

ELECTRICAL SIGNALS IN HIGHER PLANTS

V. A. OPRITOV

A short review of modern views on pulsed electrical activity in higher plants is presented. The basics of this phenomenon and its role in live processes of plants are considered.

Дан краткий обзор современных представлений об импульсной электрической активности у высших растений. Рассматриваются природа этого явления и его роль в процессах жизнедеятельности растительного организма.

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

В. А. ОПРИТОВ

Нижегородский государственный университет
им. Н.И. Лобачевского

ВВЕДЕНИЕ

Чем отличаются растения от животных? На этот вопрос биолог даст развернутый ответ, приведя ряд особенностей, свойственных только растениям. Это фотосинтез, кутикулярная и устьичная транспирация (испарение воды), передвижение веществ на далекие расстояния по специализированным проводящим тканям и т.д. Неискушенный наблюдатель отметит, пожалуй, лишь одну наиболее яркую особенность — животные обладают чувствительностью и активно реагируют на внешние воздействия. Растения, как правило, ведут неподвижный или малоподвижный образ жизни и внешне не проявляют быстрых реакций на действие раздражителей. В настоящей статье мы хотим показать, что это не так. Растениям, по-видимому, свойственна элементарная чувствительность, в осуществлении которой важную роль играет электрический тип сигнализации. По общим признакам он очень напоминает электрические процессы в нерве во время распространения нервного импульса.

ЭКСКУРС В ИСТОРИЮ

Одним из первых мысль о том, что растения обладают раздражимостью, то есть способны быстро реагировать на внешние воздействия и передавать сигнал об этом воздействии от одного органа к другому, высказал Ч. Дарвин (1875) [1]. Его внимание привлекли так называемые насекомоядные растения (росянка, венерина мухоловка, альдрованда), которые могут с помощью специальных приспособлений захватывать мелких насекомых и использовать их в пищу. Ловчие органы этих растений очень быстро механически реагируют на прикосновение насекомого. В этом Ч. Дарвин увидел большое сходство с поведением животных. Однако он не знал, что является основой такой высокой чувствительности. В 1887 году Бердон-Сандерсон показал, что быстрое движение венериной мухоловки сопровождается распространением в ее лопастях электрических импульсов, которые очень напоминают потенциалы действия в нерве.

В начале XX века решающее значение в изучении процессов раздражимости и возбудимости у растений имели работы выдающегося индийского ученого Д. Боса [2]. Д. Бос проводил опыты на стыдливой мимозе, которая, так же как и насекомоядные растения, проявляет способность к быстрым

движениям в ответ на механическое раздражение. Используя весьма чувствительную экспериментальную технику, Д. Бос установил, что раздражение листа мимозы вызывает возникновение в черешке электрических импульсов, которые, распространяясь до листовых подушечек, приводят к их сокращению и опадению листа. Электрические импульсы в черешке мимозы оказались очень похожими на те, которые возникают в ответ на раздражение у животных. Проводя многочисленные эксперименты с мимозой, Д. Бос все больше убеждался в сходстве восприятия и передачи раздражения у животных и растений. Этому сходству Д. Бос придавал большое значение, справедливо видя в нем убедительное подтверждение мысли о том, что растения и животные при всем кажущемся различии в их образе жизни, не отличаются принципиально своими реакциями на внешние воздействия.

Для утверждения этой идеи было чрезвычайно важно выяснить, является ли свойство раздражимости присущим только небольшой «экзотической» группе растений с быстрыми двигательными реакциями, или оно характерно для всех высших растений. Уже в опытах Д. Боса были получены данные, показывающие, что весьма быстрые электрические ответные реакции на внешние раздражители можно наблюдать и у некоторых высших растений. Однако решающее значение в подтверждении этого положения сыграли работы отечественного ученого Ивана Исидоровича Гунара и его школы [3], выполненные в 60-х годах в Московской сельскохозяйственной академии им. К.А. Тимирязева. И.И. Гунар с сотрудниками убедительно показали, что способность отвечать на внешние раздражители генерацией электрических импульсов, распространяющихся по растению и очень напоминающих потенциалы действия в нервах, свойственна всем высшим растениям.

В настоящее время изучением электрических сигналов у растений занимаются многие лаборатории как в нашей стране, так и за рубежом. Систематические исследования в этом направлении проводятся на кафедре биофизики Нижегородского государственного университета [4].

КОГДА ВОЗНИКАЮТ ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ У РАСТЕНИЙ?

Возьмем какое-либо высшее растение (например, тыкву), поднесем к кончику листа зажженную спичку и слегка подпалим его. Мы уже заранее можем сказать, что растение внешне никак не прореагирует на такое воздействие. Однако если предварительно мы подведем к стеблю растения два электрода и соединим их с усилителем и самописцем, то, к своему удивлению, увидим, что спустя короткое время после нанесения раздражения прибор регистрирует электрический импульс, который распространяется от листа к корням и является сигналом о

внешнем воздействии. Аналогичный электрический импульс, но распространяющийся от корней к листьям, можно наблюдать, если, например, поддействовать на корни 0,1 н КСl. Возникает он и при действии раздражителя на другие органы растения (стебли, усики и т.д.).

Набор раздражителей, вызывающих появление электрического сигнала, весьма разнообразен. Это может быть изменение температуры, механическое воздействие, облучение участка растения светом различного спектрального состава и т.д. При этом было бы неверно думать, что растения обладают меньшей способностью реагировать на внешний стимул, чем животные. Наоборот, в ряде случаев клетки растений способны отвечать генерацией электрических сигналов на такие воздействия, которые кажутся чрезвычайно слабыми. Например, отрезок волоса весом всего в 0,000822 мг при соприкосновении с щупальцем росянки вызывает ответную биоэлектрическую реакцию и заметное движение щупальца. В наших опытах понижение температуры от 23°C всего на 1 – 2°C вызывало генерацию распространяющихся электрических сигналов в стебле тыквы [4]. Таким образом, в естественной обстановке возникновение электрических сигналов у растений должно быть связано с действием не только сильных, повреждающих факторов, но и весьма слабых изменений в окружающей среде, которые постоянно наблюдаются в естественных условиях.

ТИПЫ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ У РАСТЕНИЙ

Удалось выявить по крайней мере три типа электрических сигналов, возникающих у растений в ответ на внешние воздействия. Первый тип – это потенциалы действия (ПД). Такое название этот тип электрических сигналов у растений получил благодаря тому, что по ряду признаков и механизму возникновения он соответствует ПД, возникающим в нервах животных. На рис. 1 представлены записи ПД стебля тыквы и аксона кальмара. Видно, что внешне они очень сходны и состоят из двух ветвей: восходящей (или фазы деполяризации, во время которой происходит уменьшение потенциала возбудимой мембраны) и нисходящей (или фазы реполяризации, в ходе которой мембранный потенциал восстанавливается до исходного уровня). Амплитуда обоих ПД составляет несколько десятков милливольт. Их внешнее отличие состоит в том, что в нервном волокне процессы деполяризации – реполяризации происходят значительно быстрее, что связано с особенностями строения возбудимых мембран. Поэтому общая длительность ПД в аксоне кальмара составляет всего несколько миллисекунд, в то время как длительность ПД в стебле тыквы достигает нескольких секунд и даже десятков секунд.

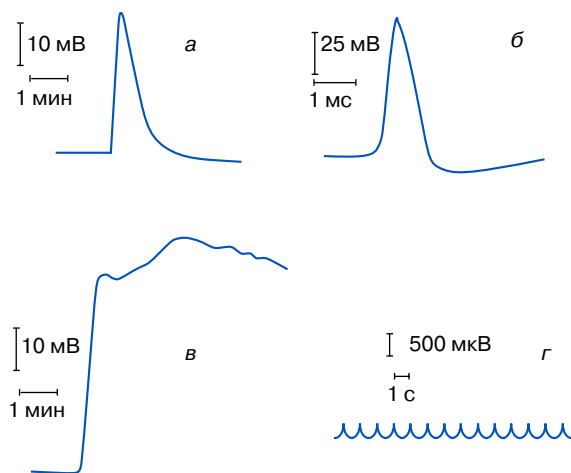


Рис. 1. Типы импульсной электрической активности у высших растений: а – потенциал действия, в – вариабельный потенциал, г – микроритмы. Для сравнения приведена запись потенциала аксона кальмара (б).

Второй тип электрических сигналов у высших растений – это так называемые вариабельные потенциалы (ВП), которые возникают при действии весьма сильных раздражителей (ожог, механическое повреждение ткани). Как видно из рис. 1, они лишь частично напоминают ПД. Как и у ПД, у них четко наблюдается фаза деполяризации. Однако фаза реполяризации очень растянута. ВП имеют природу, несколько отличную от природы ПД. Наконец, с помощью специальной чувствительной техники у высших растений были зарегистрированы микроритмы (рис. 1), которые имеют очень небольшую амплитуду (обычно несколько микровольт) и носят весьма нерегулярный характер. Природа микроритмов пока остается неясной. Из всех типов электрических сигналов у растений особое внимание уделяется ПД, поскольку его генерация и распространение представляют собой один из универсальных способов передачи информации о внешнем воздействии в живой природе.

ПУТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПД В РАСТЕНИИ

Возникнув в той или иной части растения, ПД распространяются по нему обычно со скоростью нескольких сантиметров в 1 с (или в 1 мин) и таким образом передают известие о внешнем раздражении. Как известно, у животных проводниками ПД являются нервные волокна. Их возникновение в ходе эволюции было большим шагом вперед в развитии этих организмов. Есть ли что-то аналогичное нервам у высших растений? В поиске ответа на этот вопрос естественно обратить внимание на проводящие пучки («жилки»), которые пронизывают все ткани и органы растения. Давно известно, что проводящие пучки служат для транспортировки по рас-

тению воды и питательных веществ. Но, может быть, они «по совместительству» могут служить каналом и для распространения ПД? Решение этого вопроса имеет принципиальное значение. Очень образно на этот счет высказался К.А. Тимирязев, который отметил, что «если у растений подтвердится (предполагаемое некоторыми учеными) существование известных путей, по которым раздражение сообщается быстрее, чем по другим, то в них придется признать нечто по крайней мере физиологически соответствующее нервам».

Д. Бос одним из первых экспериментально доказал причастность проводящих пучков высших растений к распространению ПД. Для этого он использовал разработанный им метод электродного зондирования. Суть метода состояла в том, что с помощью микровинтов в ткани растения погружали металлический микроэлектрод, который был соединен с измерительной установкой. Таким образом можно было отводить электрические сигналы от разных зон стебля или черешка. На основании этих опытов Д. Бос пришел к выводу, что только в проводящих пучках происходит распространение ПД. При этом важно, что электрические импульсы распространяются не по крупным сосудам, а по мелким пучковым клеткам (мелким клеткам флоэмы и протоксилемы). Это свидетельствует о том, что каналы передвижения веществ и распространения электрических импульсов в проводящих пучках пространственно разделены. Следовательно, у растений, хотя и отсутствуют специальные образования (наподобие нервов), приспособленные только для проведения ПД, в проводящих пучках имеются особые ткани, выполняющие эту функцию.

С помощью современных экспериментальных приемов этот вопрос детально исследовали в нашей лаборатории. Применяя зондирование стебля тыквы микроэлектродом, мы установили, что в месте раздражения ПД возникают примерно одинаковой амплитуды не только в указанных выше мелких клетках пучка, но и в клетках окружающей его основной паренхимы (рис. 2). Однако на расстоянии от этого места ПД регистрируются только в проводящих пучках. Таким образом, ПД генерируют как пучковые, так и внепучковые клетки, но проводить его могут только первые. Как было нами показано [4], причина этих различий лежит в особенностях межклеточных связей. У мелких пучковых клеток такие связи (в частности, с помощью специальных пор-плазмодесм) выражены гораздо лучше, что и обеспечивает их лучшую способность проводить ПД.

МЕХАНИЗМЫ ГЕНЕРАЦИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПД У РАСТЕНИЙ

Когда стало ясно, что ПД у высших растений – это весьма универсальное и широко распространенное явление, возник вопрос о том, что же они собой представляют. Конечно, они очень напоминают ПД

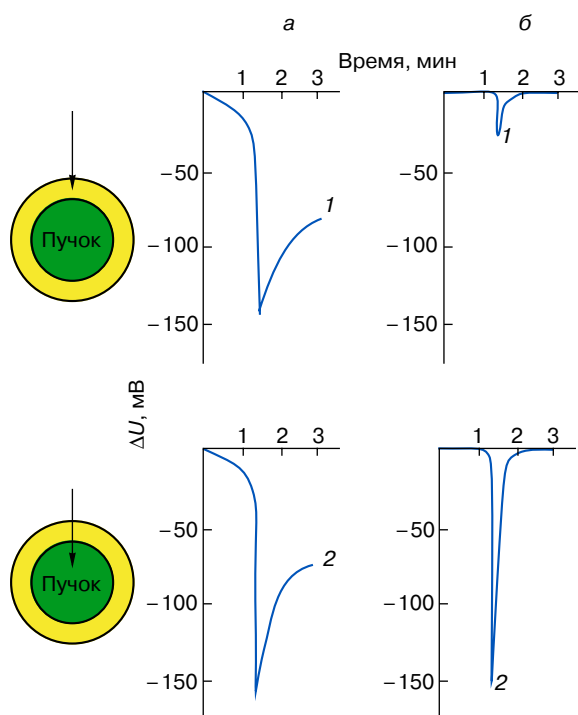


Рис. 2. ПД в стебле проростка тыквы при его раздражении охлаждением:
 а – в месте раздражения, б – на расстоянии 50 мм от этого места; 1 – ПД в клетках, окружающих пучки, 2 – ПД в мелких пучковых клетках.

нервов. Но, может, это сходство чисто внешнее? Ведь очень уж отличаются по образу жизни животные и растения. В нашей лаборатории мы специально исследовали этот вопрос. Поскольку генерация ПД у животных связана с передвижением через возбудимую мембрану ионов натрия и калия, то поведение ионов при генерации ПД у растений естественно нас очень интересовало. Применяя различные методы исследования, в том числе и метод меченых атомов, мы показали, что, когда в растении генерируется ПД, так же как и в нерве, возникают ионные потоки (рис. 3а). Вначале под влиянием внешнего раздражителя увеличивается проницаемость мембраны для ионов кальция в результате открывания кальциевых каналов. Ионы кальция входят внутрь проводящих ПД клеток, поскольку их больше во внешней среде. Войдя внутрь возбудимых клеток, они активируют хлорные каналы, которые открываются. Это приводит к возникновению направленного наружу потока ионов хлора, так как их концентрация выше внутри клеток. Поток отрицательно заряженных ионов хлора наружу приводит к деполяризации мембраны, поскольку ее внешняя сторона заряжена положительно, а внутренняя – отрицательно. Возникает восходящая ветвь ПД. Деполяризация мембраны способствует открыванию калиевых каналов и возникновению направленного наружу потока

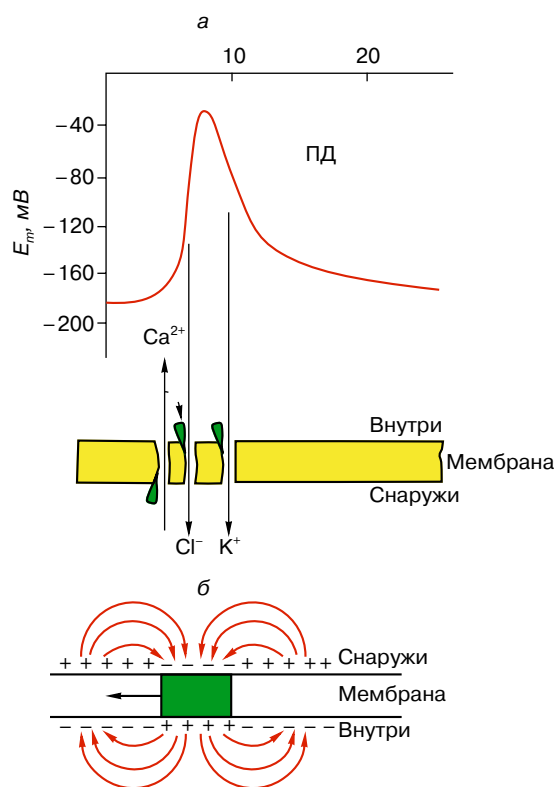


Рис. 3. Схема ионных потоков (а), лежащих в основе генерации ПД у высших растений (объяснение в тексте), и схема распространения ПД в возбудимой мембране (б).

При возбуждении между невозбужденными участками мембраны и возбужденным участком протекают местные токи, которые вызывают реполяризацию возбужденного участка. В то же время соседние с возбужденным участком деполяризуются. Когда величина деполяризации впереди фронта возбуждения достигает порогового уровня, здесь возникает ПД. Этот механизм обеспечивает его распространение. Сзади фронта возбуждения ПД не возникает, так как там имеется состояние невозбудимости (рефрактерности).

ионов калия, которых, также как и ионов хлора, больше внутри клетки, чем в наружной среде. Нетрудно понять, что этот поток будет оказывать на мембранный потенциал реполяризующее действие, то есть приводить к восстановлению его исходного значения.

Нарисованная картина очень напоминает то, что происходит при генерации ПД в нерве, только вместо ионов натрия в качестве деполяризующего иона у высших растений выступают ионы хлора. Это представляется чрезвычайно важным заключением, поскольку свидетельствует об общности механизмов генерации ПД в живой природе. Что касается механизма распространения ПД у растений, то он также подобен таковому у животных. Деполяризация

участка ткани в месте генерации ПД приводит к возникновению круговых местных токов, протекающих между деполяризованным возбужденным участком ткани и соседними участками, где мембранный потенциал клеток сохраняет нормальный уровень. Эти токи деполяризуют соседние с возбужденным участком области, что приводит к возникновению в них ПД и таким образом к его распространению от исходного места (рис. 3б). Ярким подтверждением такого механизма являются опыты с изменением электропроводности окружающей среды. Если вокруг участка проводящего пучка растения поместить раствор вазелинового масла (непроводящая среда, препятствующая возникновению круговых токов), то, дойдя до этого места, ПД дальше не распространяется.

РОЛЬ ПД У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Мы подошли к одному из самых важных вопросов проблемы потенциалов действия у растений. Для чего нужна генерация ПД растениям? Может быть, она представляет собой свойство, которое когда-то было позаимствовано ими от предков, но в дальнейшем получило развитие только у одной весьма специфической группы насекомоядных растений, а у остальных растений никакой функциональной нагрузки не выполняет? Очевидно, что ответ на этот вопрос имеет большое принципиальное значение не только для понимания жизнедеятельности растений, но и в общебиологическом аспекте.

Полученные в настоящее время результаты позволяют утверждать, что у высших растений распространяющиеся ПД выполняют вполне определенную функциональную роль. Они служат наиболее быстрым сигналом об изменениях в среде их обитания. Однако при этом надо иметь в виду, что у растений нет центральной нервной системы — этой “диспетчерской”, откуда управляющие сигналы после поступления туда информации о внешнем раздражителе направляются к различным органам. У растений ПД сам несет в себе возможность непосредственно влиять на функции органов и тканей, по которым он распространяется. Это связано прежде всего с тем, что при прохождении ПД по данному участку ткани или в месте, до которого он дошел, сильно меняется ионный состав, в особенности содержание ионов калия и хлора, которые, как мы видели, выходят из возбудимых клеток при генерации импульса. В результате их концентрации в окружающих проводящий пучок тканях могут увеличиться. Меняется соотношение и других ионов, хотя и в меньшей степени. В то же время известно, что уровень обменных процессов в ткани сильно зависит от ионного состава. Поэтому ПД в состоянии оказывать влияние на органы или ткани, по которым они распространяются или которых они достигают. При этом следует иметь в виду, что возникновение ПД в ответ на действие внешнего раздражителя неспеци-

фично, то есть самые разные воздействия вызывают, как правило, однотипную электрическую реакцию. Кроме того, у растений обычно в ответ на действие раздражителя генерируются одиночные импульсы (в отличие от животных, у которых возникают ритмически повторяющиеся ПД). Исходя из этого можно заключить, что у высших растений распространяющиеся ПД не имеют специфической информационной нагрузки, а являются скорее сигналом о каком-то внешнем воздействии. Сам по себе ПД как сигнал неспецифичен, но в тканях и органах наряду с общими неспецифическими явлениями он вызывает изменение некоторых специфических процессов, свойственных данному органу (например, в листьях изменение фотосинтеза, в корнях усиление поглощения веществ и т.д.).

Сигнальная роль ПД проявляется прежде всего в ряде естественных процессов. Например, при попадании пыльцы на рыльце пестика в нем возникают многочисленные электрические импульсы, распространяющиеся по направлению к завязи. Это запускает цикл процессов, подготавливающих завязь к восприятию пыльцы и оплодотворению. ПД возникают и в усиках вьющихся растений при соприкосновении с механической опорой и, по-видимому, способствуют их лучшей ориентации в пространстве. При умеренных изменениях в состоянии окружающей среды также могут возникать ПД, причем они иногда генерируются в ответ на очень слабые воздействия (например, перепад температур всего 1 – 2°С). Генерация ПД растением в этом случае, казалось бы, лишена какого-либо смысла. Зачем применять экстренный тип сигнализации с помощью электрических сигналов на довольно слабые и не оказывающие существенного влияния внешние воздействия? Однако оказалось, что это не так. Для растения и в этом случае генерация электрических импульсов имеет определенный смысл, состоящий, как нам удалось показать, в своеобразном “предупреждении” его органов и тканей о вполне вероятных весьма существенных изменениях во внешних условиях. Например, незначительный перепад температур в сторону охлаждения сам по себе может быть и незначим для растения, однако он может свидетельствовать о возможном предстоящем заметном понижении температуры окружающей среды.

“Предупреждающая” роль ПД сводится, как оказалось, к временному повышению устойчивости органов и тканей растения к неблагоприятным воздействиям. Это временное повышение устойчивости носит, по-видимому, неспецифический характер (то есть проявляется по отношению к разным воздействиям) и может рассматриваться как своеобразная преадаптация. Она служит как бы подготовкой к глубокой адаптации, если вслед за “предупреждением” действительно наступит усиление данного внешнего фактора (например, вслед за незначительным понижением температуры резкое похолодание).

Таким образом, можно считать, что при действии слабых и умеренных раздражителей мы имеем дело с ролью ПД, которая связана с опережающим отражением действительности. Отсюда нами было сделано заключение, что растениям свойственна элементарная недифференцированная чувствительность.

Постулируя у высших растений наличие определенной чувствительности, было бы неверно утверждать вслед за Бекстером, что эта чувствительность соответствует эмоциональным восприятиям животных (например, что растения чувствуют человека, который повредил их, и при его появлении реагируют усиленной генерацией электрических импульсов). Это именно элементарная чувствительность, но она, очевидно, играет существенную роль во взаимоотношениях растения со средой. Наконец, при действии сильных раздражителей ПД выполняют роль первичной экстренной сигнальной связи, которая позволяет растению оперативно начать перестройку жизненных функций в экстраординарных условиях. Итак, по современным представлениям сигнальной функции ПД принадлежит вполне определенная роль в осуществлении быстрых взаимодействий высших растений с окружающей средой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данный обзор современных представлений о сигнальной роли электрических импульсов у расте-

ний раскрывает, как нам кажется, новую, ранее почти неизвестную для неискушенного читателя сторону в жизнедеятельности этих организмов. Ее дальнейшее изучение позволит не только глубже ответить на сакраментальный вопрос: “Как живет растение?” — но и лучше понять, что общего в поведенческих реакциях животных и растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Дарвин Ч.* Насекомоядные растения // Соч. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 7.
2. *Бос Д.Ч.* Избранные произведения по раздражимости растений. М.: Наука, 1964. Т. 1, 2.
3. *Гунар И.И., Синюхин А.М.* Распространяющиеся волны возбуждения у высших растений. Доклады АН СССР. 1962. Т. 142. № 4. С. 954 – 956.
4. *Опритов В.А., Пятыхин С.С., Ретивин В.Г.* Биоэлектрогенез у высших растений. М.: Наука, 1991.

* * *

Владимир Александрович Опритов, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. Автор более 200 научных работ и одной монографии в области биоэлектрогенеза и мембранного транспорта.