

РАСПРОСТРАНЯЮЩИЕСЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ В РАСТЕНИЯХ

© С. С. Пятыгин

Кафедра биофизики Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского;
электронный адрес: pyatygin@bio.unn.ru

Обобщены новые данные и изложены современные представления о свойствах, механизмах генерации и функциональной роли распространяющихся электрических сигналов в виде потенциалов действия и переменных потенциалов у растений.

Ключевые слова: растения, потенциал действия, переменный потенциал, ионный механизм, функциональная роль.

Принятые сокращения: ПД — потенциал действия, ВП — переменный потенциал.

Феномен распространения по организму растений электрических сигналов хорошо известен и неоднократно описан в электрофизиологической литературе. В отличие от нервного импульса животных электрические сигналы в растениях более разнообразны по форме, длительности и скорости распространения. Среди них выделяют две большие группы — потенциалы действия (ПД) и переменные потенциалы (ВП) (Оприотов и др., 1991; Malone, 1996; Davies, 2004; Stahlberg, 2006). Цель настоящего обзора — обобщить сведения последних лет о дистанционных электрических сигналах у растений и дать современное представление об их свойствах, механизмах генерации и функциональной роли.

Потенциалы действия

Общая характеристика. ПД — типичные импульсообразные электрические сигналы, возникающие в соответствии с принципом «все или ничего», когда деполяризация плазматической мембраны возбудимых клеток, вызванная каким-либо раздражителем, достигает критического (или порогового) уровня (Pyatygin et al., 1992).

Генерация ПД, распространяющихся за пределы локальной зоны внешнего воздействия на растение, показана под влиянием самых разнообразных раздражителей: охлаждения (Pyatygin et al., 1992; Krol et al., 2006), включения и выключения стимуляции (Trebacz, Sievers, 1998; Stahlberg et al., 2006), электрической стимуляции (Fromm, Spanswick, 1993; Krol et al., 2006), ожога (Rousset et al., 2002), насекомых-вредителей (Volkov, Naack, 1995), многих химических агентов (Siobaka, 1997; Пятыгин и др., 1999б) и т. д. При этом параметры распространяющегося ПД от природы раздражителя не зависят, поскольку это неспецифический биоэлектрический ответ (Оприотов и др., 1991).

В то же время подпороговые биоэлектрические ответы в отличие от ПД проявляют зависимость от природы раздражителя (Оприотов и др., 1991). Они несут также

многие черты рецепторных потенциалов, обладая, в частности, градуальностью, пластичностью по типу утомления и сенситизации, аккомодационными сдвигами порога возбуждения и др. (Оприотов и др., 2005).

ПД у растений возникают как одиночные, так и ритмически повторяющиеся (Оприотов и др., 1991). Генерация ритмически повторяющихся ПД происходит реже, а их количество в пределах серии обычно невелико. Так, в ответ на однократное постепенное понижение температуры количество ритмических ПД в стебле 2-недельных проростков тыквы *Cucurbita pepo* не превышало 10 и зависело от уровня мембранного потенциала возбудимых клеток, подвергаемых охлаждению: чем мембранный потенциал выше, тем вероятность генерации ритмических ПД больше (Пятыгин, Оприотов, 1988).

При воздействии неблагоприятного фактора на листья растений возникающие ПД распространяются по направлению к корням (базипетально), при воздействии на область корней — по направлению к листьям (акропетально), при воздействии на участок стебля — в базипетальном и акропетальном направлениях (Оприотов и др., 1991; Volkov, Naack, 1995; Полевой и др., 1997; Ретивин и др., 1999б). При этом скорость распространения ПД в стебле растения, по данным большинства исследователей (Оприотов и др., 1991; Siobaka, 1991; Stahlberg et al., 2006), составляет, как правило, от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров в 1 с.

Между тем в последние годы были опубликованы сведения о том, что влияние ряда сильных химических стрессоров способно вызывать распространение по стеблю высшего растения (*Glycine max*) ритмических ПД с парадоксально высокой скоростью — от нескольких метров до нескольких десятков метров в 1 с (см. обзор: Volkov, Mwesigwa, 2000). Столь высокая скорость проведения ПД до сих пор считалась исключительной «привилегией» нервной ткани животных (Смит, 2005). Поэтому обнаруженный феномен генерации парадоксально быстрых ПД у растений вызывает вполне закономерное недоверие и нуждается в тщательной проверке, прежде всего с мето-

дической точки зрения. Для сравнения: расчет скорости распространения ПД по стеблю высшего растения, выполненный в нашей лаборатории с учетом кабельных характеристик гипокотила *S. perov*, дал величину от 0.2 см/с (вблизи зоны холодого раздражения) до 0.62 см/с (на расстоянии от этой зоны) (Ретивин и др., 2001). При этом важно отметить, что теоретически определенная скорость распространения ПД по существу совпала с измеренной в эксперименте — 0.16 и 0.35 см/с соответственно (Ретивин и др., 2001).

Ионный механизм. Ионный механизм генерации ПД в клетках растений в сравнении с механизмом генерации нервного импульса у животных (Ohki, 1985) является более сложным. Восходящая фаза ПД (фаза деполяризации), по данным для водорослей *Characeae* и высших растений, связана с возникновением входящего в цитозоль клеток потока Ca^{2+} и выходящего потока Cl^- , а нисходящая фаза ПД (фаза реполяризации) — с выходящим из клеток потоком ионов K^+ . При этом возникновение формирующего передний фронт ПД хлорного потока зависит как от величины мембранного потенциала, так и от присутствия ионов Ca^{2+} (Опритов и др., 1991; Tazawa, Shimmen, 2001; Krol et al., 2006). Все перечисленные выше ионные потоки пассивны, поскольку идут по каналам в направлении уменьшения соответствующих электрохимических градиентов.

Вместе с тем появляется все больше данных, свидетельствующих о возможности непосредственного участия в генерации ПД у растений электрогенных ионных насосов, прежде всего АТФ-зависимого H^+ -насоса плазматической мембраны (Опритов и др., 1991; Fromm, Spanswick, 1993; Пятыхин и др., 2005; Воденев и др., 2006). Предложена схема (Пятыхин и др., 2005), согласно которой во время генерации ПД в возбудимых клетках растения активность электрогенного H^+ -насоса совершает транзиторные изменения: при формировании фазы деполяризации импульсный насос инактивируется, а при формировании фазы реполяризации активируется. Именно участие реактивированного насоса в формировании фазы реполяризации ПД обеспечивает восстановление исходного (до возбуждения) уровня потенциала покоя клеток (Пятыхин и др., 2005), а также лежит в основе явления следовой гиперполяризации (Ретивин и др., 1997). В качестве наиболее вероятного триггера переходного изменения активности H^+ -насоса при генерации ПД рассматривается кратковременное увеличение концентрации Ca^{2+} в цитоплазме клеток растений в начальный момент возбуждения (Воденев и др., 2006).

Отмеченные выше особенности ионного механизма генерации ПД в растительных клетках являются во многом своего рода ключом к пониманию функциональной роли распространяющихся электрических импульсов возбуждения у растений. При этом необходимо учитывать два весьма существенных обстоятельства.

Первое из них связано с тем, что большинство участвующих в генерации ПД ионов имеют высокую физиологическую активность. В число таких ионов входят прежде всего K^+ , Ca^{2+} и H^+ (Опритов и др., 1991),

Другой важный аспект проблемы заключается в том, что возникающие при генерации ПД в клетках растений ионные сдвиги, как правило, велики. В частности, концентрация K^+ в возбудимых клетках высшего растения *S. perov* при генерации одного ПД уменьшается на 30 мМ (Опритов и др., 1991), в то время как в нервных клетках животных снижение концентрации K^+ в пересчете на 1 импульс составляет всего около 1 мкМ (Иост, 1975).

Значительный выход K^+ из клеток, в которых при стрессе возникают и по которым далее распространяются ПД, имеет выраженное защитное значение, связанное с модуляцией уровня клеточного метаболизма, активности многих ферментов, тургора и т. д. (Мелехов, Анев, 1991).

Временное закисление цитоплазмы в связи с инактивацией H^+ -насоса, представленного H^+ -АТФазой плазмалеммы, в начальный момент генерации ПД запускает протонную сигнальную систему, которая в свою очередь имеет отношение к регуляции клеточного метаболизма и экспрессии генов (Тарчевский, 2002; Roos et al., 2006).

Что же касается Ca^{2+} , то этот внутриклеточный мессенджер необходим для протекания целого ряда жизненно важных процессов (движения цитоплазмы, работы устьичного аппарата, митоза, роста и др.) (Тарчевский, 2002; White, Broadley, 2003). Его концентрация в цитоплазме клеток растений поддерживается на уровне около 0.1—0.2 мкМ системами поглощения, содержащимися в митохондриях, хлоропластах и эндоплазматическом ретикулуме, а также при участии ряда транспортных систем плазмалеммы и тонопласта (Ca^{2+} -АТФаз и Ca^{2+}/H^+ -антипортеров) (Тарчевский, 2002; White, Broadley, 2003).

Поступая внутрь клеток при генерации ПД через потенциалзависимые каналы плазмалеммы, а также из внутриклеточных хранилищ (Опритов и др., 1991; Krol et al., 2006), ионы Ca^{2+} формируют в цитоплазме так называемый кальциевый сигнал (Тарчевский, 2002; White, Broadley, 2003). В рамках этого сигнала ионы Ca^{2+} , вступая в связь с регуляторным белком кальмодулином, приобретают способность активировать ряд ферментов, например протеинкиназы, фосфорилирующие различные внутриклеточные и мембранные белки, что приводит в свою очередь к изменению их функциональной активности.

Из изложенного выше следует, что распространяющийся межклеточный электрический сигнал (ПД) тесно взаимодействует с внутриклеточными ионными сигналами — кальциевым и протонным. Взаимодействие между этими сигналами, без сомнения, способствует существенному повышению функциональной эффективности ПД.

Вариабельные потенциалы

Общая характеристика. ВП или, иначе, волна деполяризации (Julien et al., 1991), медленная волна потенциалов (Stahlberg, Cosgrove, 1997), является дополнительным дистанционным электрическим сигналом у растений, способным охватывать своим влиянием наряду с ПД значительную часть растительного организма.

При рассмотрении особенностей ВП прежде всего следует отметить, что генерация ВП имеет место в условиях «жесткого» стресса, связанного с повреждением клеток, например ожогом или механическим воздействием (Rousset et al., 2002; Stahlberg et al., 2005). Типичным для ВП является наличие отчетливо выраженного переднего фронта, сходного по скорости формирования и амплитуде с фазой деполяризации ПД (Опритов и др., 1991; Rousset et al., 2002; Stahlberg et al., 2005). Дальнейшее изменение мембранного потенциала клеток при формировании ВП приобретает характер весьма длительного (до десятков минут) и вариабельного по форме перехода (реполяризации) в состояние, соответствующее исходному уровню электрогенеза (Опритов и др., 1991). При этом ВП обладает способностью к распространению от места возникновения на сравнительно значительные расстояния по стеб-

лю растения со скоростью, сопоставимой или меньшей, чем скорость распространения ПД (Опритов и др., 1991; Stahlberg, Cosgrove, 1997).

Медленные изменения мембранного потенциала при генерации ВП нередко сопровождаются сериями ритмически повторяющихся импульсов по типу ПД (putative action potentials) (Rousset et al., 2002). Единого мнения о том, следует ли эти импульсы рассматривать в качестве составной части ВП или отдельно от этой биоэлектрической реакции, пока не существует. Природа этих импульсов также во многом остается неясной (Rousset et al., 2002).

У водорослей *Chara corallina* процедура разрезания одной из клеток приводила к возникновению в соседней клетке-рецепторе сложной по составу биоэлектрической реакции, включавшей в себя три основных компонента: медленную деполяризацию типа ВП длительностью более 10 мин, импульсы ПД и так называемые малые спайки (small spikes) (Shimmen, 2001). Возникновение этой комплексной биоэлектрической реакции связано, по мнению впервые зарегистрировавшего ее японского исследователя Шиммена (Shimmen, 2001), с восприятием клеткой-рецептором «послания смерти» (death message) от поврежденной клетки, потерявшей тургор. Медленная деполяризация, которая развивалась в клетке-рецепторе лишь с высоким тургором, играет при этом, как можно полагать, центральную роль в реализации «послания смерти».

Другая важная электрическая составляющая «послания смерти» — это импульсы ПД, возникавшие в клетке-рецепторе не только с высоким, но и с низким тургором (например, в присутствии сорбита), когда значительная медленная деполяризация не развивалась (Shimmen, 2001). В дальнейшем было показано, что в составе комплексной биоэлектрической реакции, соответствующей «посланию смерти» гибнущих клеток *Ch. corallina*, может присутствовать наряду с медленной еще и быстрая компонента деполяризации, нередко маскируемая генерацией ПД (Shimmen, 2002). Быстрая компонента деполяризации сопровождается не менее быстрой реверсией мембранного потенциала и по времени обычно предшествует появлению медленной деполяризации и ПД.

В отношении того, каким образом возникающий под влиянием повреждающих факторов ВП распространяется по растению, существует несколько версий.

Одна из них опирается на представления о наличии некоего раневого вещества — фактора Рикка (Ricca, 1926), которое диффундирует от места повреждения по ксилеме растений, вызывая соответствующие изменения электрогенеза клеток соседних тканей. Весьма вероятно, что роль фактора Рикка выполняет один из гормонов стресса системин (Schaller, Oecking, 1999).

Согласно другому предположению, ВП, по крайней мере его передний фронт, распространяется по стеблю растения электротонически, т. е. как ПД (Опритов и др., 1991; Ретивин и др., 1999а).

Наконец, третье предположение исходит из того, что при повреждении растения в ксилеме возникает гидравлический сигнал, который при распространении, в свою очередь, модулирует электрогенез окружающих тканей (Malone, 1996; Stahlberg, Cosgrove, 1997). В механизме генерации и распространения ВП при этом, судя по всему, принимают значительное участие механочувствительные ионные каналы плазмалеммы (Sheperd et al., 2001).

Ионный механизм. При анализе ионного механизма генерации ВП многие исследователи сходятся во

мнении о том, что ведущую роль при этом играет переходное изменение активности электрогенного H^+ -насоса (H^+ -АТФазы) плазматической мембраны клеток растений (Julien, Frachisse, 1992; Stahlberg, Cosgrove, 1996; Rousset et al., 2002). Передний фронт ВП связан с инактивацией насоса, которая, вероятнее всего, является Ca^{2+} -индуцированной (Julien et al., 1991; Julien, Frachisse, 1992). В свою очередь вход Ca^{2+} в цитозоль клеток может быть опосредован активацией кальциевых каналов плазматической мембраны при участии, например, системина, который входит в число основных медиаторов ответа растений на повреждение (Schaller, Oecking, 1999).

По другим данным (Meyer, Weisenseel, 1997), вызванный повреждением входящий ток, который деполяризует клетки, расположенные вблизи зоны повреждения, имеет сложную природу и связан, с одной стороны, с участием ионов H^+ , K^+ , Ca^{2+} и Cl^- , а с другой — с мощным потоком из области повреждения отрицательно заряженных органических молекул, таких как белки, полисахариды и др. Вклад потока этих молекул в общий деполяризующий ток является определяющим и составляет около 88 % его величины.

Примечательно, что оба рассмотренных выше механизма генерации ВП позволяют вполне удовлетворительно объяснить тот факт, что амплитуда ВП пропорционально зависит от величины повреждения (Опритов и др., 1991; Stahlberg, Cosgrove, 1997).

Отдельного внимания заслуживает анализ природы «послания смерти» в виде комплексной по составу деполяризации, зарегистрированной в жизнеспособных клетках водоросли *Ch. corallina* при механическом повреждении и гибели соседних клеток (Shimmen, 2001, 2002). Несмотря на значительную сложность этой биоэлектрической реакции, включающей в себя 3—4 различные компоненты, ее возникновение связывают исключительно с пассивными потоками ряда ионов, прежде всего Ca^{2+} и Cl^- , которые осуществляют, вероятнее всего, через механочувствительные каналы (Shimmen, 2002). В то же время было показано, что амплитуда медленной компоненты «послания смерти», как и величина мембранного потенциала клеток водоросли в покое, обнаруживает высокую чувствительность к действию ингибиторов протонного насоса плазматической мембраны (Shimmen, 2001). Это означает, что протонный насос скорее всего тоже участвует в возникновении биоэлектрической реакции, несущей «послание смерти».

Значение дистанционных электрических сигналов у растений

Функциональная роль распространяющихся электрических сигналов (как ПД, так и ВП) у растений, судя по литературным данным, весьма различна. В частности, показано, что их генерация и распространение по растению под влиянием стресс-факторов приводят к следующим жизненно важным функциональным последствиям: 1) усилению дыхания (Filek, Koscielniak, 1997); 2) угнетению фотосинтеза (Koziolek et al., 2004); 3) модуляции транспорта ассимилятов во флоэме (Fromm, Bauer, 1994); 4) гормональным сдвигом, в частности к изменению содержания свободной и связанной форм ауксина в тканях растения (Кудоярова и др., 1990; Полевой и др., 1997) и синтезу гормонов стресса — абсцизовой и жасмоновой кислот, системина и этилена (Roberts, 1992; Dziubinska et

ал., 2003); 5) изменению поглотительной способности корней (Опритов и др., 1972); в) изменению концентрации АТФ во флоэмном экссудате (Ретивин и др., 1997а); 7) замедлению ростовых процессов стебля (Shiina, Tazawa, 1986); 8) усилению образования свободных радикалов (Опритов и др., 1974); 9) экспрессии генома (Davies et al., 1997); 10) двигательным реакциям (например, у растений, способных к сейсмонастиям) (Sibaoka, 1991) и др.

Перечисленные функциональные изменения, вызванные генерацией и распространением электрических сигналов, имеют, как правило, кратковременный и транзисторный характер. Это позволяет предполагать, что все они служат одной важной цели — временному повышению устойчивости тканей растения под влиянием электрических сигналов к действию стресс-факторов (Опритов и др., 1991).

В пользу такой точки зрения свидетельствует и то обстоятельство, что генерация ПД в зоне влияния стресс-фактора на растение происходит в начале первичной стрессовой деполяризации клеток, т. е. до наступления основных адаптивных изменений мембранного потенциала покоя (Опритов и др., 1993). При этом генерация ПД влияет на последующее развитие адаптивных изменений потенциала покоя и, в частности, стимулирует процесс адаптивной реполяризации клеток в условиях продолжающегося влияния неблагоприятного фактора на растение (Опритов и др., 1993).

Проведенные в нашей лаборатории исследования показали, что электрические сигналы действительно вызывают временное повышение устойчивости тканей растения как в локальной зоне стресс-воздействия, так и за ее пределами (Ретивин и др., 1997, 1999а, 1999б). ПД- и ВП-индуцированное повышение устойчивости является неспецифическим (Ретивин и др., 1999а, 1999б) и названо преадаптацией (Ретивин и др., 1997).

Распространяющийся по растению из локальной зоны раздражения электрический сигнал ведет себя фактически как псевдострессор, вызывая комплекс составляющих содержание преадаптации оперативных неспецифических функциональных изменений, которые, как можно полагать, обеспечивают успешное переживание растением влияния стресс-факторов до наступления собственно адаптивных изменений (Ретивин и др., 1997). Именно с этих позиций следует, очевидно, оценивать увеличение количества ПД при длительном интенсивном стресс-воздействии (Опритов и др., 1991), а также в условиях комбинированного стресса (Пятыгин и др., 1999а).

Наличие у растений двух видов распространяющихся электрических сигналов — ПД и ВП — увеличивает, по-видимому, надежность передачи информации о начале стресс-воздействия тканям и органам, не подвергнутым непосредственному раздражению. В частности, о существовании тесной взаимосвязи между ПД и ВП и даже их взаимозаменяемости в выполнении сигнальной роли у растений в определенной мере свидетельствует тот факт, что возникновение ВП нередко выступает как фактор, инициирующий далее генерацию ПД (Опритов и др., 1991). Представляется важным также то обстоятельство, что ВП может возникать и распространяться в рефрактерный период для генерации ПД (Опритов и др., 1991). Это становится возможным, вероятно, благодаря тому, что ВП в сравнении с ПД — более комплексный по прохождению сигнал, который наряду с электрической включает в себя химическую и гидравлическую составляющие (Ricca, 1926; Опритов и др., 1991; Malone, 1996). Сущест-

венным может быть и тот факт, что пути распространения ПД и ВП в растениях скорее всего не совпадают (Опритов и др., 1991; Malone, 1996; Rhodes et al., 1996).

Заключение

Более точному пониманию функциональных возможностей распространяющихся электрических сигналов в растениях способствует сравнительный анализ рецепторно-эффекторных цепей, характерных для животного и растительного организмов.

У животных эта цепь выглядит намного сложнее, чем у растений, и предполагает участие ПД на двух этапах — центростремительном и центробежном по отношению к центральному отделу нервной системы.

*Рецепция и трансдукция стимула → ПД →
центральная нервная система → ПД →
эффекторный (функциональный) ответ.*

Рецепция и трансдукция стимула при этом осуществляется посредством специализированных сенсорных систем (механорецепторов, хеморецепторов, терморецепторов и др.) (Ohki, 1985; Смит, 2005), а информация о внешнем стимуле кодируется на центростремительном этапе с помощью серий определенным образом организованных (упорядоченных) по частоте ритмических электрических импульсов (Иост, 1975), которые ведут себя как типичные сигналы. Длительность этих ПД невелика (1—2 мс), а нарушения ионного баланса при их генерации минимальны (около 1 мкмоль) (Иост, 1975; Ohki, 1985). Электрогенный насос возбудимой мембраны в формировании импульсов участия не принимает (Иост, 1975; Ohki, 1985).

У растений аналогичная цепь событий выглядит заметно короче вследствие отсутствия структуры, которая хотя бы отдаленно соответствовала по своему назначению центральной нервной системе.

*Рецепция и трансдукция стимула → ПД → эффекторный
(функциональный) ответ.*

Отсутствуют, как правило, и специализированные рецепторные клетки, ответственные за восприятие внешних стимулов различной модальности (Опритов и др., 1991). Возникающий ПД, распространяясь по проводящим тканям стебля за пределы зоны раздражения (Опритов и др., 1972; Полевой и др., 1997; Ретивин и др., 1999б; Dziubinska et al., 2003), связывает этап рецепции и эффекторный ответ непосредственно. Его генерация сопряжена со значительными ионными сдвигами (до десятков миллимоль) (Опритов и др., 1991) и, как отмечалось выше, с проходящим (транзисторным) изменением активности АТФ-зависимого протонного электронного насоса плазматической мембраны (Пятыгин и др., 2005; Воденев и др., 2006). Чаще всего это одиночный импульс длительностью от нескольких до десятков секунд, лишенный возможности в частотном режиме нести информацию о раздражителе и охватывающий неспецифическим модулирующим влиянием ряд основных метаболических и физиологических процессов на всем пути распространения по растению (Опритов и др., 1991; Davies, 2004; Stahlgberg, 2006). При этом с учетом значительной длительности «растительного» ПД и масштабных ионных и метаболических сдвигов при его генерации и распространении

он сам по себе, по-видимому, может рассматриваться как часть инициируемого неспецифического эффекторного ответа.

Отсюда следует, что дистанционные электрические сигналы в растениях — это вполне самостоятельный вид дальней сигнализации, имеющий существенные отличия от сигнализации с помощью нервных импульсов у животных. Однако при этом, по-видимому, будет неверно говорить лишь о том, что «растительный» ПД является более примитивным, чем нервный импульс, электрическим сигналом из-за целого ряда упомянутых выше его особенностей. Точнее считать, что это «другой» по свойствам электрический сигнал, соответствующий уровню структурно-функциональной организации и реакционной активности растений, их способности выживать в постоянно меняющихся условиях внешней среды.

Список литературы

- Воденев В. А., Опритов В. А., Пятыгин С. С. 2006. Обратимое изменение внеклеточного pH при генерации потенциала действия у высших растений *Cucurbita pepo*. Физиол. раст. 53 (4) : 538—545.
- Иост Х. 1975. Физиология клетки. М.: Мир. 864 с.
- Кудоярова Г. Р., Усманов И. Ю., Голи-Заде В. З., Фаттахутдинов Э. Г., Веселов С. Ю. 1990. Взаимодействие пространственно разобщенных органов растений. Соотношение электрических и гормональных сигналов. ДАН СССР. 310 (6) : 1511—1514.
- Мелехов Е. И., Анев В. Н. 1991. Обратимый выход K⁺ из клетки как защитная реакция на неблагоприятные воздействия. Журн. общ. биол. 52 (1) : 14—26.
- Опритов В. А., Калинин В. А., Ярченкова И. М. 1974. Об участии свободных радикалов в механизме распространения потенциала действия в клетках проводящей системы высших растений. Физиол. раст. 21 (3) : 545—553.
- Опритов В. А., Крауз В. О., Треушников В. М. 1972. Роль электрической реакции возбуждения в осуществлении связи между надземной частью и корнями при действии на верхушки проростков внешних раздражителей. Физиол. раст. 19 (5) : 961—967.
- Опритов В. А., Лобов С. А., Пятыгин С. С., Мысягин С. А. 2005. Анализ возможности участия местных биоэлектрических реакций в рецепции охлаждения высшими растениями (на примере *Cucurbita pepo* L.). Физиол. раст. 52 (6) : 905—912.
- Опритов В. А., Пятыгин С. С., Крауз В. О. 1993. Анализ роли электрической активности клеток высшего растения в развитии адаптационного синдрома при охлаждении. Физиол. раст. 40 (4) : 619—626.
- Опритов В. А., Пятыгин С. С., Ретивин В. Г. 1991. Биоэлектрогенез у высших растений. М.: Наука. 216 с.
- Полевой А. В., Танкелон О. В., Полевой В. В. 1997. Быстрая дистанционная передача сигнала о локальном стрессовом воздействии у проростков кукурузы. Физиол. раст. 44 (5) : 645—651.
- Пятыгин С. С., Воденев В. А., Опритов В. А. 2005. Сопряжение генерации потенциала действия в клетках растений с метаболизмом: современное понимание проблемы. Успех. соврем. биол. 125 (5) : 534—542.
- Пятыгин С. С., Опритов В. А. 1988. Влияние температуры на способность возбудимых клеток высшего растения генерировать ритмически повторяющиеся потенциалы действия. В кн: Биоэлектрическая активность и мембранный транспорт у растений. Горький: ГГУ. 5—12.
- Пятыгин С. С., Опритов В. А., Абрамова Н. Н., Воденев В. А. 1999а. Первичная биоэлектрическая реакция клеток высшего растения на комбинированное действие стресс-факторов различной природы. Физиол. раст. 46 (4) : 610—617.
- Пятыгин С. С., Опритов В. А., Крауз В. О., Абрамова Н. Н., Воденев В. А. 1999б. Биоэлектрическая активность клеток высшего растения при химическом стресс-воздействии. Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. биол. 1 : 119—123.
- Ретивин В. Г., Опритов В. А., Абрамова Н. Н., Лобов С. А., Федулina С. Б. 1999а. Уровень АТФ во флоэмном экссудате стебля высшего растения после распространения электрических реакций на ожог и охлаждение. Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. биол. 1 : 124—131.
- Ретивин В. Г., Опритов В. А., Лобов С. А. 2001. Компьютерное электрофизиологическое исследование распространения потенциала действия в стебле проростка тыквы. Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. биол. 1 (2) : 190—197.
- Ретивин В. Г., Опритов В. А., Лобов С. А., Тараканов С. А., Худяков В. А. 1999б. Модификация устойчивости фотосинтезирующих клеток к охлаждению и прогреву после раздражения корней раствором KCl. Физиол. раст. 46 (5) : 790—798.
- Ретивин В. Г., Опритов В. А., Федулina С. Б. 1997. Преадаптация тканей стебля *Cucurbita pepo* к повреждающему действию низких температур, индуцированная потенциалом действия. Физиол. раст. 44 (4) : 499—510.
- Смит К. Ю. М. 2005. Биология сенсорных систем. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний. 583 с.
- Тарчевский И. А. 2002. Сигнальные системы клеток растений. М.: Наука. 294 с.
- Davies E. 2004. New functions for electrical signals in plants. New Phytol. 161 : 607—610.
- Davies E., Vian A., Vian C., Stankovic B. 1997. Rapid systemic up-regulation of genes after heat-wounding and electrical stimulation. Acta physiol. plant. 19 : 571—576.
- Dziubinska H., Filek M., Koscielniak J., Trebacz K. 2003. Variation and action potentials evoked by thermal stimuli accompany enhancement of ethylene emission in distant non-stimulated leaves of *Vicia faba minor* seedlings. J. Plant Physiol. 160 : 1203—1210.
- Filek., Koscielniak 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.
- Fromm J., Bauer T. 1994. Action potentials in maize sieve tubes change phloem translocation. J. Exp. Bot. 45 : 463—469.
- Fromm J., Spanswick R. 1993. Characteristics of action potentials in willow (*Salix viminalis* L.). J. Exp. Bot. 44 : 1119—1125.
- Julien J. L., Desbiez M. O., De Jaegher G., Frachisse J. M. 1991. Characteristics of the wave of depolarization induced by wounding in *Bidens pilosa* L. J. Expo. Bot. 42 : 131—137.
- Julien J. L., Frachisse J. M. 1992. Involvement of the proton pump and proton conductance change in the wave of depolarization induced by wounding in *Bidens pilosa*. Can. J. Bot. 70 : 1451—1458.
- Koziolek C., Grams T. E. E., Schreiber U., Matyssek R., Fromm J. 2004. Transient knockout of photosynthesis mediated by electrical signals. New Phytol. 161 : 715—722.
- Krol E., Dziubinska H., Stolarz M., Trebacz K. 2006. Effects of ion channel inhibitors on cold- and electrically-induced action potentials in *Dionaea muscipula*. Biol. Plant. 50 : 411—416.
- Malone M. 1996. Rapid long-distance signal transmission in higher plants. Adv. Bot. Res. 22 : 163—227.
- Meyer A. J., Weisnseel M. H. 1997. Wound-induced changes of membrane voltage, endogenous currents, and ion fluxes in primary roots of maize. Plant Physiol. 114 : 989—998.
- Ohki S. 1985. The origin of electrical potential in biological systems. Compr. Treatise Electrochem. 10 : 1—130.
- Pyatygin S. S., Opritov V. A., Khudyakov V. A. 1992. Subthreshold changes in excitable membranes of *Cucurbita pepo* L. stem cells during cooling-induced action-potential generation. Planta. 186 : 161—165.
- Rhodes J. D., Thain J. F., Wildon D. C. 1996. The pathway for systemic electrical signal conduction in the wounded tomato plant. Planta. 200 : 50—57.

- Ricca U. 1926. Transmission of stimuli in plants. *Nature*. 117 : 654—655.
- Roberts K. 1992. Potential awareness of plants. *Nature*. 360 : 14—15.
- Roos W., Viehweger K., Dordschbal B., Schumann B., Evers S., Steighardt J., Schwartze W. 2006. Intracellular pH signals in the induction of secondary pathways — the case of *Eschscholzia californica*. *J. Plant Physiol.* 163 : 369—381.
- Rousset M., De Roo M., Le Guennec J.-Y., Pichon O. 2002. Electrophysiological characterization of tomato hypocotyl putative action potentials induced by cotyledon heating. *Physiol. Plant.* 115 : 197—203.
- Schaller A., Oecking C. 1999. Modulation of plasma membrane H⁺-ATPase activity differentially activates wound and pathogen defense responses in tomato plants. *Cell*. 11 : 263—272.
- Sheperdi V. A., Shimmen T., Beilby M. J. 2001. Mechanosensory ion channels in *Chara*: the influence of cell pressure on touch-activated receptor potentials and action potentials. *Aust. J. Plant Physiol.* 28 : 551—566.
- Shiina T., Tazawa M. 1986. Action potential in *Luffa cylindrica* and its effects on elongation growth. *Plant Cell Physiol.* 27 : 1081—1089.
- Shimmen T. 2001. Electrical perception of «death message» in *Chara*: involvement of turgor pressure. *Plant Cell Physiol.* 42 : 366—373.
- Shimmen T. 2002. Electrical perception of «death message» in *Chara*: analysis of rapid component and ionic process. *Plant Cell Physiol.* 43 : 1575—1584.
- Sibaoka T. 1991. Rapid plant movements triggered by action potentials. *Bot. Mag. (Tokyo)*. 104 : 73—95.
- Sibaoka T. 1997. Application of leaf extract causes repetitive action potentials in *Biophytum sensitivum*. *J. Plant Res.* 110 : 485—487.
- Stahlberg R. 2006. Historical overview on plant neurobiology. *Plant Signal. Behav.* 1 : 6—8.
- Stahlberg R., Cleland R. E., Van Volkenburgh E. 2005. Decrement and amplification of slow wave potentials during their propagation in *Helianthus annuus* L. shoots. *Planta*. 220 : 550—558.
- Stahlberg R., Cosgrove D. J. 1996. Induction and ionic basis of slow wave potentials in seedlings of *Pisum sativum* L. *Planta*. 200 : 416—425.
- Stahlberg R., Cosgrove D. J. 1997. The propagation of slow wave potentials in pea epicotyls. *Plant Physiol.* 113 : 209—217.
- Stahlberg R., Stephens N. R., Cleland R. E., Van Volkenburgh E. 2006. Shade-induced action potentials in *Helianthus annuus* L. originate primarily from the epicotyl. *Plant Signal. Behav.* 1 : 15—22.
- Tazawa M., Shimmen T. 2001. How characean cells have contributed to the progress of plant membrane biophysics. *Aust. J. Plant Physiol.* 28 : 523—539.
- Trebacz K., Sievers A. 1998. Action potentials evoked by light in traps of *Dionaea muscipula* Ellis. *Plant Cell Physiol.* 39 : 369—372.
- Volkov A. G., Haack R. A. 1995. Insect induced bioelectrochemical signals in potato plants. *Bioelectrochem. Bioenerg.* 35 : 55—60.
- Volkov A. G., Mwesigwa J. 2000. Interfacial electrical phenomena in green plants: action potentials. In: *Liquid interfaces in chemical, biological, and pharmaceutical applications*. New York; Basel: Marcel Dekker Inc. 649—681.
- White J. P., Broadley M. R. 2003. Calcium in plants. *Ann. Bot.* 92 : 487—511.

Поступила 8 II 2007

PROPAGATED ELECTRICAL SIGNALS IN PLANTS

S. S. Pyatygin

Department of Biophysics, N. I. Lobachevsky State University, Nizhny Novgorod;
e-mail: pyatygin@bio.unn.ru

The present paper generalizes the new data and gives an account of the current notions about properties, mechanisms of generation, and functional role of propagated electrical signals in the form of action potentials and variation potentials in plants.

Key word: plants, action potential, variation potential, ionic mechanism, functional role.