

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Известия ТСХА, выпуск 3, 2003 год

УДК 581.1

ПРОНИЦАЕМОСТЬ ПЛАЗМАЛЕММЫ И РЕГУЛЯЦИЯ ВОДНО-СОЛЕВОГО ОБМЕНА (КЛЕТОК) РАСТЕНИЙ

А.А. ЗАХАРИН

(Лаборатория биофизики растений)

Работа представляет собой попытку осмысления и отчасти теоретического обобщения некоторых вопросов водно-солевого обмена растений. Рассматриваются изменения проницаемости (мембран) клеток для воды и минеральных ионов в широком диапазоне концентраций соли в растворе (около трех порядков). Обращает на себя внимание сходство кинетических кривых в процессах поглощения-выделения воды и ионов. Кинетика в обоих случаях складывается из быстрой (2—5 мин) и последующей медленной (15–40 мин) фаз (время — от начала солевого воздействия). При этом средняя скорость транспортных процессов в первой фазе примерно на порядок выше, чем во второй. Концентрационные зависимости транспорта воды и ионов для растительных объектов также имеют сходную между собой, математически тождественную форму. В линейных координатах они могут быть представлены в виде двух кривых (для низких и высоких концентраций соли), имеющих форму гиперболы, а в логарифмическом масштабе — двух прямых линий с разными углами наклона. Такое сходство заведомо разных процессов принципиально различной природы побудило искать общий элемент в транспорте воды и ионов в клетку (или из клетки), которым, вероятно, является клеточная мембрана, способная изменять свои свойства под влиянием солей. Прямые расчеты «удельной интенсивности» обоих транспортных процессов (в расчете на единицу концентрации соли) дали не константное значение (как в осмосе), а снижающееся — по мере увеличения концентрации солевого раствора. Это может характеризовать солезависимость проницаемости

Работа выполнена при поддержке РФФИ. Грант № 02-04-49095.

клеточных мембран, причем «закрывание» мембраны под действием солей происходит одновременно для транспорта внутрь и наружу разных минеральных ионов и воды. Такое свойство может иметь значение для минерального питания растений, а также для адаптации как к низкому, так и к очень высокому солевому статусу среды обитания растений.

«Прикрепленный», неподвижный образ жизни наземных растений лишает их возможности активного поиска и выбора наиболее подходящих для них мест обитания. К числу неперемных факторов существования растений относятся определенные влажность и минеральный состав почв (субстратов) [4, 7, 10]. Однако из-за невозможности выбора от растений требуется высокая устойчивость как к очень низким, так и к чрезмерно высоким параметрам влажности и солевого статуса субстратов, а также к резкой смене этих параметров. Диапазон приспособительных возможностей растений в этом отношении очень широк, хотя широта эта еще значительно преувеличена за счет галофитов, суккулентов, ксерофитов, гидрофитов и других, обычно дикорастущих растений, адаптированных именно к таким крайним условиям существования. Подавляющее большинство растений не выдерживает сильной засухи, переувлажнения, избытка солей в почве и дру-

гих стрессов, в том числе это справедливо и для большинства культурных растений. Но даже у «обычных» растений и у сельскохозяйственных культур диапазон приспособляемости к водно-солевым характеристикам субстрата огромен [4]. Нет смысла сравнивать такого рода устойчивость у растений и животных; животным это просто не нужно, поскольку они обладают возможностью выбора и дозировки пищи и воды, а также способностью к миграции при изменении условий среды обитания. К тому же животные не являются автотрофами, они питаются уже готовыми органическими соединениями, содержащими также воду и все необходимые минеральные элементы. Автотрофные растения используют для питания неорганические соединения, которые они находят во внешней среде, не всегда в подходящих количествах и соотношениях. Это означает, что процесс питания организован у растений значительно сложнее, и одним из со-

ставляющих его моментов является осуществление и регуляция транспорта в клетку воды и минеральных ионов [10].

В водном и солевом обменах растений значительная роль принадлежит клеточной мембране (плазмалемме), которая выполняет две принципиально важные функции: барьерную и транспортную. При статическом подходе функции эти противоположны и как будто исключают одна другую. Но динамическая мембрана, по-видимому, может изменять свои свойства от (почти) полной непроницаемости для минеральных ионов до способности накапливать отдельные элементы в значительно больших концентрациях в клетках, чем они есть в среде [4]. Вероятно, в меньших размерах может варьировать и проницаемость плазмалеммы для воды [7]. Все рассуждения о клетках и мембранах касаются, в первую очередь, корней, через которые осуществляется снабжение водой и минеральными веществами всего растения. Однако процессы регуляции водно-солевого обмена продолжают и в стеблях, и в листьях, и в репродуктивных органах. Роль клеточных мембран в этих процессах представляется тоже значительной. Можно предполо-

жить, что изменение проницаемости мембраны в большую или меньшую сторону и составляет основу регуляции водно-солевого обмена растений (ВСО). К этому необходимо добавить еще электрические свойства мембраны, которые резко влияют на транспорт электрически заряженных частиц — ионов, а также высокую селективность мембран, обуславливающую способность пропускать в клетку только определенные молекулы и ионы в необходимых количествах. Селективность ионного транспорта, возможность поступления отдельных ионов в клетку вопреки электрохимическим градиентам и накопления их там в концентрациях более высоких, чем в среде, непростой характер распределения ионов между различными структурными отдельностями на всех уровнях организации растения — эти и другие эффекты дают основание предполагать «активные» механизмы ионного транспорта (хотя логично искать вначале более простые объяснения) [4, 7, 10].

Современная физиология и биофизика растений рассматривают проблему проницаемости мембраны растительной клетки очень конкретно — для различных мембран, для определенных ионов и для специфических

транспортных структур, связанных с их проникновением в клетку [8, 11]. Вероятная правильность такого подхода, однако, не исключает и необходимость исследований более общих свойств мембран. «Обычное» несолеустойчивое растение, не галофит, оказавшись в условиях солевого стресса, вероятно, не сможет воспользоваться теми высокоспецифичными, тонкоорганизованными, может быть «активными» механизмами (каналами, насосами, сим- и антипортерами и т.д.), которые служат ему в нормальных для него низкосолевых условиях. Кроме того, у него (у гликофита) нет и специфических механизмов солеустойчивости (как у галофитов), однако многочисленные данные свидетельствуют о наличии у него если не толерантности (устойчивости), то резистентности (способности к сопротивлению) к солевому стрессу [4]. Одним из механизмов галорезистентности растений может быть как раз мембранная регуляция проницаемости клеток. Это гипотетическое положение, однако, не имеет достаточных экспериментальных подтверждений. Его с большим основанием можно отнести ко всему многообразию растений (разнообразие свойств), чем к конкретному растительному

организму (реальные изменения и регуляция мембранной проницаемости).

В настоящей работе практически не приводятся новые экспериментальные данные, но сопоставляются и анализируются материалы, имеющие непосредственное отношение к проницаемости клеточных мембран для воды и минеральных ионов [3-5, 7, 10]. Рассматриваются результаты, полученные на несолеустойчивых (культурных) растениях в условиях, имитирующих солевой стресс разной силы, вплоть до сильного, означающего для них крайне жесткие условия существования. Цель работы — привести экспериментальные доказательства регуляции мембранной проницаемости клеток, в частности, зависимости проницаемости от солевого статуса внешнего раствора.

Проницаемость плазмалеммы для минеральных ионов. При нормальном солевом статусе процессы ВСО растений происходят естественным порядком, при этом транспорты воды и минеральных ионов тесно сопряжены: затруднение одного из них неизбежно приводит к снижению другого, и наоборот, если существуют движущие силы для перемещения воды внутрь клетки, то в том же направлении

обязательно переместится и некоторое количество ионов, чем обеспечивается поддержание осмотического (водно-солевого) равновесия в системе клетка — среда [7]. Это, конечно, схема, в действительности осложненная влиянием неионных осмотиков, селективным транспортом ионов, электрическими взаимодействиями ионов с зарядами на мембране и другими факторами. В неблагоприятных условиях, при сильном солевом стрессе (например, NaCl) сопряжение между водным и солевым обменами остается не менее тесным, но проявляется оно теперь в виде встречных потоков. При высокой концентрации соли в среде вода быстро выходит из корня во внешний раствор, а через некоторое время таким же осмотическим способом происходит и обезвоживание (через корень) надземных органов. В то же время высокий солевой статус среды способствует некоторому проникновению засоряющих ионов из раствора в клетки корня. При этом оба потока — наружу и внутрь — представляют для растения повреждающие факторы стресса, вызывающие обезвоживание корня и накопление в клетках вредных избытков ионов натрия и хлора. Такая ситуация может

быть охарактеризована как антагонизм водного и солевого обменов [4]. Антагонизм этот усугубляется еще тем обстоятельством, что для защиты от ионов мембрана должна их не пропускать (как это имеет место у соле- непроницаемых галофитов), но в этом случае очень большой осмотический потенциал, направленный наружу, вызывает губительное обезвоживание. Если же засоряющие ионы в значительных количествах проходят через мембрану (как у соленакапливающих галофитов), то никаких затруднений с водоснабжением не возникает, но наступает собственно солевой стресс — перегрузка клеток ионами Na^+ и Cl^- . Таким образом, растение ставится перед альтернативой: водный или собственно солевой (ионный) стресс? Разные типы галофитов способны выбирать крайние варианты. Для гликофитов в большинстве случаев возможно только компромиссное решение: и обезвоживание, и накопление вызвавших солевой стресс ионов. Одним из показателей галорезистентности растений может служить степень «непропускания» (задержки, декремента) ионов натрия в клетки корня или в надземные органы растений.

Можно считать, что растительная ткань состоит в

основном из трех компарментов: апопласта, симпласта и вакуола. Каждый компармент характеризуется своим минеральным составом; иначе говоря, осуществляется избирательное распределение ионов между компартаментами клетки. Для фракционирования минеральных ионов, принадлежащих разным клеточным компартаментам, были разработаны оригинальные методики, в основе которых лежал принцип непрерывной регистрации на самописце выхода ионов из растительного объекта (корень, лист, клетки водорослей). На образец в проточной камере накладывали какое-либо заведомо повреждающее воздействие, но накладывали очень мягко и контролируемо. На самописце записывался процесс медленного разрушения растительного объекта, в том числе клеточных мембран, тестируемого по выходу электролитов. Немонотонность сигнала, наличие больших пиков и продолжительных плато в кривой электропроводности омывающего объект дистиллята позволяли идентифицировать ионы, выходящие из вакуолей и симпластов клеток. А по кинетике предварительной отмывки (до наложения повреждающего воздействия) можно было судить об ионах «свободного

пространства» апопласта растительной ткани.

В экспериментах с пресноводной водорослью *Chlorella pyrenoidosa*, выращиваемой в стандартной среде (контроль), а также с добавлением NaCl в различных концентрациях, в качестве градуально накладываемого на объект повреждающего воздействия использовали повышение температуры в интервале 20-100° С [3]. Поскольку эта одноклеточная водоросль не имеет большой центральной вакуоли и настоящего апопласта, применение термоионографического метода на этом объекте позволило лишь методически чисто отделить внутриклеточные ионы от солей внешнего раствора (среды), что тоже имеет принципиальное значение. В этих экспериментах было выявлено нарушение барьерной функции клеточных мембран при сильном солевом стрессе. На рис. 1 представлена концентрационная зависимость коэффициентов распределения калия и натрия как отношения концентраций внутриклеточной (цитоплазма) к внеклеточной (среда). При отсутствии или низких концентрациях натрия в среде коэффициент накопления этого иона может достигать 5 и 10, однако быстро снижается при росте наружной

концентрации. Уже при 0,1% NaCl в среде накопление (концентрирование) прекращается, а коэффициент распределения становится равным единице, т. е. концентрации внутри и снаружи равны. Интервал концентраций 0,1~0,8% — зона активной резистентности клеток к уже неблагоприятной концентрации засоляющей соли, коэффициент распределения натрия меньше 1. При содержании NaCl в среде больше 0,8% наблюдаются «прорыв солей», повреждение мембраны, нарушение ее барьерной функции. Натрий неконтролируемо входит в клетки, а калий, до сих пор державшийся стабильно, независимо от солевого стресса, теперь вытекает из клеток, что тоже подтверждает нарушение барьерной функции мембран. Необратимое повреждение клеток происходит при концентрации NaCl -0,8% (около 130 мМ), что, вероятно, и составляет предел солеустойчивости для пресноводной хлореллы.

В другом методе в качестве повреждающего агента использовали последовательно возрастающее постоянное электрическое напряжение, вплоть до 800-1000 В [1]. Из корней гороха при напряжении 200-250 В выходили ионы вакуоли в виде острого пика (до 80-85% от всех

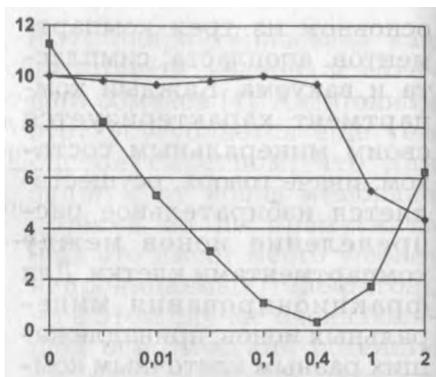


Рис. 1. Коэффициенты распределения катионов в системе клетка-среда (*Chlorella pyrenoidosa*).

На абсциссе - концентрации NaCl, в %; на ординате — отношения K_{in}^{+}/K_{M}^{+} и Na_{in}^{+}/Na_{out}^{+} .

ионов), при напряжении 600~800 В — ионы симпласта (10-15%), наиболее прочно связанные. Ионы апопласта (2-10%) выходили из объекта при отмывке водой до наложения повреждающего воздействия. В этих опытах, как и для хлореллы, наблюдали ограничение проницаемости клеток для ионов натрия, когда их концентрация в среде возрастала, а при сильном солевом стрессе — повреждение мембран. В табл. 1 представлены рассчитанные соотношения кальций/калий для основных компартментов клетки. По некоторым данным, величина этого отношения хорошо отражает общую устойчивость растительных

Влияние концентрации хлористого натрия в питательном растворе на соотношение концентраций катионов (мМ/л) кальций/калий в основных клеточных компартаментах корня гороха

Концентрация NaCl, %	Внешний раствор	Апопласт	Вакуоль	Симпласт
Контроль	2,07	1,40	0,12	0,53
0,5	1,67	2,91	0,79	2,26
1,0	1,18	1,89	3,11	8,72
1,5	1,22	1,38	3,48	10,17

объектов к абиотическим стрессам [9]. Если в апопласте эти отношения мало отличаются от внешнего раствора, то в вакуоли и симпласте они увеличиваются по сравнению с контролем больше чем на порядок при возрастании уровня солевого стресса до 1,5% NaCl. Кроме того, значительно возрастает суммарное содержание ионов калия и кальция, которое может быть даже равно содержанию натрия. Таким образом, токсическое действие моносолевого внешнего раствора смягчается в клетке, и особенно в цитоплазме, значительными количествами других ионов.

Аналогичная картина была получена другим методом и на других объектах — в экспериментах с перфузией растворов NaCl через отрезки стеблей подсолнечника, томата, пеларгонии и других растений [2]. В табл. 2 представлены концентрации ка-

тионов в вытекающем перфузате при подаче на базальную часть стебля дистиллята или растворов NaCl разных концентраций. Наблюдался сильный декремент натрия, проявляющийся как при низких, так и при очень высоких концентрациях соли в исходном перфузате. Не только через 5 ч, но и через несколько суток непрерывной перфузии концентрация натрия в вытекающем растворе оставалась значительно (в несколько раз) ниже номинальной. Кроме того, вытекающий перфузат (а это тот раствор, который у интактного растения подается в верхушку побега — к концевым меристемам и репродуктивным органам) не был моносолевым, но был в значительной степени «уравновешен» другими ионами, выделяющимися из клеток стебля. В 4-6-й строках табл. 2 те же данные представлены в виде соотноше-

Концентрации (мМ/л) и соотношения катионов в вытекающем перфузате через 5 ч после начала перфузии растворов хлористого натрия через стебли подсолнечника.

Катионы	Концентрация Na ⁺ в исходном перфузате, мэкв/л				
	0	5	50	150	500
Na ⁺	0,17±0,02	0,29±0,02	6,73±1,25	59,27±6,36	105,62±6,41
K ⁺	3,15±0,20	2,30±0,17	6,48±0,80	6,87±0,67	13,45±0,83
Ca ²⁺	4,05±0,57	3,10±0,32	14,42±0,93	24,20±0,85	30,21±2,18
Отношения					
Na ⁺ _{погл} /Na ⁺ _{выт}		16,24	6,42	1,53	3,73
K ⁺ _{выт} /Na ⁺ _{ном}		0,46	0,13	0,05	0,027
Ca ²⁺ _{выт} /Na ⁺ _{ном}		0,62	0,29	0,13	0,06

ний ионов: натрий, поглощенный стеблем, к натрию, вытекающему из апикального среза стебля; K⁺ в вытекающем перфузате к номинальной концентрации натрия; также для кальция —

Ca²⁺_{выт}/Na⁺_{ном} Видно, ЧТО ХОТЯ при больших концентрациях NaCl в перфузате (50-500 мМ) выделение клетками ионов K⁺ и Ca²⁺ сильно возрастает, однако «эффективность действия» NaCl при больших концентрациях меньше примерно на порядок.

На рис. 2 приведена типичная концентрационная зависимость поглощения ионов (на примере калия) растительными объектами, заимствованная из монографии Д. Кларксона [7]. Эта концентрационная зависимость (типа гиперболы) в логарифмическом масштабе может дать прямую линию (или 2 прямых с разными углами наклона).

При линейном изображении может быть представлена в виде двух графиков с разными масштабами на абсциссе, соответственно для низких и высоких концентраций соли. По этим данным можно рассчитать отношение поглощенного калия к номинальной концентрации его во внешнем растворе; величина этого отношения резко снижается при возрастании концентрации соли во внешнем растворе. В табл. 3 приведены соответствующие данные, а также величины «удельного показателя» для поглощения ионов K⁺ растениями из растворов разных концентраций. Видно, что число мкМ ионов K⁺, поглощаемое из одного мМ раствора KCl, снижается с ~160 при очень низкой до 0,4-0,5 при очень высокой концентрации KCl (мкМ K⁺/1мМ KCl в растворе).

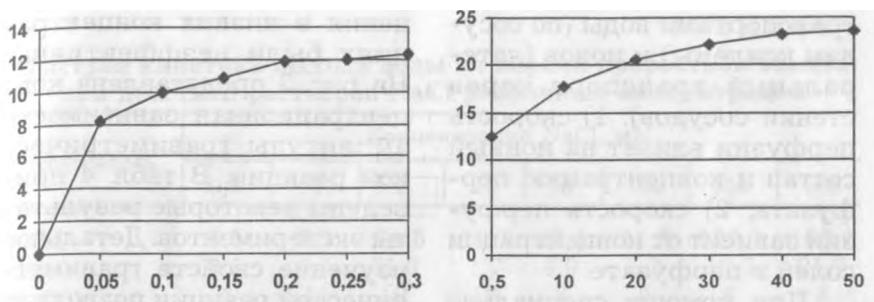


Рис. 2. Скорость поглощения K^+ (мкМ/ч) растительным объектом при низких (слева) и высоких (справа) концентрациях КС1 [7]. На абсциссе - концентрация КС1 в наружном растворе, мМ.

Т а б л и ц а 3

Зависимость поглощения K^+ растением от концентрации КС1 во внешнем растворе [7]

Показатель	Концентрация КС1, мМ									
	0,05	0,1	0,2	0,3	10	20	30	40	50	
Скорость погл. K^+ , мкМ/1 г сух, в/ч	8,18	10,2	11,82	12,27	17,73	20,68	22,27	23,19	23,64	
Удельный показатель, мкМ/мМ	163,6	100,1	59,1	40,9	1,77	1,03	0,74	0,58	0,47	

Обратимый выход воды из клеток растений при действии солевых растворов. Выход воды из живых клеток под влиянием солей наблюдали при перфузии растворов хлористого натрия через сосуды ксилемы на отрезках стебля подсолнечника и томата [2]. При стандартной подаче раствора скорость его на выходе возрастала на 20-50% после того, как вместо воды начинали пер-

фузию раствора соли (50-100 мМ), а через 1-2 ч снижалась в 1,5—2 раза. Это происходит вследствие обмена ионами и водой между содержащимися в сосудах и окружающими их живыми клетками стебля. Соли действовали градуально в большом диапазоне концентраций (1—500 мМ). Скорей всего, этот процесс имел осмотическую природу. Удалось наблюдать двустороннюю связь между

транспортом воды (по сосудам ксилемы) и ионов (латеральный транспорт через стенки сосудов): 1) скорость перфузии влияет на ионный состав и концентрацию перфузата; 2) скорость перфузии зависит от концентрации солей в перфузате.

При помощи специально разработанного гравиметрического метода исследовали быструю реакцию выхода воды из корня при возрастании солевого статуса внешнего раствора [5]. Гравиметрическая реакция обладала высоким быстродействием (лаг-период 1 с), высокой чувствительностью даже к низким концентрациям солей, хорошей обратимостью и воспроизводимостью, сравнительно низкой селективностью. Действие солей было строго градуально, недиссоциирующие на ионы соеди-

нения в низких концентрациях были неэффективны. На рис. 3 представлена концентрационная зависимость амплитуды гравиметрической реакции. В табл. 4 приведены некоторые результаты экспериментов. Детальное изучение свойств гравиметрической реакции позволило предположить осмотический механизм ее действия [5]. При строгом и последовательном подходе для доказательства осмотической природы быстрого транспорта воды под действием солей было бы желательно воспроизвести классические расчеты Пфедфера, который нашел отношения величин осмотических давлений (полученные в экспериментах) к концентрациям вызвавших их растворов осмотиков и получил во всех случаях константное значение [10]. Ана-

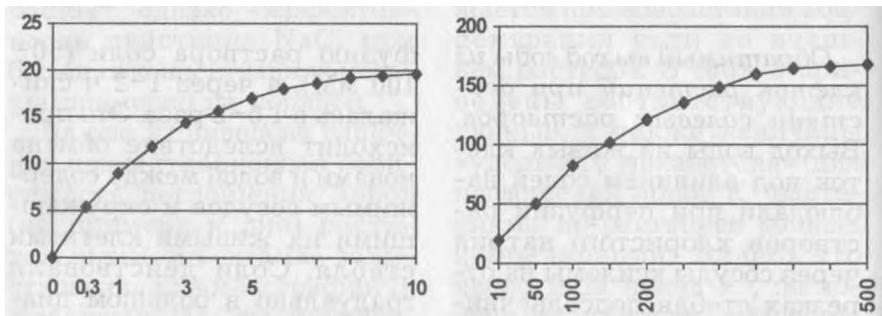


Рис. 3. Обратимая потеря воды корнем (гравиметрическая реакция) при действии NaCl в низких (слева) и высоких (справа) концентрациях.

На абсциссе - концентрация NaCl в наружном растворе, mM; на ординате - выход воды из объекта, в мг (мкл)

Быстрая кинетика выхода воды из корней проростков томата при действии растворов NaCl различных концентраций

Показатель	Концентрация NaCl, mM							
	0,3	1	3	10	50	100	200	500
$-\Delta M$	5,5	9,1	14,5	19,7	49,4	81,6	120,5	168,4
$\pm m$	0,5	1,1	1,3	1,7	4,0	5,2	10,3	21,7
n	4	14	9	17	7	5	6	3
$-\Delta M/[NaCl]$	18,3	9,1	4,8	2,0	1,0	0,8	0,6	0,3

Примечание. $-\Delta M$ (мг) — амплитуда гравиметрической реакции; $\pm m$ — средняя квадратическая ошибка; n — повторность; отношение $-\Delta M$ к концентрации NaCl — «удельный показатель».

логично этому мы рассчитали отношения амплитуд гравиметрических реакций к соответствующим концентрациям соли, как это представлено в табл. 4 (последняя строка) для всего диапазона концентраций. Вопреки ожиданиям, константа не получилась, при возрастании концентрации соли искомое отношение значительно снижалось.

Обсуждение

Неожиданный результат, «неконстантность константы», как будто полностью отвергает предположение об осмотической природе гравиметрической реакции. Однако возможно другое объяснение. Пфедфер использовал данные, полученные не на живом объекте, а на искусственно построенном и значительно им усовершенствованном осмометре, кото-

рый представлял не что иное, как физико-химическую модель осмоса (в то время предполагалось, что это и модель растительной клетки). Для каждого осмометра и специально подобранного осмотика проницаемость мембраны оставалась неизменной. Свойства клеточных мембран растений, и плазмалеммы в том числе, — существенно иные. Растительная мембрана — это высокосенсорное, динамичное, неоднородное по свойствам и нестабильное во времени образование. Приводимые ранее примеры показывали возможность изменения проницаемости мембраны для воды и минеральных ионов, в том числе в зависимости от солевого статуса внешнего раствора. Полученная в табл. 4 картина как раз и характеризует такую зависимость. Что на самом деле

означает величина амплитуды гравиметрической реакции (в мг или мкл) в расчете на единицу концентрации (1 мМ) ? Это удельная величина активности процесса, количество воды, которое в данных условиях (при данной концентрации) способен выделить из растительных клеток 1 мМ соли. Согласно таблице, оказывается, что 1 мМ соли при очень низкой концентрации способен выделить гораздо большее количество воды, чем при очень высокой концентрации. Поскольку по данным Пфедфера (и других авторов) и в соответствии с формулой осмоса соотношение концентрации осмотика и амплитуды вызываемой им реакции константно, значит дело не в изменении свойств самого раствора. Остается предположить изменение проницаемости плазмалеммы под действием солей, экспериментальное доказательство чего и составляло цель настоящей работы.

Как явствует из табл. 4, при возрастании концентрации соли в среде на 3 порядка проницаемость мембраны для воды снижалась почти на 2. Можно предположить, что также сильно снизилась и проницаемость ее для ионов. Аналогично табл. 4 (для выделения воды) в табл. 3 рассчитан «удельный показате-

ль» скорости поглощения ионов, который тоже сильно снижается при больших концентрациях соли. Фактически «удельный показатель», рассчитанный в табл.

3 и 4, прямо характеризует проницаемость клеточной мембраны для ионов калия и воды соответственно. Из динамики этого показателя можно заключить, что при возрастании концентрации соли в среде проницаемость мембраны снижается одновременно для минеральных ионов и воды. Как следует из табл. 2, перфузия растворов NaCl через сосуды ксилемы стебля вызывает поглощение натрия живыми клетками стебля при одновременном выделении этими клетками в перфузат других ионов (исследованы катионы калий и кальций). Последние 2 строки табл. 2 показывают, что интенсивность этого выделения значительно снижается с ростом концентрации соли. Из этих данных можно заключить, что при больших концентрациях NaCl проницаемость мембраны снижается не только для ионов этой соли, но и для других. Это одинаково справедливо для процессов поглощения и выделения, когда транспорт через мембрану осуществляется в противоположных направлениях. Чем может быть обусловлено снижение про-

ницаемости плазмалеммы? Уменьшение числа и размеров пор (под порами понимаются в данном случае любые сквозные отверстия в мембране, независимо от их устройства и свойств), увеличение толщины мембраны (длин отверстий), усиление липофильных свойств мембраны. Все это в равной степени скажется на проницаемости для ионов и воды. К этому могут добавиться еще ограничения, связанные с размерами и электрическим зарядом ионов.

С идеей солевых независимости (осмозависимости) проницаемости клеточных мембран хорошо согласуется сходство кинетических кривых процессов водного и ионного транспорта. Кинетическая кривая выхода воды из корня (или обратного процесса) при изменении солевого статуса раствора начинается с быстрой фазы, когда за 2~4 мин. гравиметрическая реакция совершается на 70-80% от полного объема. В течение 10-30 мин. второй, медленной фазы завершаются оставшиеся 20-30%. Практически аналогичную форму имеют кинетические кривые поглощения (или выделения) некоторых ионов, например калия. Концентрационная зависимость для обоих процессов описывается однотипной кривой (гиперболой), что

можно считать указанием на сходство механизмов соответствующих процессов. Но что может быть общего между принципиально разными процессами водообмена и транспорта минеральных ионов, осуществляющимися при помощи заведомо различных механизмов? Не менее принципиальна разница между нейтральными молекулами воды (диполями) и электрически заряженными ионами. Общее состоит в том, что оба транспортных процесса осуществляются через мембрану и в сильной степени зависят от ее свойств, которые могут изменяться. В отличие от физико-химических моделей биологическая мембрана — принципиально иная. Она намного сложнее, имеет разного типа каналы, поры, электрогенные и электрозависимые транспортные системы [8, 11]. Наконец, мембрана очень подвижное, лабильное образование, она может быстро изменять свойства, целиком или на отдельных участках, в зависимости от динамики ряда внешних и внутренних факторов. В частности, она очень чувствительно и селективно реагирует на ионный состав внешнего раствора [6].

Фактически впервое строго доказанная зависимость свойств мембраны от солевого статуса внешнего раство-

ра позволяет предположить следующую картину. При низком солевом статусе раствора (0,01-1 мМ) мембрана полностью открыта, и вода и минеральные ионы проникают в клетку свободно. Осмотические механизмы маловероятны как в силу низких концентрационных градиентов, так и (главным образом) из-за высокой проницаемости мембраны для ионов («осмотиков»), возможен электроосмос. При концентрациях 1-100 мМ проницаемость мембраны обратно пропорциональна концентрации соли, изменяясь от средней до низкой. Вследствие низкой проницаемости ее для ионов во всем диапазоне работает осмос, может быть в сочетании с электроосмосом (в интервале 1-20 мМ). Естественно, что верхняя граница этого участка только условно принята равной 100 мМ. В действительности она прямо связана с солеустойчивостью растительного объекта и может быть у гликофитов значительно меньше. Выше 100 мМ — проницаемость для ионов очень низкая, однако мембрана в этом случае не может препятствовать интенсивному выходу воды в соответствии с высоким осмотическим градиентом, направленным наружу. Возможны повреждение мембраны и нарушение

ее барьерной функции. У сравнительно солеустойчивых подсолнечника и томата этого не наблюдали; у неустойчивых к солям бобовых и хлореллы превышение некоторого верхнего порога концентрации NaCl вызывало утечку калия и «прорыв» натрия в клетки (см. рис. 1).

Солезависимость проницаемости клеточной мембраны может иметь общебиологический смысл, являясь важным регуляторным механизмом процессов ионного транспорта и минерального питания растений. При бедности среды или дефиците какого-либо элемента мембрана не препятствует проникновению и концентрированию ионов внутри клеток. В этих условиях интенсивно работают активные механизмы транспорта. Если минеральный состав и концентрация среды более или менее оптимальны, основной поток ионов может двигаться в значительной степени пассивно. При этом активные механизмы осуществляют коррекцию минерального состава поглощаемых ионов. Одновременно с ионами, в сопряжении с ионным транспортом, интенсивно нагнетается вода. Вследствие этого растения не испытывают затруднений в минеральном питании и водоснабжении в широком диапазоне концентраций со-

лей в среде — от 0,1 до 10-20 (для более устойчивых — даже до 50) мМ. При высоких концентрациях ионов мембрана переходит в закрытое состояние. Осмотические силы велики, но они вызывают теперь потерю воды корнем. Чем более закрыта мембрана при высоких концентрациях солей в среде, тем лучше она защищает клетки от накопления избытка ионов, но не от потери воды. Большой масштаб изменения свойств плазмалеммы, в частности ее проницаемости для воды и минеральных ионов (на 2 порядка), по-видимому, обусловлен неспособностью растения выбрать, переменить или изменить условия своего произрастания. Единственная возможность существования — адаптироваться к данным условиям, для чего и необходим мощный механизм мембранной регуляции процессов ВСО. Поскольку речь идет о быстрых процессах, очень вероятно, что изменения проницаемости мембраны в связи с солевым статусом внешнего раствора носят превентивный характер. Это может означать, что свойства мембраны меняются уже в тот момент, когда новый раствор приходит в соприкосновение с внешней поверхностью мембраны. С этим хорошо согласуется 1-секундный лаг-пе-

риод электрофизиологической, гравиметрической и ростовой реакции корня, а также быстрые изменения ионного статуса перфузата при изменении скорости перфузии раствора по сосудам ксилемы стебля и корня [2, 4-6].

ЛИТЕРАТУРА

1. Захарии А.А., Строгонов Б.П. Влияние высоких концентраций хлористого натрия на фракционный минеральный состав корней гороха. — Физиол. растений, 1974, т. 21, вып. 5, с. 980-987.
2. Захарин А.А., Наумова Т.Г. О масштабах и функциональной роли латерального транспорта ионов в стебле. — Физиол. растений, 1985, т. 32, вып. 6, с. 1090-1098.
3. Захарин А.А., Назаренко Л.В. и др. Изменения проницаемости клеточных мембран под влиянием температурного и солевого повреждения. — Сб. Проблемы современной биологии. МГУ, 1986. Деп. в ВИНТИ.
4. Захарин А.А. Особенности водно-солевого обмена растений при солевом стрессе. — Агрехимия, 1990, № 8, с. 69-79.
5. Захарин А.А. Быстрые реакции водообмена растений при воздействии на корни растворов солей различных концентраций — Физиол. растений, 2001, т. 48, № 2, с. 291 —

297. — 6. *Захарин А.А., Паничкин Л.А.* Электрохимическое равновесие в системе «корень-среда» и электрофизиологические реакции корней проростков при смене внешнего раствора. — В сб.: Физиология, электрофизиология, ботаника и интродукция сельскохозяйственных растений. Н.-Новгород, 2001, с. 76-81. — 7. *Кларксон Д.* Транспорт ионов и структура растительной клетки. М.: Мир, 1978. — 8. *Опритов В.А.* Функциональные аспекты биоэлектрогенеза у высших растений. — 59-е Тимирязевские чтения. Н.-Новгород, 1998. — 9. *Паничкин Л.А., Рузавин Ю.Н.* Зависимость биоэлектрических потенциалов корней пшеницы и фасоли от соотношения калия и кальция в питательном растворе. — Докл ТСХА, 1968, вып. 138, с. 63-67. — 10. *Сабинин Д.А.* Физиологические основы питания растений. М.: АН СССР, 1955. — 11. *Юрин В.М., Соколик А.И., Кудряшов А.П.* Регуляция ионного транспорта через мембраны растительных клеток. Минск: Наука і техника, 1991.

*Статья поступила
3 июня 2003 г.*

SUMMARY

The article is an attempt to interpret and partly to summarize some problems of water-salt exchange in plants. Changes in cell (membrane) permeability for water and mineral ions in wide diapason of salt concentrations in solution (about three orders) are considered. Resemblance of kinetic curves in processes of absorption-secretion of water and ions attracts attention. In both cases kinetics is summed up from rapid (2-5 min) and subsequent slow (15-40 min) phases (time is taken from the beginning of salt influence), average speed of transport processes in the first phase being by an order of magnitude greater than in the second one. Concentration dependences of transporting water and ions for vegetable objects also have similar, mathematically identical form. In linear coordinates they may be presented as two curves (for low and high salt concentrations) in hyperbola form, and in logarithm scale — as two straight lines with different incline angles. Such resemblance in deliberately different processes of principally different nature induced to look for common element in transportation water and ions into the cell (or from the cell), and probably this element is cell membrane which can change its properties under the influence of salts. Direct calculations of «specific intensiveness» of both transportation processes (for unit of salt concentration) have given hot constant value (as in osmose), but a decreasing value — according to insreasing concentration of salt solution. This can characterize salt-dependence of cell membranes permeability, «closing» of membrane under the influence of salts taking place at the same time for transporting different mineral ions and water inside and outside. Such property may be significant for mineral nutrition of plants and for adaptation both to low and to very high salt status of plant habitat.