

## **РЕЦЕНЗІЇ**

---

---

**Е.И. Кошкин**

### **ФИЗИОЛОГИЯ УСТОЙЧИВОСТИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР**

**Москва: Дрофа, 2010. – 638 с.**

Выход в свет учебника, написанного доктором биологических наук, профессором Российского государственного аграрного университета – Московской сельскохозяйственной академии им. К.А. Тимирязева Е.И. Кошкиным, является своевременным хотя бы потому, что это лишь второе русскоязычное учебное издание, которое охватывает широкий круг вопросов устойчивости растений. Первое учебное пособие для вузов по данной тематике было подготовлено почти 10 лет тому назад доктором биологических наук, профессором Т.В. Чирковой и вышло в 2002 году в издательстве Санкт-Петербургского университета под названием «Физиологические основы устойчивости растений». Новый учебник Е.И. Кошкина значительно больший по объему, в нем вопросы устойчивости растений к конкретным стрессорам изложены значительно подробнее.

Рецензируемый учебник состоит из предисловия и 16 глав.

Как отмечает автор в предисловии, «основной акцент в книге сделан на физиологию продукционного процесса агрономически значимых культур в условиях действия абиотических стрессоров, оказывающих решающее влияние на урожайность».

Глава 1 имеет название «Введение в проблему клеточной сигнализации». Как отмечает автор, предметом исследования клеточной сигнализации являются молекулярные механизмы регуляции клеточного метаболизма внешними сигналами, несущими в клетку информацию, что принципиально отличает их от поступающих в клетку химических соединений, служащих для нее источником материи и энергии. В этой главе дается краткая характеристика основных звеньев сигнальных систем – рецепторных белковых молекул, контактирующих с ними G-белков, протеинкиназ и факторов регуляции транскрипции. Рассмотрена также роль ионов кальция и циклических мононуклеотидов как клеточных мессенджеров. В качестве примеров конкретных сигнальных систем рассматриваются MAP-киназная и фосфатидилинозитольная. Примечательно, что в конце главы автор очерчивает перспективы исследований сигнальных систем, отмечая актуальность «привязки» отдельных сигнальных систем к тому или иному виду сигналов и рецепторов, дальнейшего выяснения структуры промоторных участков и молекулярного механизма их взаимодействия со «своими» факторами регуляции транскрипции у различных генов, расшифровки механизма, обуславливающего временной характер включения сигнальных систем и пр.

Во второй главе рассматривается явление окислительного стресса, дается характеристика активных форм кислорода (АФК), описывается их компартментация в клетке и биологическое значение. Значительное внимание уделено связи между окислительным стрессом и запрограммированной смертью клетки, описываются молекулярные мишени действия АФК в процессах смерти растительных клеток. В этой же главе рассматриваются механизмы устойчивости к АФК, в частности достаточно детально описана система антиоксидантной защиты.

В последующих главах изложены механизмы устойчивости растений к конкретным абиотическим стрессорам. Так, глава 3 имеет название «Высокотемпературный стресс. Жароустойчивость». В первом параграфе главы описано влияние теплового шока на клеточном уровне, значительное внимание уделяется белкам теплового шока (БТШ). Также рассматриваются вопросы об обычных метаболических процессах в условиях гипертермии. В отдельном параграфе идет речь о влиянии высокой температуры на уровне растения и ценоза, значительное внимание уделено влиянию высокой температуры на формирование урожая. Кроме того, рассмотрены молекулярно-генетические аспекты повышения жаростойкости. В частности, приводятся примеры индуцирования устойчивости растений действием экзогенных фитогормонов, например, брассиностероидов, а также соединений, «сигнализирующих об окислительных повреждениях» - салициловой кислоты, пероксида водорода и пр.

## РЕЦЕНЗІЇ

В четверной главе рассматривается холодостойкость растений. В начале главы описывается действие гипотермии на растения на клеточном уровне, характеризуются изменения ультраструктуры клеток (набухание и дезинтеграция митохондрий, дезинтеграция гран хлоропластов пр.), состава липидных и белковых компонентов мембран. Отдельно рассмотрено проявление окислительного стресса в условиях гипотермии, изменение активности антиоксидантных ферментов и содержания низкомолекулярных антиоксидантов. Значительное внимание уделено низкотемпературному контролю экспрессии генов. Подчеркивается, что природа первичного сенсора низких температур до сих пор не ясна. Рассматривается несколько гипотетических механизмов восприятия клеткой снижения температуры: изменение текучести мембран, изменение состояния гистидинкиназ, которые могут быть молекулярными сенсорами изменений температуры, конформационные изменения других белков. Акцентируется внимание на роли кальция как вторичного мессенджера, обеспечивающего трансдукцию сигнала холодового стресса. Отмечается, что при искусственном увеличении концентрации кальция в цитозоле экспрессия группы генов, индуцируемых низкими температурами, активировалась без снижения температуры. Приводятся примеры участия других сигнальных посредников в регуляции экспрессии генов, причастных к адаптации к низким температурам. В этой же главе рассмотрено влияние пониженных температур на такие интегральные физиологические процессы, как фотосинтез, дыхание, водный обмен, минеральное питание. В заключительной части главы коротко рассматриваются вопросы диагностики холодостойкости и ее повышения физиологическими приемами и генноинженерными методами.

Следующая (пятая) глава посвящена морозостойкости растений – способности выживать при действии отрицательной температуры. Подчеркивается, что основным механизмом приспособления зимующих растений к морозу является образование льда в межклетниках. Такое явление, несмотря на его отрицательные последствия, оказалось единственно возможным и наиболее распространенным путем выживания растений в течение длительного зимнего периода. Весьма детально рассмотрены механизмы адаптации растений к образованию внеклеточного льда. Характеризуется роль накопления сахаров, изменения липидного состава в пользу остатков ненасыщенных жирных кислот, значение синтеза белков холодового шока при низкотемпературной адаптации. Рассматривается роль генов, вероятно причастных к свойству морозостойкости (*COR*, *CBF*) и др.

Глава 6 «Действие дефицита воды и засухоустойчивость» начинается рассмотрением показателей эффективности использования воды растениями, в основе которых сопряженность процессов газо- и влагообмена на разных уровнях организации растения. Значительное внимание уделяется зависимости интенсивности фотосинтеза от устьичной проводимости. Автором затрагиваются интересные и пока мало исследованные вопросы влияния минерального питания (как в количественном, так и в качественном аспекте) на эффективность использования воды. Отдельно рассмотрены сигнальные системы водного дефицита. Подчеркивается, что в роли осмосенсоров у растений, как и у дрожжей, могут быть трансмембранные гистидинкиназы, посредством которых включаются сигнальные каскады. Предполагается также, что в процессе развития водного стресса изменение физического состояния мембран или белково-липидного взаимодействия в них переклюкает метаболизм на восприятие клетками изменений осмотического состояния растений. Рассмотрены и дальнейшие пути трансдукции сигнала осмотического стресса с участием ионов кальция и других мессенджеров. Описываются АБК-зависимые и АБК-независимые реакции растений на водный стресс. Детально анализируются влияние водного дефицита на урожайность, стратегии выживания растений при засухе и вопросы, связанные с маркерной селекцией на засухоустойчивость.

В седьмой главе рассматривается устойчивость растений к затоплению. Описывается повреждение растений при дефиците кислорода в условиях затопления почв. Механизмы устойчивости зерновых к затоплению автор связывает с признаками, обуславливающими состояние растений до затопления и адаптацией в период затопления и после него. К ним относятся фенологические, морфолого-анатомические, метаболические (прежде всего, дыхательный метаболизм) и связанные с минеральным питанием. Рассмотрены две основные «стратегии» адаптации растений к анаэробному стрессу: избегание анаэробноза путем дальнего транспорта кислорода, т.е. кажущаяся толерантность и метаболическая адаптация (истинная толерантность). В контексте адаптации к дефициту кислорода рассматриваются современные данные о специфическом наборе генов, активируемых низкими концентрациями  $O_2$ .

## **РЕЦЕНЗІЇ**

В восьмой главе идет речь об устойчивости растений к уплотнению почвы. Следует отметить, что действие этого фактора на растения в учебной литературе до сих пор практически не рассматривалось. Ценным представляется приведение способов измерения механического давления, препятствующего росту корней в почве, сравнительных данных об устойчивости полевых культур к уплотнению. В этой главе также рассматривается влияние уплотнения почвы на основные функции растительного организма (водный обмен, фотосинтез и дыхание, минеральное питание, рост и развитие). Особый интерес представляют данные о роли фитогормонов в реакции растений на уплотнение.

Девятая глава называется «Минеральный стресс». Дефицит элементов питания рассматривается как стресс-фактор, оказывающий крайне негативное влияние на урожайность сельскохозяйственных культур. Особое внимание в этой главе уделяется азотному питанию. Детально рассматриваются локальные стимулирующие эффекты нитратов на рост корней, приводятся современные данные, свидетельствующие о существовании специфических сигнальных путей ответа на локальное действие нитратов. Также характеризуются молекулярные механизмы ингибирования роста боковых меристем высокой концентрацией нитратов. Приводятся сведения о генах, «откликающихся» на действие нитрата. По данным, полученным с помощью технологии микрочипов, их число составляет около 1200. Отдельно рассматриваются прикладные вопросы эффективности использования азота растениями.

Десятая глава посвящена солеустойчивости растений. Вначале этой главы приводятся данные о сравнительной солеустойчивости сельскохозяйственных культур. Кроме терминов «галофиты» и «гликофиты» рассматриваются понятия биологической и агрономической солеустойчивости. Характеризуются причины токсичности ионов натрия, влияние засоления на основные физиологические процессы. Отдельным вопросом, детально рассмотренным в этой главе, является взаимообусловленность засоления и затопления, поскольку большинство засоленных почв подвержены затоплению из-за наличия неглубокого водного зеркала или уменьшенной инфильтрации поверхностных вод, обусловленной физико-механическими свойствами почв. Далее характеризуются механизмы солеустойчивости растений на уровне целого растения (избирательность поглощения ионов клетками корней, выведение солей через железы и пр.), на клеточном (внутриклеточная компартментация и синтез осмопротекторов) и молекулярном (сигналинг и экспрессия генов) уровнях. Заканчивается глава рассмотрением физиолого-генетических основ повышения солеустойчивости.

Глава 11, посвященная устойчивости растений к тяжелым металлам, начинается рассмотрением факторов, влияющих на их поглощение растениями. Этот процесс зависит в основном от способности растений связывать тяжелые металлы уроновыми кислотами, выделяемыми на поверхность корня (барьерная функция корня), анатомических особенностей листьев (при поступлении тяжелых металлов из атмосферы) и от pH почвенного раствора. Также приведена информация о локализации тяжелых металлов внутри клеток и транспорте их по растению, дана характеристика специфических мембранных белков, задействованных в транспорте ионов тяжелых металлов. Достаточно детально рассматриваются механизмы токсического действия тяжелых металлов, их влияние на основные физиологические функции растений. Отдельно рассмотрены агрономические аспекты влияния тяжелых металлов на растения, приводятся примеры их влияния на качество урожая. В конце главы характеризуется роль металлотионинов и фитохелатинов в устойчивости растений к тяжелым металлам и рассматриваются вопросы использования растений (в т. ч. трансгенных) в качестве накопителей тяжелых металлов для восстановления окружающей среды.

Достаточно узкий вопрос устойчивости растений к алюминию на кислых почвах стал предметом главы 12. Вначале этой главы рассматриваются химические формы алюминия, оказывающие наибольший токсический эффект на растения, приводится классификация культурных растений по степени устойчивости к алюминию. Далее излагаются современные сведения о конкретных биохимических механизмах устойчивости растений к алюминию, его влияние на гормональный статус, антиоксидантную систему и интегральные физиологические функции растения. Также рассматриваются молекулярно-генетические аспекты устойчивости к алюминию. Заканчивается глава практическими вопросами – характеристикой методов отбора форм растений, устойчивых к алюминию и обсуждением возможностей генетической модификации растений с целью повышения устойчивости к алюминию.

## **РЕЦЕНЗІЇ**

Глава 13 имеет название «Атмосфера как источник стрессовых воздействий». Она начинается с рассмотрения влияния ультрафиолетового излучения на физиологические процессы в растении. Также характеризуются механизмы токсического действия озона на растения, особенности его поступления в лист, реакции озона в клеточных стенках, обуславливающие образование других активных форм кислорода, влияние  $O_3$  на основные физиологические процессы и его зависимость от других факторов среды. В отдельных разделах главы описываются физиологические механизмы влияния на растения загрязнения атмосферы оксидами азота и серы и устойчивость растений к этим факторам. Впервые в русскоязычной учебной литературе рассматривается реакция растений на сочетания атмосферных стрессоров: озона и ультрафиолета В, углекислого газа и озона, сочетаний оксидов азота, серы и озона. Также поднимается весьма дискуссионный вопрос о влиянии изменений климата на устойчивость растений к болезням и вредителям.

Глава 14 посвящена устойчивости культурных и сорных растений к гербицидам. Автором выбран удачный поклассовый подход к характеристике физиологического действия гербицидов, выделены ингибиторы биосинтеза каротиноидов, ингибиторы протопорфириногенаксидазы, арилоксикарбоновые кислоты, ингибиторы глутаминсинтетазы, ингибиторы ацетил-СоА-карбоксилазы, ингибиторы ацетоллактатсинтетазы, ингибиторы биосинтеза целлюлозы, ингибиторы биосинтеза длинноцепочечных жирных кислот и ароматических аминокислот. Рассматриваются проблемы, связанные с использованием генетически модифицированных культур, устойчивых к гербицидам, а также влияние изменений климата на эффективность гербицидов.

В главе 15 изложены вопросы устойчивости к истеканию зерна и прорастанию его в колосе. Характеризуется явление энзимомикозного истощения семян, которое проявляется в повышении под влиянием неблагоприятных условий (повышенная влажность и температура) активности гидролитических ферментов, расщепляющих биополимеры на сахара и аминокислоты, которые служат субстратом для целого ряда грибов. Также рассмотрены факторы, обуславливающие прорастание зерна в колосе. Помимо классических аспектов этой проблемы (регуляция активности гидролитических ферментов в зерновках) рассматриваются и новые, например, зависимость поступления воды в зародыш и последующего набухания зерновки от набора генов, кодирующих аквапорины.

Глава 16 имеет название «Селекция на устойчивость растений к стрессорам. Вместо заключения». Как отмечает автор, растения реагируют на действие стрессора системно, т.е. изменением целого ряда параметров, что свидетельствует о полигенном характере устойчивости. Понимание генетического контроля мультигенного количественного признака представляет трудную задачу, поскольку фенотип является продуктом взаимодействия генотипа со средой. Подчеркивается, что методы классической селекции не дают информации об участках хромосом, регулирующих вариацию каждого количественного признака, плейотропных эффектах этих хромосом на другие признаки, возможных причинно-следственных связей между генами. Некоторые из этих трудностей можно частично преодолеть путем использования молекулярных маркеров, позволяющих идентифицировать QTL-локусы, определяющие выбранный признак и оценить эффекты искомого QTL-локуса на другие признаки. В главе приведены примеры QTL-локусов, связанных с устойчивостью риса, ячменя, кукурузы и других культур к конкретным абиотическим стрессорам. В заключительной главе также коротко рассматриваются возможности использования микрочипов для выявления различий между линиями и в регуляции генов сложных признаков, описываются возможности трансгеноза для изменения устойчивости растений.

В целом автору удалось обобщить огромный объем результатов современных исследований в области физиологии стресса и адаптации, а также в смежных областях как физиологии растений, так и других биологических наук – молекулярной биологии, генетики, селекции, экологии. Безусловно, такой междисциплинарный учебник не лишен многих недостатков. На наш взгляд, в нем явно не хватает общего раздела или даже нескольких разделов по введению в современную проблематику стресса и адаптации. Более того, в книге не рассматривается даже базовая терминология в этой области. Во введении говорится, что учебник предназначен для магистров, а «теория устойчивости» изучается студентами ранее в рамках бакалавриата. Однако самодостаточный учебник обязательно должен включать ключевые сведения из области стресса и адаптации. Тем более, что терминология и основные понятия в этой области до сих пор остаются предметом дискуссии в научной среде. Достаточно упомянуть дискуссию вокруг термина «стресс», которая про-

## **РЕЦЕНЗІЇ**

долгается со времен Г. Селье. Целесообразно было бы рассмотреть сведения об общих и специфических механизмах адаптации, привести классификацию стрессоров.

Безусловным достоинством книги является приведенная вначале глава о клеточной сигнализации. Однако в этой главе много недосказанного. Например, упоминаются G-белки, но ничего не говорится об их структуре (субъединицах), регуляции и конкретном механизме участия в передаче сигналов к стартовым ферментам сигнальных систем. Сами сигнальные системы почему-то даже не перечислены полностью, а в качестве примеров приведено лишь две сигнальные системы.

Дискуссионным представляется вынесение в качестве «самостоятельного» окислительного стресса (глава 2). Этот стресс является следствием действия других стрессоров и, в зависимости от характера событий, может быть проявлением активации клеточного сигналинга либо нарушений, вызванных действием стрессора. При этом приведенное автором функционирование антиоксидантной системы, безусловно, важное для устойчивости растений, можно было бы рассмотреть как один из элементов общей (неспецифической) устойчивости.

Рассмотрение в последующих главах стрессоров по факториальному принципу вполне удачное, логично и последовательность их изложения. Важным достоинством книги является проблемный подход к изложению материала, акценты на перспективах будущих исследований. Автору в основном удалось органично связать фундаментальные аспекты устойчивости растений с глубоко прикладными, необходимыми для магистрантов-аграрников, которым, в первую очередь, и адресована книга. К недостаткам следует отнести разную степень глубины изложения материала в разных главах, отсутствие ссылок при приведении некоторых фактических данных в форме графиков и таблиц. Также отсутствуют ссылки в подписях к ряду схем.

Существенным недостатком является чрезвычайно короткий список литературы (всего семь позиций в списке основной литературы и девять в списке дополнительной). И это при том, что практически на каждой странице учебника встречается множество ссылок на оригинальные данные разных авторов. Возможно, было бы целесообразным составление списков литературы к каждой главе с включением хотя бы основных монографий и обзоров по соответствующим вопросам.

В целом же выход учебника Е.И. Кошкина является важным событием для развития стрессовой физиологии растений в постсоветском пространстве. Книга будет полезной не только для магистров и начинающих исследователей, но и (фактически как справочное издание) для преподавателей физиологии растений и смежных дисциплин, а также для научных работников.

**© 2012 г. Ю.Е. Колупаев**

*Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева  
(Харьков, Украина)*