МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ ПО АНАЭРОБИОЗУ РАСТЕНИЙ: «РАСТЕНИЕ И КИСЛОРОДНЫЙ СТРЕСС»

С 9 по 13 сентября 1985 года в Москве под эгидой ЮНЕСКО и Академии наук СССР состоялся Международный симпозиум по анаэробнозю растений, в работе которого принимали участие ведущие специалисты из 14 стран. Работа симпозиума отличалась широтой охвата проблемы кислородного обмена и анаэробноза растений. Основная часть докладов была посвящена вопросам физиологии, биохимии, экологии растений в условиях кислородной недостаточности, часть же — особенностям переувлажненных, анаэробных почв и физиологическим и биохимическим особенностям плодов при их длительном хранении в условиях гипоксии.

Во вступительной пленарной лекции председатель Оргкомитета симпозиума проф. Б. Б. Варталегаи отметил, что развитие исследований в области гипоксии и аноксии высших растений привело к возникновению на стыке физиологии, биохимии и экологии растений нового научного направления — изучения об анаэробнозе растений.

Докладчик отметил также, что стимулом к быстрому развитию фундаментальных исследований в данной области является осознание теперь значимости результатов этих работ и с точки зрения практической агрохимии, лесоведения, длительного хранения продуктов сельского хозяйства.

Ценная научная информация, отражающая современное состояние исследований в области дыхания и метаболизма кислорода у растений, была приведена в лекциях Дж. Пальмера (Великобритания), К. Ляже (Франция) и В. Батта (Великобритания).

В лекции Дж. Пальмера, посвященной регуляции транспорта электронов в изолированных растительных митохондриях, было подчеркнуто, что механизм транспорта электронов в митохондриях у растений сложнее, чем у животных. Это связано с тем, что в жизнедеятельности растительной клетки метаболизм митохондрий играет более сложную роль. Специфика рас-

гительных митохондрий, в частности, состоит в том, что они не препятствуют беспрерывному метаболизму углерода, даже в условиях, когда благодаря фотосинтезу или субстратному фосфорилированию соотношение АТФ/АДР достигает высоких значений.

Наиболее выраженным отличием митохондрий растений от митохондрий животных является наличие у первых электроно-транспортной цепи, резистентной к классическим ингибиторам (ротенону, антимизину А и пизизиду) и не сопряженной с синтезом АТФ.

Имеется основание предполагать наличие взаимоотношений между резистентными к ингибитору дегидрогеназой и оксидазой, благодаря чему обеспечивается окисление НАДН параллельно цитохромному пути.

В пленарной лекции «Цианидоустойчивое дыхание растений» К. Ланс отметил важность исследований в этой области, так как компоненты этого участка пока неизвестны. Можно предполагать существенную физиологическую значимость этого пути дыхания, поскольку он встречается у подавляющего большинства растительных объектов. Возможно, он важен для сброса излишков восстановительной силы (излишков электронов в случае насыщения основного пути транспорта) для пополнения пула CO_2 для фотосинтеза, а также для термогенного эффекта у ароидных.

В лекции В. Батта (Великобритания) «Металл и металлоэнзим — катализируемая оксигенация и окисление» были рассмотрены главным образом внемитохондриальные окислительные системы растений и процессы прямого оксигенирования углерода субстрата окисления. Докладчик подробно остановился также на окислительно-восстановительных условиях, возникающих в почвах или в растворительных тканях при ограничении доступа кислорода, причинах прекращения роста корней и разрушения тканей.

Доклады, посвященные непосредствен-

ному анаэробному растений, довольно полно отражали современный уровень исследований в этой области науки. Они касались энергетички клетки, белкового и гормонального метаболизма, путей адаптации к аноксии и причин повреждения растений в отсутствие кислорода, а также экологических аспектов адаптации. Затрагивались и практические стороны адаптации растений к условиям аноксии.

В докладе «Соотношение адениновых нуклеотидов и аденилатный энергетический заряд как средство изучения тканей в условиях гипоксии и аноксии» А. Прадэ (Франция) развил представления о том, что величина соотношения адениновых нуклеотидов, а также аденилатный энергетический заряд коррелируют с активностью энергетического метаболизма в указанных условиях.

Доклад М. Сакеа (США) касался обмена белков при аноксии в проростках кукурузы. Он отметил, что в условиях анаэробного прекращается синтез «аэробных» белков, но индуцируется синтез примерно 20 разновидностей «анаэробных» белков, среди которых были идентифицированы алкогольдегидрогеназа и некоторые другие гликолитические ферменты. Доказано, что индукция синтеза этих белков осуществляется на генном уровне.

Доклад Р. Кеннеди (США) «Анаэробный метаболизм у риса и сорняков рисовых полей» был посвящен в основном изучению метаболизма у представителей группы злаковых сорняков *Echinochloa Spp.*, различающихся по устойчивости к условиям аноксии. Обнаружено образование структурно-интактных и функционально-полноценных митохондрий при анаэробном прорастании семян этих растений. У представителей *Echinochloa* выявлен активный липидный синтез, а также деградация липидов через посредство глиоксисоматного цикла.

Доклад М. Джексона (Великобритания) «Действие гормонов при адаптации растений к погружению в воду и затопленности» был посвящен важной роли гормонального комплекса растений в морфологических перестройках, связанных с адаптацией к условиям затопления. Отмечалось, что именно гормональные факторы (этилен) вызывают такие существенные для выживания растений реакции, как быстрый рост стебля и листьев у водных двудольных и риса, образование аэренхимы (воз-

душных полостей) у придаточных корней кукурузы или быстрое закрытие устьиц (абсциловая кислота).

В докладе Дж. Робертса (США) «Покисление цитоплазмы как причина гибели анаэробных корней сельскохозяйственных культур» была показана важная роль переключения путей ферментации с лактатного на алкогольный при адаптации к условиям аноксии.

Лактатная ферментация в первые минуты аноксии вызывает сильное подкисление цитоплазмы, блокирующее образование АТФ; только переключение гликолиза на путь алкогольной ферментации с образованием спирта, который может выделяться в окружающую среду, спасает растение от гибели.

В обзорном докладе известного специалиста в области биохимической адаптации П. Хочачки (Канада) рассматривалась стратегия адаптации животных к гипоксии, в частности, роль торможения метаболизма и ионной проницаемости в этих стрессовых условиях. Обращение плазматической мембраны позволяют поддерживать в сопряженном состоянии метаболическую и мембранную функции. Однако для теплокровных животных основным ралобизирующим фактором является гипотермия.

Доклад Х. Тсузэи и М. Шибасэки (Япония) был посвящен свойствам митохондрий проростков риса, выращенных при затоплении, и их изменениям при адаптации в воздушной среде, т. е. в присутствии O_2 . Было показано, что митохондрии из затопленных проростков обладают цитохромами *b*, *c* и *c*, хотя и в меньших концентрациях, чем растения, выращенные аэробно. При восстановлении аэрации проростков содержание цитохромов восстанавливается до уровня контрольных растений, выращенных в условиях свободного доступа кислорода. Митохондрии, изолированные из затопленных проростков, способны окислять сукцинат и малат, хотя со значительно меньшей скоростью (в особенности малат), чем митохондрии из контрольных растений; при этом транспорт электронов в дыхательной цепи митохондрий сопряжен с фосфорилированием.

В докладах С. Лебловой, Ж. Бартовой и М. Сибировой (Чехословакия) обсуждались итоги многолетних исследований по изучению физико-химических свойств ферментов анаэробного метаболизма растений

(алкогольдегидрогеназы, лактатдегидрогеназы, шруэатдекарбоксилазы), и также действия заражающих среду веществ на свойства этих ферментов.

О действии кислородного дефицита в корнях на содержание этанола, лактата и глюкозы и на активность гликолитических ферментов, и также распределение ^{14}C -фото-ассимилятов у проростков пшеницы сообщалось в докладах Дж. Паскуты и Р. Хорлахера (Польша) и Е. М. Виденрова (ГДР).

В докладах А. Бертини, И. Брамбиллы и Р. Раттини (Италия) были представлены результаты исследований анаэробного метаболизма отдельных корней риса при наличии эндогенного восстановления нитрата и отсутствия этого процесса. Авторы показали, что добавки нитратов и среда с корнями снижают в условиях аноксии восстановительность таких ключевых компонентов обмена, как НАД, и стимулируют гликолиз — основной энергодающий процесс при аноксии. Их влияние выражается также в увеличении потребления углеводов, снижении содержания вредодействующего лактата, повышении аденилатного энергетического заряда ткани.

В докладе С. Эндрюса и М. Померуа (Канада) были приведены результаты изучения действия анаэробных условий, возникающих при вмерзании растений озимой пшеницы в лед во время образования ледяной корки на поверхности почвы при колебании температуры около 1°C . Накопление этанола с CO_2 представляет наибольшую опасность для растений в указанных условиях и вызывает повреждение растений.

Свет, индуцируя фотосинтез и выделение O_2 , снижает анаэробности вмерзших в лед проростков. В опытах с изолированными протопластами было показано, что Ca^{++} может быть протектором против повреждения, вызванного вмерзанием в лед.

В докладе Д. Кома (Франция) была продемонстрирована идентичность некоторых физиологических реакций растений в ответ на действие анаэробии и холодной обработки. Так, прерывание покоя почек и семян может наблюдаться как при холодной обработке, так и при воздействии аноксии. Аноксия может заменить ирригацию для прорастания некоторых почек. Холодовая обработка может снизить чувствительность к аноксии.

О. Регнард и П. Судзи, а также Корбинье из той же лаборатории показали, что этилен, образующийся в условиях аэ-

рации после аноксии или гипоксии, способен прерывать состояние покоя у почек поля.

Фундаментальные и практические аспекты хранения плодов при низком содержании кислорода обсуждались в докладе М. Ни (Великобритания). По мнению докладчика, даже при тех низких содержаниях кислорода, которые создаются и кажутся для хранения плодов, фитохромный путь окисления функционирует с максимальной активностью. Что же касается других окислителей, то маловероятно, что при столь низких парциальных давлениях кислорода они функционируют. Поэтому влияние низкого содержания кислорода на дыхание может быть косвенным. Предлагается, что низкое содержание кислорода тормозит процессы старения, связанные с усилением окислительной активности тканей. Интенсификация процесса гликолиза при аноксии может привести к накоплению токсических соединений, в том числе и этил-ацетата. Дальнейший прогресс в этой области связан с техническим оснащением, позволяющим регулировать содержание O_2 и CO_2 в среде.

В докладе Гамбрелла (США) были рассмотрены восстановительные процессы в почве, возникающие вследствие кислородной недостаточности, вызванной затоплением почвы.

В докладе В. Гопала (Индия) «Экологическое изучение растительности при кислородном стрессе (на примере индийской растительности влажных мест обитания)», было обращено внимание на то, что для растений влажных местообитаний гипоксия не является стрессовым фактором.

В докладе С. Жюли (Бразилия) была дана характеристика тропических растений, обитающих в затопленных областях Бразилии. Отмечено, что адаптация этих растений к условиям затопления происходит благодаря их способности лучше контролировать дыхательный метаболизм, наличием аэренхимы, вследствие чего энергетические потребности клеток корней этих растений достаточно обеспечены.

В докладе Нгуен-Хыу-Тхюк и Ле-Ван-Ку (Вьетнам) рассматривалось влияние концентрации кислорода на активность азотфиксации симбиотической системы *Azolla anabaena azolae*. Было показано, что максимальная фиксация азота у этой симбиотической системы наблюдается в условиях гипоксии (5% O_2).

В докладе «Некоторые мысли об аэрации корней и моделях аэрации» В. Амстронг (Великобритания) представил корень как многоцилиндрическую модель, где каждый участок—кора, стеллы имеют свои уровни содержания кислорода.

Широко используя в своих работах и качестве детектора кислорода платиновые электроды собственной конструкции, а также модельные системы корня, В. Амстронг и его сотрудники успешно изучают транспорт O_2 у растений, пытаясь описать это явление с помощью математических уравнений.

Профессор Р. Крауфорд (Великобритания) в своем выступлении «Новый взгляд на повреждение от аноксии» критически оценил выдвинутую им же ранее метаболическую теорию многоступенчатости адаптации растений к условиям аноксии, которая поддерживалась в работах Г. В. Черковой (СССР), и фактически вынужден был отказаться от нее, поскольку корни устойчивых к анаэробным условиям среды растений, послужившие основным объектом при построении этой теории, так же как корни неустойчивых растений, как теперь стало очевидным, не в состоянии пережить сколько-нибудь длительное отсутствие кислорода. Он приходит теперь к заключению, что повреждающее действие этанола, образующегося в тканях растений в анаэробных условиях, реализуется при перенесении аноксических растений в кислородные условия.

В работе симпозиума принимала участие большая группа советских специалистов, работающих в области анаэробного растения. Была дана характеристика переувлажненных земель, вскрыты причины гибели растений в этих неблагоприятных для растений условиях. Докладчики осветили также некоторые возможности повышения адаптационных способностей сельскохозяйственных растений к условиям кислородной недостаточности в среде.

В докладе И. И. Генерозовой, И. В. Захмеловой, А. Г. Сихчия «Деструкция и восстановление ультраструктуры митохондрий в условиях аноксии и постаноксии» показана возможность формирования структурно и функционально полноценных митохондрий в условиях аноксии у зародышей анаэробно набухающих семян кукурузы и пшеницы.

Наряду с этим, в опытах с проростками пшеницы и кукурузы в условиях продол-

жающейся аноксии обнаружено явление восстановления начавших деградировать митохондрий зоны меристемы. Показана также последовательность адаптивных и деструктивных изменений ультраструктуры митохондрий в условиях аноксии.

В докладе проф. А. А. Землянухина были приведены результаты исследования метаболизма ^{14}C аминокислот, сахаров в условиях анаэробноза, вызванного заменой воздуха на гелий или CO_2 разной концентрации.

Устойчивость озимых культур (ржи, пшеницы) к анаэробизму и адаптация их к кислородной недостаточности обсуждалась в докладах Е. Д. Остапюка, Е. К. Белецкой. По мнению этих авторов, активация алкогольдегидрогеназы при аноксии свидетельствует об усилении гликолиза и является показателем адаптации к аноксии. Это наблюдали авторы у более устойчивой в аноксии пшеницы по сравнению с рожью.

В докладе Г. М. Григоровой были приведены данные по морфологической перестройке тканей растений кукурузы при затоплении корневой системы и полном погружении растений в воду.

В докладе В. В. Малюка, Г. Д. Остапюка, А. М. Силаевой, Н. И. Видяля были представлены экспериментальные данные по структурно-функциональной перестройке митохондрий пшеницы и ржи при гипоксии, вызванной затоплением растений.

О некоторых особенностях семян риса, обуславливающих их прорастание в условиях анаэробноза, в частности, роль коллоидов и период прорастания семян, сообщалось в докладе Е. П. Алешин и Н. В. Воробьева.

Доклад В. М. Бурдасова был посвящен рассмотрению явления выпревания садовых растений под снегом (в условиях Сибири). Повреждение этих растений происходит вследствие прекращения доступа кислорода к тканям и перехода их на анаэробный метаболизм. Рекомендованы агротехнические приемы, позволяющие снизить потери от выпревания.

В докладе Г. А. Воробейова были рассмотрены пути адаптации сельскохозяйственных растений к корневому анаэробизму и способы повышения их устойчивости к анаэробным условиям почвы путем рационального применения удобрений, регуляторов роста.

В докладе З. Г. Ракитинский сообщалось о результатах исследования причин гибели

различных растений, вмерзших в лед вследствие колебания температур. Показано, что вмерзание в лед нарушает газообмен и препятствует закаливанию растений в осеннее время, что и является причиной их повреждения.

В докладе Л. Аникиевы и А. Александровой отмечено, что образование стерильной пылицы в результате затопления сильно снижает урожай. Отмечалась перспектива использования микроэлементов в некоторых биологически активных веществах для снижения отрицательного действия затопления.

В докладе Ю. Е. Новицкой сообщалось о том, что устойчивость хвои хвойных деревьев в зимний период связана с переключением их метаболизма на гетеротрофный анаэробный обмен.

Интересный доклад И. Малинта был посвящен характеристике переувлажненных земель биосферы и масштабам распространения их на нашей планете. Было отмечено, что если для влагообеспеченных широт переувлажненные земли—основной объект осушительной мелиорации, то для засушливых зон—это основные угодья для получения продуктов питания и корма для скота. Повышение их биологической продуктивности и предотвращение загрязнения—важная проблема, привлекающая все большее внимание.

Таким образом, Мэжковский симпозиум действительно подтвердил, что на стыке

биохимии, физиологии и экологии растений возникло новое научное направление—учение об анаэробизме растений, получившее теперь уже международное признание.

Симпозиум показал, что за сравнительно короткий период времени произошел заметный прогресс в некоторых важных направлениях исследований по анаэробизму растений: пути метаболизма углеводов и конечные продукты анаэробизма, метаболизм белков, гормоны и их роль, энергетика клетки, регуляция ферментов и метаболизма, транспорт молекулярного кислорода, структура и функция митохондрий, особенности роста и развития корней и подземных органов в условиях корневой гипоксии и аноксии.

Две главные стратегии адаптации растений к кислородной недостаточности, которые активно обсуждались на симпозиуме—это адаптация на уровне целого организма, которая осуществляется благодаря транспорту молекулярного кислорода из аэрируемых частей в органы, локализованные в бескислородной среде, и адаптация на молекулярном уровне, которая может реализовываться в условиях полного отсутствия кислорода в среде (биохимическая адаптация).

На заключительном заседании в многочисленных выступлениях участников подчеркивалась как научная результативность прошедшего симпозиума, так и дружеская и деловая атмосфера в его работе.

Б. Б. ВАРТАНЕЦЯН, К. С. ПОГОСЯН