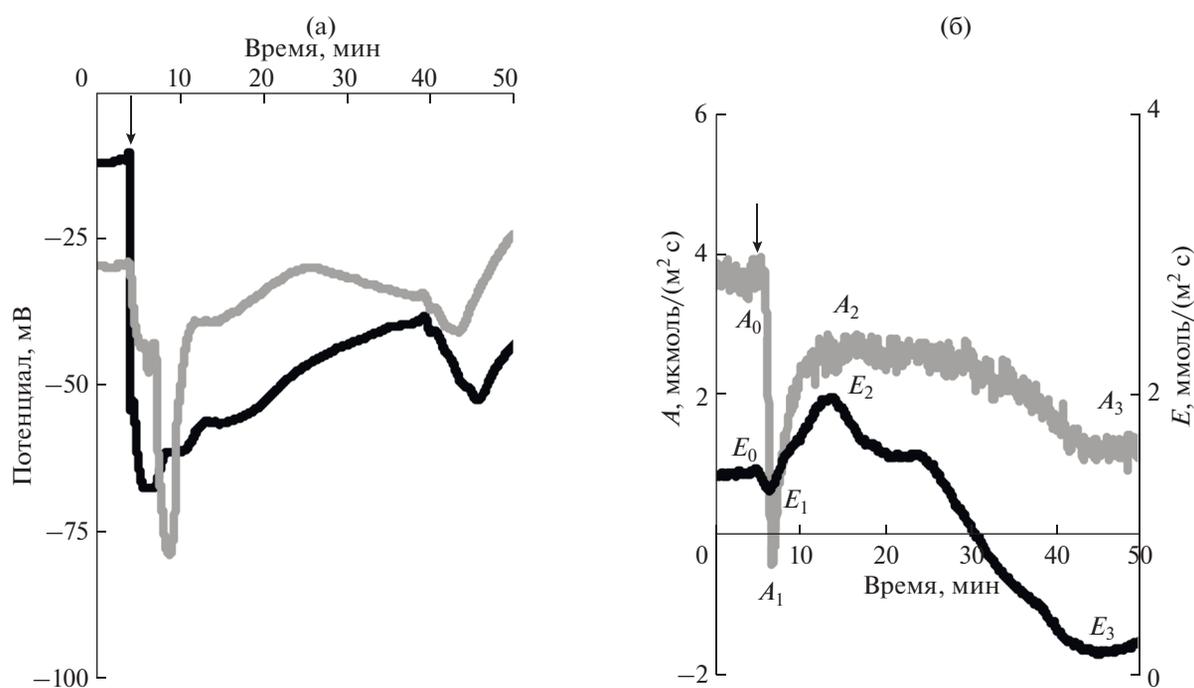
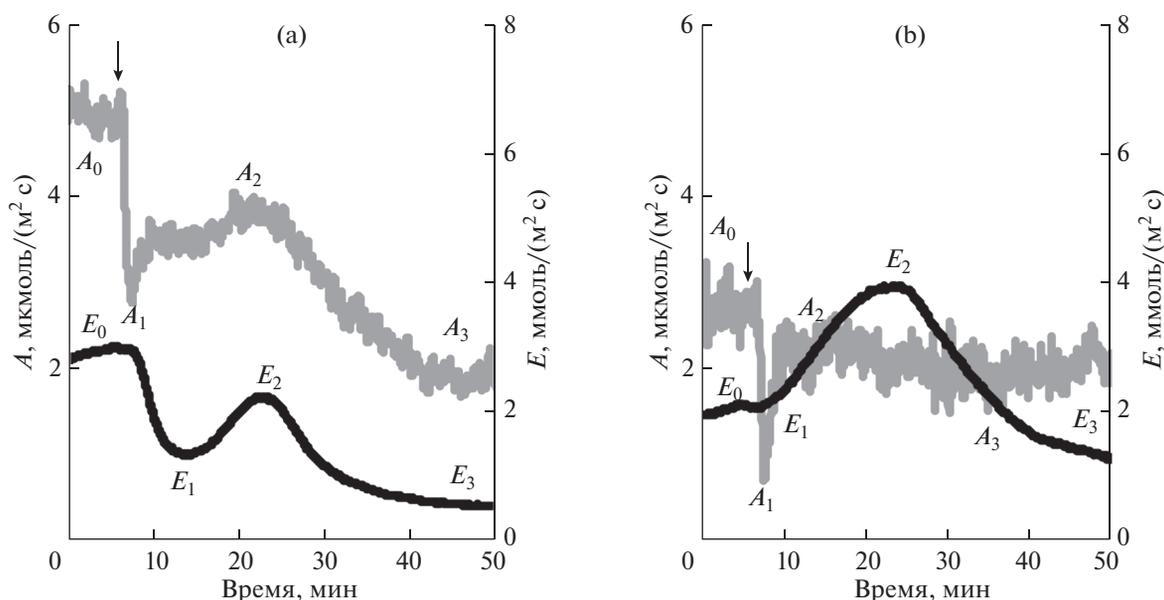


Рис. 3. Примеры вызванного локальным ожогом переменного потенциала во втором зрелом листе гороха посевного – серая линия и в стебле у основания этого листа – черная линия (а), и изменений фотосинтетической ассимиляции  $\text{CO}_2$  ( $A$  – серая линия) и транспирации ( $E$  – черная линия) при абсолютной влажности около 19000 ррп (66% относительной влажности) (б). Стрелкой обозначен момент ожога первого зрелого листа.  $A$  и  $E$  с индексами обозначают нулевой уровень и последующие экстремумы кривых ассимиляции и транспирации, соответственно.

ского сигнала в виде переменного потенциала (рис. 3а). Амплитуда электрической реакции, развивающейся в нераздраженном листе растения на расстоянии 7–10 см от зоны повреждения, составляла  $52 \pm 5$  мВ. После ожога и распространения ВП в исследуемой зоне возникали также из-

менения активности транспирации и ассимиляции  $\text{CO}_2$  (рис. 3б). Изменения транспирации и ассимиляции имели 3-фазный характер (быстрое снижение  $E_0$ - $E_1$ , медленное возрастание  $E_1$ - $E_2$ , длительное снижение  $E_2$ - $E_3$ ). В случае ассимиляции  $\text{CO}_2$  наблюдалось ее выраженное снижение



**Рис. 4.** Примеры вызванных локальным ожогом и связанным с ним переменным потенциалом изменений фотосинтетической ассимиляции  $\text{CO}_2$  ( $A$  – серая линия) и транспирации ( $E$  – черная линия) листьев гороха посевного при абсолютной влажности 16000 ppm (а) и 20000 ppm (б). Стрелкой обозначен момент ожога первого зрелого листа.  $A$  и  $E$  с индексами обозначают нулевой уровень и последующие экстремумы кривых ассимиляции и транспирации, соответственно. В качестве умеренной принималась влажность в диапазоне от 13000 до 19000 ppm ( $n = 10$ ), в качестве высокой – от 19000 до 25000 ppm ( $n = 11$ ).

$A_0$ - $A_1$ , затем повышение до уровня  $A_2$  и снижение к  $A_3$ . Отметим, что длительность первых двух фаз составляла в среднем около 6–7 мин, а через 15–30 мин начиналась вторая фаза снижения ассимиляции.

На следующем этапе был проведен анализ влияния влажности воздуха на вызванные ВП транспирационные и фотосинтетические ответы. Было показано, что ответы транспирации существенно зависели от влажности окружающего лист воздуха. Так, при умеренной влажности происходило сильное снижение транспирации с уровня  $E_0$  до  $E_1$ , затем ее небольшое возрастание до  $E_2$ , которое сменялось еще более выраженным медленным снижением до уровня  $E_3$  (рис. 4а). При высокой влажности воздуха наблюдалась иная картина: незначительное снижение транспирации с  $E_0$  до  $E_1$  сменялось существенным повышением до уровня  $E_2$ , на завершающем этапе реакции происходило снижение транспирации до уровня  $E_3$ , который был лишь немного ниже начального  $E_0$  (рис. 4б). В случае ассимиляции явные различия между вызванной ВП быстрой инактивацией фотосинтеза при разной влажности отсутствовали, однако длительное снижение ассимиляции  $\text{CO}_2$  было намного более выраженным при умеренной влажности воздуха (рис. 4).

Анализ средних значений изменения транспирации при ВП показал, что при умеренной влаж-

ности значения таких показателей, как  $E_1$ - $E_0$  и  $E_3$ - $E_0$  были достоверно выше, чем при высокой влажности (таблица). Также при высокой влажности наблюдалось возрастание ответа параметра  $E_2$ - $E_0$  по сравнению с нулевым уровнем, т.е. ВП в этих условиях и в этом временном диапазоне вызывал активацию транспирации по сравнению с начальным уровнем. Важно также отметить, что влажность воздуха практически не влияла на величину возрастания от  $E_1$  к  $E_2$ . Последнее позволяет предположить, что возрастание транспирации от  $E_1$  к  $E_2$  представляет собой не просто снижение подавления транспирации, а именно ее активацию, которая имеет свои собственные механизмы. Анализ средних значений изменения ассимиляции  $\text{CO}_2$  при ВП показал достоверно большие величины параметров  $A_2$ - $A_0$  и  $A_3$ - $A_0$  при умеренной влажности воздуха. Для разности экстремумов  $A_1$ - $A_0$  наблюдалась лишь слабая тенденция к снижению при высокой влажности воздуха. Как и в случае транспирационных ответов, влажность воздуха не влияла на изменения  $A_2$ - $A_1$  (таблица 1).

Проведение корреляционного анализа между вызванными переменным потенциалом изменениями транспирации и ассимиляции  $\text{CO}_2$  на различных фазах развития ответов показало умеренную достоверную корреляцию между  $A_2$ - $A_0$  и  $E_2$ - $E_0$  ( $R = 0.53$ ) и высокую достоверную корреляцию между  $A_3$ - $A_0$  и  $E_3$ - $E_0$  ( $R = 0.81$ ) (рис. 5). Такой

**Таблица 1.** Величины вызванных переменными потенциалами изменений транспирации и ассимиляции CO<sub>2</sub> листьев гороха посевного

Фаза ответа	Умеренная влажность	Высокая влажность
E <sub>1</sub> -E <sub>0</sub> , ммоль/(м <sup>2</sup> с)	-0.717 ± 0.235*	-0.170 ± 0.055
E <sub>2</sub> -E <sub>0</sub> , ммоль/(м <sup>2</sup> с)	-0.095 ± 0.320	0.294 ± 0.115
E <sub>3</sub> -E <sub>0</sub> , ммоль/(м <sup>2</sup> с)	-1.553 ± 0.228*	-0.403 ± 0.153
E <sub>2</sub> -E <sub>3</sub> , ммоль/(м <sup>2</sup> с)	0.575 ± 0.168	0.400 ± 0.103
A <sub>1</sub> -A <sub>0</sub> , мкмоль/(м <sup>2</sup> с)	-2.592 ± 0.253	-2.092 ± 0.252
A <sub>2</sub> -A <sub>0</sub> , мкмоль/(м <sup>2</sup> с)	-1.195 ± 0.128*	-0.717 ± 0.126
A <sub>3</sub> -A <sub>0</sub> , мкмоль/(м <sup>2</sup> с)	-2.310 ± 0.310*	-1.275 ± 0.240
A <sub>2</sub> -A <sub>3</sub> , мкмоль/(м <sup>2</sup> с)	1.623 ± 0.271	1.375 ± 0.284

Примечание. E<sub>1</sub>-E<sub>0</sub>, A<sub>1</sub>-A<sub>0</sub> – от начального уровня до первого экстремума; E<sub>2</sub>-E<sub>0</sub>, A<sub>2</sub>-A<sub>0</sub> – от начального уровня до второго экстремума; E<sub>3</sub>-E<sub>0</sub>, A<sub>3</sub>-A<sub>0</sub> – от начального уровня до третьего экстремума; E<sub>2</sub>-E<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>-A<sub>1</sub> – от первого до второго экстремума в условиях умеренной (13000 – 19000 ppm, n = 10) и высокой (19000–25000 ppm, n = 11) влажности окружающего лист воздуха. Расположение экстремумов показано на рисунках 2 и 3. \* – отличия от варианта с высокой влажностью статистически значимы (p < 0.05).

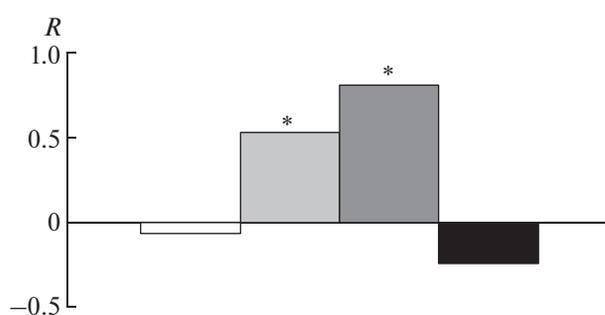
результат показывает, что изменения устьичной проводимости, вероятно, лежащие в основе вызванных ВП изменений транспирации, слабо влияют на быструю компоненту фотосинтетического ответа, однако могут вносить существенный вклад в длительное ингибирование фотосинтеза.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют о наличии связи индуцированных переменным потенциалом изменений транспирации с уровнем влажности воздуха, что согласуется с обобщенными литературными данными, представленными во Введении [10, 12, 13, 15–18, 23, 24]. Интерпретация полученных результатов требует обращения к механизму генерации переменного потенциала в клетках высших растений [9, 25]. Генерация ВП связана со входом в клетку ионов Ca<sup>2+</sup>, увеличение концентрации которого вызывает активацию анионных каналов и инактивацию протонной АТФазы, что ведет к развитию деполяризации. Формирование реполяризации вызвано выходом из клетки ионов K<sup>+</sup> и реактивацией протонного насоса [25]. Как было отмечено выше, в целом можно выделить следующие стадии индуцированного ВП транспирационного ответа: кратковременная инактивация, переходная активация и длительная инактивация. Выраженность каждой из стадий ответа потенциально может варьировать при различной влажности воздуха, что обуславливает различия в итоговой (суммарной) динамике транспирации.

Известно, что закрытие устьиц обусловлено инактивацией K<sup>+</sup><sub>inward</sub>-каналов, активацией K<sup>+</sup><sub>outward</sub>-каналов, а также анионных каналов и снижением активности Н<sup>+</sup>-АТФазы [25, 26], что

приводит к уменьшению концентрации осмотически активных ионов и падению тургора. Генерация ВП связана с инактивацией Н<sup>+</sup>-АТФазы плазматической мембраны, которая приводит к активации ионных каналов и возникновению масштабных потоков K<sup>+</sup> и Cl<sup>-</sup> из клетки [25]. На основании этого можно предполагать ключевую роль снижения активности Н<sup>+</sup>-АТФазы и последующей активации ионных каналов в развитии кратковременной инактивации транспирации. Проведенный ранее ингибиторный анализ [13], который показал ключевую роль инактивации Н<sup>+</sup>-АТФазы в развитии изменений транспирации при ВП, подтверждает это предположение. Допол-



**Рис. 5.** Величины коэффициентов линейной корреляции (R) между вызванными переменными потенциалами изменениями транспирации и ассимиляции CO<sub>2</sub> листьев гороха посевного на различных фазах развития ответов. Белым цветом обозначена корреляция фаз A<sub>1</sub>-A<sub>0</sub> и E<sub>1</sub>-E<sub>0</sub> (□), светло-серым цветом – корреляция A<sub>2</sub>-A<sub>0</sub> и E<sub>2</sub>-E<sub>0</sub> (■), темно-серым – A<sub>3</sub>-A<sub>0</sub> и E<sub>3</sub>-E<sub>0</sub> (■), черным – A<sub>2</sub>-A<sub>1</sub> и E<sub>2</sub>-E<sub>1</sub> (■). Коэффициенты корреляции рассчитаны по всему исследованному диапазону влажностей (n = 21). \* – коэффициент корреляции является статистически значимым (p < 0.05).

нительным аргументом в пользу приведенного механизма является также близкое время (первые 3–5 минут после нанесения локального ожога) развития кратковременной инактивации транспирации и быстрой начальной деполяризации в ходе ВП, которая в значительной степени связана с активацией ионных каналов [25].

Аналогичные ионные механизмы могут обуславливать и длительную инактивацию транспирации; в то же время такая инактивация может быть связана не только непосредственно с распространением ВП, но и с вызванным вариабельным потенциалом длительным повышением содержания стрессовых фитогормонов (прежде всего, абсцизовой кислоты) [8], которые регулируют активность анионных и калиевых каналов, а также  $H^+$ -АТ-Фазы, снижая тем самым устьичную проводимость [28]. Литературные данные [17, 18] подтверждают это предположение, показывая, что ВП увеличивает содержание абсцизовой кислоты в растении, при этом снижение ассимиляции  $CO_2$  и транспирации после вариабельного потенциала на длительных временных интервалах (десятки минут) связано, по-видимому, с таким повышением.

Можно предположить, что сходные изменения ионного транспорта и снижение тургора, происходящие не в устьичных, а в эпидермальных клетках, также обеспечивают активацию транспирации, имеющую место после кратковременной инактивации. Известно, что активация транспирации может быть вызвана снижением тургора в соседних с замыкающими эпидермальных клетках – так называемый эффект Иванова [27]. Такое снижение тургора эпидермальных клеток может быть также связано с распространением вариабельного потенциала и возникновением трансмембранных ионных потоков. Различия в динамике изменения тургора устьичных и эпидермальных клеток могут обуславливать наблюдаемые многофазные изменения транспирации, развивающиеся после локального повреждения. В свою очередь, тип транспирационного ответа при отличающейся влажности воздуха может зависеть от различного влияния содержания воды в воздухе на вызванные ВП ответы замыкающих клеток устьиц и клеток эпидермиса; однако механизмы такого влияния требуют будущих исследований. Изменение активности ассимиляции, как показано выше, также проявляет зависимость от уровня влажности воздуха, при этом увеличение влажности ведет к понижению ответа ассимиляции  $CO_2$ . Наличие такой зависимости может объясняться существованием двух путей регуляции интенсивности ассимиляции. Первый из них связан с возрастанием внеклеточного рН, имеющего место при генерации ВП, приводящее к снижению поступления  $CO_2$  в клетку и уменьшению активности темновой стадии фотосинтеза [8]. Определенный вклад в спад ассимиляции  $CO_2$

может вносить и понижение внутриклеточного рН, которое приводит к закислению стромы хлоропластов [20], тем самым, вероятно, снижая активность ферментов цикла Кальвина.

Другим путем ВП-индуцированного уменьшения поступления  $CO_2$  в клетки мезофилла является, по-видимому, снижение устьичной проводимости; вероятно, именно этот путь в значительной степени отвечает за длительную инактивацию фотосинтеза (десять минут), так как на этом временном интервале между изменениями транспирации и ассимиляции  $CO_2$  наблюдается высокая корреляция. При этом, если первый из отмеченных механизмов ведет к снижению интенсивности ассимиляции независимо от влажности воздуха, то изменение устьичной проводимости, как было отмечено выше, может иметь различную направленность, соответственно внося вклад в активацию или инактивацию ассимиляции. Однако, в отличие от транспирации, ответы ассимиляции изменяются только по амплитуде, сохраняя свою направленность (снижение активности) (рис. 5). Это может говорить о том, что первый из указанных механизмов вносит больший вклад в регуляцию ассимиляции при распространении ВП.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ранее нами было показано, что распространяющиеся вариабельные потенциалы [13, 19, 21] участвуют в повышении теплоустойчивости фотосинтетического аппарата и растения в целом, т.е. являются одним из механизмов адаптации растения к действию температурного фактора [8]. Обнаруженная в настоящей работе зависимость параметров вызванного ВП функционального ответа от влажности может быть значимой для “выбора стратегии” такой адаптации в условиях комбинированного действия повышенной температуры и различного уровня влажности. В частности, в условиях повышенной влажности фактор потери влаги для растения не столь критичен, в связи с чем целесообразным является снижение температуры путем повышения транспирации. В условиях умеренной и низкой влажности определяющим для выживания будет снижение транспирации для обеспечения приемлемого для жизни уровня содержания воды.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (Государственное задание № 6.3199.2017/4.6) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-34-00972 мол\_а).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Perrone I., Pagliarani C., Lovisollo C., Chitarra W., Roman F., Schubert A. Recovery from water stress

- affects grape leaf petiole transcriptome // *Planta*. 2012. V. 235(6). P. 1383–1396.
2. Karuppanapandian T., Geilfus C.M., Mühling K.H., Novák O., Gloser V. Early changes of the pH of the apoplast are different in leaves, stem and roots of *Vicia faba* L. under declining water availability // *Plant Sci*. 2017. V. 255. P. 51–58.
  3. Mott K. Leaf hydraulic conductivity and stomatal responses to humidity in amphistomatous leaves // *Plant Cell Environ*. 2007. V. 30. P. 1444–1449.
  4. Kuwagata T., Ishikawa-Sakurai J., Hayashi H., Nagasuga K., Fukushi K., Ahamed A., Takasugi K., Katsuhara M., Murai-Hatano M. Influence of low air humidity and low root temperature on water uptake, growth and aquaporin expression in rice plants // *Plant Cell Physiol*. 2012. V. 53(8). P. 1418–1431.
  5. Bi H., Kovalchuk N., Langridge P., Tricker P.J., Lopato S., Borisjuk N. The impact of drought on wheat leaf cuticle properties // *BMC Plant Biol*. 2017. V. 17(1). Article 85.
  6. Fromm J., Lautner S. Electrical signals and their physiological significance in plants // *Plant Cell Environ*. 2007. V. 30. P. 249–257.
  7. Gallé A., Lautner S., Flexas J., Fromm J. Environmental stimuli and physiological responses: The current view on electrical signalling // *Environmental and Experimental Botany*. 2015. V. 114. P. 15–21.
  8. Sukhov V. Electrical signals as mechanism of photosynthesis regulation in plants // *Photosynthesis Research*. 2016. V. 130(1–3). P. 373–387.
  9. Vodeneev V.A., Katicheva L.A., Sukhov V.S. Electrical signals in higher plants: Mechanisms of generation and propagation // *Biophysics*. 2016. V. 61. P. 505–512.
  10. Lautner S., Stummer M., Matyssek R., Fromm J., Grams T.E.E. Involvement of respiratory processes in the transient knockout of net CO<sub>2</sub> uptake in *Mimosa pudica* upon heat stimulation // *Plant Cell Environ*. 2014. V. 37. P. 254–260.
  11. Grams T.E.E., Lautner S., Felle H.H., Matyssek R., Fromm J. Heatinduced electrical signals affect cytoplasmic and apoplastic pH as well as photosynthesis during propagation through the maize leaf // *Plant Cell Environ*. 2009. V. 32. P. 319–326.
  12. Sukhov V., Orlova L., Mysyagin S., Sinitsina J., Vodeneev V. Analysis of the photosynthetic response induced by variation potential in geranium // *Planta*. 2012. V. 235. P. 703–712.
  13. Sukhov V., Surova L., Sherstneva O., Bushueva A., Vodeneev V. Variation potential induces decreased PSI damage and increased PSII damage under high external temperatures in pea // *Funct. Plant Biol*. 2015. V. 42. P. 727–736.
  14. Grams T.E.E., Koziolok C., Lautner S., Matyssek R., Fromm J. Distinct roles of electric and hydraulic signals on the reaction of leaf gas exchange upon re-irrigation in *Zea mays* L. // *Plant Cell Environ*. 2007. V. 30. P. 79–84.
  15. Galle A., Lautner S., Flexas J., Ribas-Carbo M., Hanson D., Roesgen J., Fromm J. Photosynthetic responses of soybean (*Glycine max* L.) to heat-induced electrical signalling are predominantly governed by modifications of mesophyll conductance for CO<sub>2</sub> // *Plant Cell Environ*. 2013. V. 36. P. 542–552.
  16. Kaiser H., Grams T.E.E. Rapid hydro-passive opening and subsequent active stomatal closure follow heat-induced electrical signals in *Mimosa pudica* // *Journal of Experimental Botany*. 2006. V. 57. P. 2087–2092.
  17. Hlavackova V., Krchnak P., Naus J., Novak O., Spundova M., Strnad M. Electrical and chemical signals involved in short-term systemic photosynthetic responses of tobacco plants to local burning // *Planta*. 2006. V. 225. P. 235–244.
  18. Hlavinka J., Nozkova-Hlavackova V., Flokova K., Novak O., Naus J. Jasmonic acid accumulation and systemic photosynthetic and electrical changes in locally burned wild type tomato, ABA-deficient sitiens mutants and sitiens pre-treated by ABA // *Plant Physiol. Biochem*. 2012. V. 54. P. 89–96.
  19. Sukhov V., Surova L., Sherstneva O., Vodeneev V. Influence of variation potential on resistance of the photosynthetic machinery to heating in pea // *Physiologia Plantarum*. 2014. V. 152. P. 773–783.
  20. Sukhov V., Surova L., Morozova E., Sherstneva O., Vodeneev V. Changes in H<sup>+</sup>-ATP synthase activity, proton electrochemical gradient, and pH in pea chloroplast can be connected with variation potential // *Frontiers in Plant Science*. 2016. V. 7. Article 1092.
  21. Surova L., Sherstneva O., Vodeneev V., Sukhov V. Variation potential propagation decreases heat-related damage of pea photosystem I by two different pathways // *Plant Signaling & Behavior*. 2016. V. 11(3). Article e1145334.
  22. Ретивин В.Г., Опритов В.А., Федулина С.Б. Приспособление тканей стебля *Cucurbita pepo* к повреждающему действию низких температур индуцированной потенциалом действия // *Физиология растений*. 1997. Т. 44. С. 499–510.
  23. Koziolok C., Grams T.E.E., Schreiber U., Matyssek R., Fromm J. Transient knockout of photosynthesis mediated by electrical signals // *New Phytologist*. 2004. V. 161. P. 715–722.
  24. Grams T.E.E., Lautner S., Felle H.H., Matyssek R., Fromm J. Heatinduced electrical signals affect cytoplasmic and apoplastic pH as well as photosynthesis during propagation through the maize leaf // *Plant Cell Environ*. 2009. V. 32. P. 319–326.
  25. Vodeneev V., Akinchits E., Sukhov V. Variation potential in higher plants: Mechanisms of generation and propagation // *Plant Signaling & Behavior*. 2015. V. 10(9). Article e1057365.
  26. Wang Y., Noguchi K., Ono N., Inoue S., Terashima I., Kinoshita T. Overexpression of plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase in guard cells promotes light-induced stomatal opening and enhances plant growth // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2014. V. 111. P. 533–538.
  27. Kollist H., Nuhkat M., Rob M., Roelfsema G. Closing gaps: linking elements that control stomatal movement // *New Phytologist*. 2014. V. 203. P. 44–62.
  28. Aliniaieifard S., van Meeteren U. Can prolonged exposure to low VPD disturb the ABA signalling in stomatal guard cells? // *J. Exp. Bot*. 2013. V. 64. P. 3551–3566.