

УДК 581.176:631.811

РОЛЬ H^+ -НАСОСОВ РАСТЕНИЙ В МИНЕРАЛЬНОМ ПИТАНИИ

Л. Н. ВОРОБЬЕВ, Н. Н. ЕГОРОВА

(Кафедра физиологии растений)

В статье, посвященной развитию научного наследия И. И. Гунара, рассмотрена современная концепция активного поглощения ионов минерального питания, основанная на сопряженном функционировании электрогенных H^+ -насосов и потенциалозависимых K^+ -каналов. Показана физиологическая роль калия как стимулятора H^+ -насосов и со стороны внешней (питательный раствор) и внутренней среды (цитоплазма) клетки. Обсуждаются принципы оптимизации ацидофицирующей активности насосов корневой системы растений в рамках механизмов химического (K^+ , H^+ -АТФаза) и электрохимического сопряжения (H^+ -насосы и K^+ -каналы) обмена ионов K^+ и H^+ и Cl^- . На основе теории регулирования минерального питания прогнозируется важность изучения эффективности калиевой стимуляции H^+ -насосов в сложной системе целого растения и для селекционного отбора генотипов под экологические условия.

И. И. Гунар и развитие биоэлектрохимических исследований

С именем И. И. Гунара связано в нашей стране зарождение одного из фундаментальных направлений физиологии растений — биоэлектрохимии растительной клетки. И. И. Гунар, эксперт-агрохимик и тонкий физиолог, видимо, интуитивно предчувствовал громадную роль биоэлектрических явлений в растениях и их непосредственную связь с метаболизмом и поэтому щедро поддерживал и стимулировал работы молодых исследователей сразу по трем линиям развития.

Во-первых, в плане выбора классического объекта биоэлектрических исследований — клеток харовых водорослей и разработки новой микроэлектродной техники. Действительно, сначала клетки *Nitella* и *Chara*, а теперь *Nitellopsis* [1] стали основным объектом, на котором выполнены экспериментальные доказательства функционирования электрогенных H^+ -насосов в мембранах растительных клеток. Появились детальные измерения биоэлектрических параметров (потенциала, сопротивления, емкости) плазмалеммы и тонопласта, активности ионов K^+ в цитоплазме и в вакуоле пресноводных и морских водорослей, в клетках корневой системы [1]. K^+ -микродатчики в сочетании с электрическими измерениями были впервые применены в лаборатории И. И. Гунара для изучения устьичного аппарата [4]. Сейчас от растительной клетки можно получать информацию о 12 электрохимических параметрах, включая активность основных ионов H^+ , K^+ , Cl^- , Na^+ и «электрический портрет» основных межфазовых барьеров. Дополнительно к этому набору микроинструментов подключено измерение активности ионов в опытном растворе со значительно большим набором ионных датчиков и полной автоматизацией расчета нетто-потоков и примембранных катионообменных емкостей [2].

Во-вторых, И. И. Гунар постоянно напоминал о метаболической природе электрических явлений в растениях, хотя в 60-е годы был сильный крен в сторону диффузионных исследований биоэлектрических потенциалов. Потребовались время и усилия целого ряда ученых и в нашей стране, и за рубежом, чтобы эта идея И. И. Гунара была воспринята и получила подтверждение.

Работа Л. Н. Воробьева (МГУ) и Н. Н. Егоровой (ИПФС АН СССР) доложена на научной конференции, посвященной памяти профессора И. И. Гунара.

В-третьих, в работах И. И. Гунара четко прослеживается идея о регулярной функции биоэлектрических явлений в физиологических процессах растений. Ритмичность процессов поглощения элементов минерального питания, реципрокные отношения потоков K^+ и Ca^{2+} — все эти экспериментальные факты, связанные с именем И. И. Гунара и его учеников, стали важными посылками к созданию теоретических моделей ионного транспорта.

K^+ как стимулятор электрогенной активности H^+ -насосов

В настоящее время все отчетливее вырисовываются и из теоретических абстракций превращаются в реальность две концепции, два представления о структурно-энергетической организации мембран растительных клеток:

1 — мембранным потенциалом управляют транспортные K^+ -каналы (так называемые «потенциалозависимые каналы»);

2 — мембранный потенциал создается особыми белками — генераторами тока, электрогенными H^+ -АТФазами, стимулируемыми калием (рис. 1).

Объединение этих двух концепций дает рабочую модель-схему сопряжения энергетического метаболизма и транспорта ионов K^+ . Химическая энергия гидролиза АТФ и или редокс-цепей через активную секрецию протонов превращается в новую форму энергии — протондвижущую силу (определение П. Митчелла), состоящую из двух компонентов: электрического потенциала и градиента рН. В основе этой теории, получившей название хемиосмотической и связанной с именами П. Митчелла и В. П. Скулачева [1], лежит термодинамическое понятие H^+ -электрохимического градиента

$$\Delta\bar{\mu}_{H^+}/F = RT/F \ln H_1^+/H_0^+ + E_M = E_{H^+} + E_M,$$

где R , F — термодинамические константы; T — абсолютная температура; H_0^+ и H_1^+ — концентрации H^+ -ионов по обе стороны мембраны (снаружи и внутри); E_{H^+} — протонный потенциал (химический компонент); E_M — мембранный потенциал.

H^+ -движущая сила может создаваться либо путем увеличения потенциала E_{H^+} в результате ацидофицирующей активности растительных клеток, либо через возрастание электрического потенциала E_M в результате трансмембранного переноса зарядов.

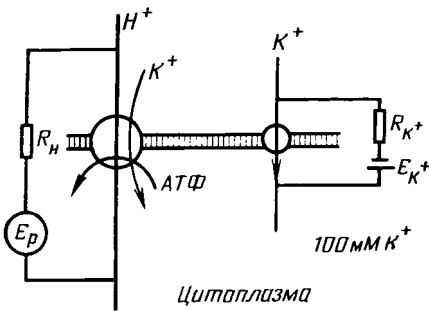


Рис. 1. Структурно-энергетическая организация мембран растительных клеток: электрогенная H^+ -АТФаза, стимулируемая калием (R_H — сопротивление H^+ -каналов насосов, E_p — насосный потенциал, создаваемый белками-генераторами тока), и транспортные K^+ -каналы, потенциалозависимые, управляемые мембранным потенциалом (R_{K^+} — сопротивление K^+ -каналов, E_{K^+} — калиевый диффузионный потенциал).

Особое внимание исследователей привлечено к регулированию протондвижущей силы ионами K^+ , которые относятся к минорным компонентам водной среды или почвенного раствора и одновременно в наибольшей степени накапливаются растительными клетками [1]. Это изучение удобно проводить на клетках харофитов *Nitellopsis obtusa* [3], у которых превалирует электрическая составляющая H^+ -движущей силы, поскольку отсутствует градиент рН (и в среде, и в цитоплазме значения рН почти равны). А для исследования генерации градиента рН удобно использовать высшие растения с высокой ацидофицирующей активностью корневой системы.

Электрогенные H^+ -насосы *N. obtusa* способны создавать громад-

ные величины потенциалов — до -220 мВ, по градиенту которого в природных условиях распределяются ионы K^+ . В естественной прудовой воде калия содержится около $20-50$ мкМ, в цитоплазме клеток его накапливается до 100 мМ, а в вакуоли — еще больше. Это — состояние так называемого K^+ -электрохимического равновесия, когда Нернстовский потенциал ионов K^+ приближается к потенциалу, генерируемому H^+ -насосами. И что важно для энергетики клетки, затраты на поддержание этого равновесия минимальны. Другая отличительная особенность данного состояния — K^+ -каналы при таких высоких потенциалах закрыты.

Таким образом, в оптимальных условиях окружающей среды 1000 -кратный K^+ -градиент прочно удерживается как бы с двух сторон: за счет резкого снижения K^+ -потоков (отсутствие K^+ -Движущей силы) и за счет уменьшения потенциалозависимой K^+ -проводимости плазмалеммы. Такое электрохимическое состояние растительных клеток имеет, по-видимому, важное эколого-физиологическое значение, так как реализация громадного K^+ -градиента при открывании K^+ -каналов может привести к генерации диффузионных K^+ -потенциалов в качестве движущей силы для транспорта ионов и метаболитов. Адаптационное K^+ -равновесие отвечает, вероятно, оптимальным условиям существования водных растений и корневой системы при нейтральном значении рН среды, когда накопление K^+ играет роль и главного осмотического фактора (накопление 100 мМ K^+) и энергетического буфера электрогенных H^+ -насосов (сближение калиевого E_{K^+} и насосного E_m потенциалов).

Эволюция водной растительности происходила, по-видимому, на фоне низкого содержания ионов K^+ в среде и привела, как видно из изложенного выше, к развитию сбалансированной системы K^+ -электрохимической регуляции. Однако интенсивное применение минеральных удобрений и такой антропогенный фактор, как выпадение кислых дождей, оказывают отрицательное влияние на водные экосистемы, приводя к увеличению уровня K^+ и снижению рН среды обитания. Как это отражается на электрогенной активности клеток?

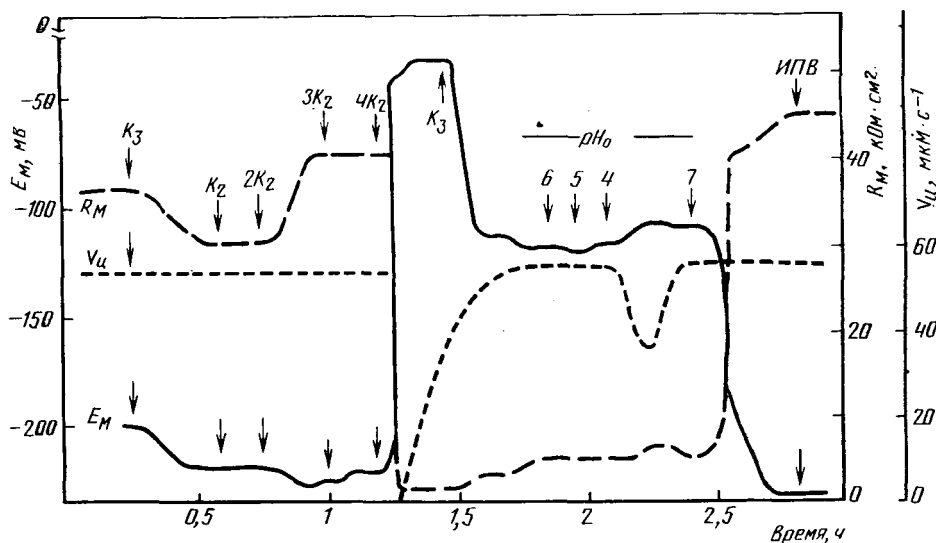


Рис. 2. Кинетика изменения потенциала цитоплазмы E_m , мембранного сопротивления R_m и скорости движения цитоплазмы $V_{ц}$ клеток *Nitellopsis obtusa* при переходе от искусственной прудовой воды (ИПВ) с 10^{-4} М K^+ , рН 7,0 к среде с повышенной концентрацией K^+ при том же или меньшем значении рН.

$K_1, K_2, 2K_2, 3K_2, 4K_2$ — концентрации KCl соответственно $10^{-3}, 10^{-2}, 2 \cdot 10^{-2}, 3 \cdot 10^{-2}$ и $4 \cdot 10^{-2}$ М [4].

Повышение концентрации K^+ до 1 мМ вызывает (рис. 2) гиперполяризацию плазмалеммы на 20 мВ и уменьшение мембранного сопротивления, что может свидетельствовать об активировании электрогенных H^+ -насосов ионами K^+ . Создается движущая сила для транспорта ионов K^+ ($E_m - E_{K^+}$ около -100 мВ), но поскольку K^+ -каналы закрыты, то его поступление возможно по механизму электрогенного K^+/H^+ обмена через ферментную систему H^+ -транспортирующей АТФазы с преобладанием оттока протонов. Дальнейшее повышение концентрации K^+ до 10—20 мМ также не способствовало усилению K^+ -потоков и появлению K^+ -зависимости потенциала. И только при 40 мМ КС1 наблюдалось сначала медленное снижение E_m (начало шунтирования H^+ -насосов), а затем после достижения уровня 180 мВ — быстрый переход E_m на соответствующий K^+ -равновесный уровень E_{K^+} , сопровождаемый открыванием K^+ -каналов (резкое увеличение мембранной проводимости с временной остановкой движения цитоплазмы из-за притока Ca^{2+}). При последующем уменьшении концентрации K^+ до 1 мМ мембранный потенциал определяется уже K^+ -градиентом, что вуалирует функционирование H^+ -насосов вследствие превышения K^+ -проводимости открытых K^+ -каналов. Это — второй тип K^+ -электрохимического равновесия, когда калиевая стабилизация мембранного потенциала может, по-видимому, стимулировать не электрогенную, а ацидофицирующую активность H^+ -насосов, т. е. преобразование электрического потенциала в градиент рН. Такое состояние хорошо заметно у клеток корневой системы, у которых в отличие от харофитов в большей степени развит синтез органических кислот, основной источник активно экскретируемых протонов.

У *Nitella* H^+ -отток был продемонстрирован в лаборатории Бэрра [6], когда клетки предварительно выдерживали на фоне рН 4,7, а затем обеспечивали повышенное содержание K^+ (20 мМ) на фоне рН 7,0. Возникала длительная секреция протонов. На клетках *N. obtusa* стимуляция H^+ -насосов была осуществлена при переходе от рН 4 на фоне 1 мМ КС1 к рН 7 (см. рис 2). Вследствие закрытия K^+ -каналов возросло отношение насосной проводимости к K^+ -проводимости и потенциал от K^+ -равновесного уровня -110 мВ за 20 мин переходил на уровень насосного потенциала -238 мВ. Электрогенная составляющая $E_m - E_{K^+} = -128$ мВ. Важно отметить, что переход в электрогенный режим связан не только с уменьшением популяции открытых K^+ -каналов и потерей вследствие этого K^+ -зависимости потенциалов, но и с низкой проводимостью H^+ -насосов.

Таким образом, для K^+ -стимуляции электрогенного режима H^+ -насосов необходимым условием становятся потенциалозависимость K^+ -каналов и их тесное сопряжение с работой H^+ -транспортирующих АТФаз, возможно, в виде макромолекулярного суперкомплекса. Содержание K^+ в природных водах и почвенном растворе около 0,05 мМ/л вполне благоприятно для такого электрического сопряжения H^+ -насосов и K^+ -каналов, когда ионы K^+ могут взаимодействовать с регуляторным центром H^+ -АТФаз, стимулируя их активность, а те, в свою очередь, обеспечивают режим «наибольшего благоприятствования», блокируя проводимость K^+ -каналов. Стимуляция H^+ -насосов ионами калия, несомненно, способствует усилению мембранного транспорта, и вопрос в данном случае состоит в том: до каких пределов содержания K^+ в питательной среде оправдана эта стимуляция? Для большинства видов харофитов (наибольшей чувствительностью к калию обладают клетки *Nitella*, наименьшей — *Nitellopsis*) уровень K^+ в питательной среде или при попадании K^+ -удобрений в водоемы не должен превышать 10-кратного природного содержания калия, т. е. ориентировочно 1 мМ/л.

K^+ -стимуляция ацидофицирующей активности H^+ -насосов

Если для водных растений функционирование H^+ -насосов выражается в основном в генерации электрической составляющей протондви-

жущей силы и активный K^+/H^+ обмен на плазмалемме не приводит к возрастанию кислотности в большом водном объеме, то для работы растительных клеток в условиях малого внешнего объема (клетки корня и почвенный раствор) складывается иная ситуация. Во-первых, возможно значительное закисление среды, во-вторых, вследствие использования интенсивных технологий в растениеводстве неизбежен перепад концентраций калия от его природного содержания (порядка 20—50 мкМ) до повышенных доз минеральных удобрений.

Развитие исследований работы H^+ -насосов в широком диапазоне концентраций K^+ было существенно продвинуто вперед после разработки метода дифференциации протонной емкости апопласта и реальной секреции протонов насосами [2]. В интактной растительной ткани протоны, активно секретлируемые мембранными H^+ -насосами, прежде чем уменьшить рН среды, преодолевают селективный барьер слабокислотного катионита — фазу клеточной стенки. При стимуляции H^+ -насосов полиурониды и белки примембранного пространства начинают адсорбировать ионы H^+ , и изменение рН раствора, соответствующее реальной скорости активного экспорта H^+ , произойдет только после того, как ионообменные центры апопласта будут протонированы. Значительная буферная емкость апопласта (для корневой системы пшеницы около $3 \text{ мкМ} \cdot \text{г}^{-1}$ сырого веса) обуславливает длительную (1 ч) лаг-фазу подкисления, которая может существенно занижить расчеты кинетических параметров.

Измерение скоростей H^+ оттока и притока ионов K^+ и Cl^- в громадном диапазоне концентраций KCl — от 10 мкМ до 100 мМ (10-тысячный перепад) — на 5-дневных интактных проростках яровой пшеницы сорта Ленинградка (низкосолевого статус) позволило установить ряд принципиальных закономерностей K^+/H^+ обмена и потоков ионов Cl^- . Развитие активного H^+ оттока в функции концентрации K^+ претерпевает явное изменение при переходе от I ко II механизму поглощения ионов по классификации Эпштейна, т. е. при достижении концент-

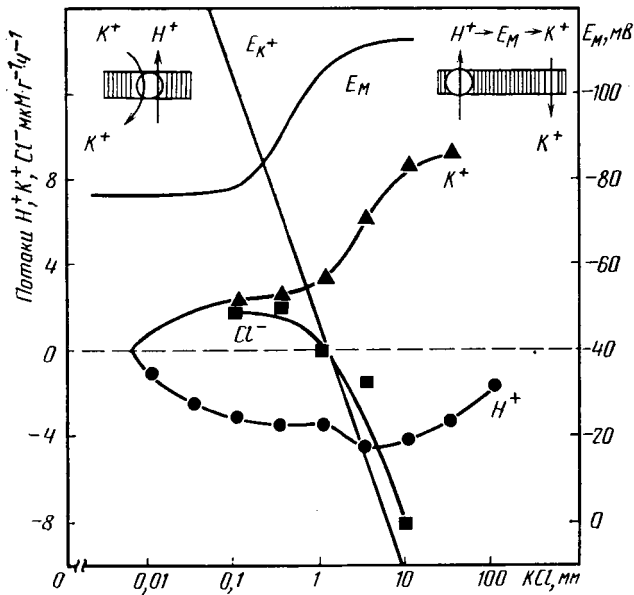


Рис. 3. Зависимость скорости активного оттока H^+ (кружок), притока K^+ (треугольник), потока Cl^- (квадрат), мембранного потенциала E_m и K^+ -диффузионного потенциала E_{K^+} от концентрации KCl в опытном растворе. Использовали 5-дневные проростки пшеницы, выращенные на 0,1 мМ $CaSO_4$. Приведены кинетические кривые; точки указаны экспериментальные значения, стандартные ошибки составили: H^+ -отток $\pm 5\%$, K^+ -приток $\pm 6\%$, поток Cl^- $\pm 10\%$, E_m $\pm 10\%$.

рации K^+ около 1 мМ. В диапазоне 10—1000 мкМ $КС1$ (рис. 3) кинетические параметры H^+ -насосов характеризовались низкой константой Михаэлиса — Ментен $K_m = 20$ мкМ. Аналогичные константы были получены для кинетики поглощения K^+ ($K_m = 30$ мкМ), что позволяет рассматривать K^+/H^+ обмен как ферментативную реакцию с насыщением в области 100 мкМ и стехиометрией обмена H^+ : $K^+=2:1$ (с учетом сопряженного транспорта H^+ и $С1^-$). Низкие константы K_m трансмембранного обмена и близкие их значения для K^+ и H^+ , характеризующие высокое сродство ионов H^+ и K^+ , высокая энергия активации этого процесса, необходимость присутствия K^+ для стимуляции секреции протонов, независимость скоростей H^+ -оттока и поглощения K^+ от рН в диапазоне 6,4—3,7, транспорт K^+ против его электрохимического градиента — все это в совокупности может говорить о функционировании K^+ -активируемой H^+ -АТФазы в диапазоне I механизма концентраций по Эпштейну (до 1мМ $КС1$).

Высокое сродство ионов K^+ к регуляторному центру H^+ -АТФазы при внешней стимуляции интактных растений существенно отличается от аллостерического регулирования цитоплазматическим калием. Повышение внутриклеточной концентрации K^+ приводит к подавлению K^+ -притока и уменьшению ацидофицирующей активности корней. На мембранных везикулах АТФазная активность на фоне $КС1$ также достигала насыщения, но уже с константой $K_m = 20$ мМ. Это весьма примечательный факт, доказывающий, что эффективность экстраклеточной (примембранной) K^+ -регуляции в 1000 раз(!) выше внутриклеточной (цитоплазматической). Именно такая высокая чувствительность H^+ -насосов к содержанию калия в среде и обеспечивает рост и развитие растений на низком K^+ -фоне в природных условиях.

Что же происходит с H^+ -транспортным аппаратом при увеличении концентрации K^+ ? После насыщения активной H^+ -секреции при концентрации K^+ 100 мкМ дальнейшее 10-кратное ее увеличение до 1 мМ/л не дает положительного эффекта. С точки зрения энергосберегающей технологии, это скорее даже непроизводительная затрата калийных удобрений. Некоторый дополнительный H^+ -отток возникает при 30-кратном увеличении концентрации K^+ (см. рис. 3). В данном случае необходимо вести экономический расчет эффективности применяемых повышенных доз K^+ -удобрений. Кроме того, необходимо учитывать и переход к новому механизму регулирования H^+ -насосов. Сначала, как и у харофитов, увеличение содержания K^+ в среде индуцирует и электрогенную активность, и секрецию протонов (примерно до 3—5 мМ K^+), но затем возможны увеличение числа открытых K^+ -каналов и появление диффузионного K^+ -потенциала. В этой ситуации K^+ -стимуляция по-прежнему обусловлена его высоким сродством к транспортному ферменту, но возникает и дополнительная индукция H^+ -оттока за счет уменьшения мембранного потенциала (K^+ -равновесный уровень) и перелома электрического компонента в градиент рН. Как показали изотопные исследования [8], при усилении K^+/K^+ -обмена на плазмалемме, по-видимому, усиливается циркуляция протонов, обеспечивающая поглощение анионов минерального питания. Но одновременно усиливается нагрузка на H^+ -насосы и их оптимальный режим в диапазоне II механизма (электрохимическое сопряжение H^+ -насосов и K^+ каналов) приближается к критической концентрации K^+ .

Интересна роль неметаболизируемых ионов $С1^-$ в процессах K^+/H^+ -обмена. Они накапливаются у харофитов, главным образом в вакуоле, причем их содержание приближается к содержанию K^+ (около 100мМ), а в цитоплазме хлориды составляют лишь 10 % максимального накопления K^+ [1]. В корневой системе пшеницы ионы $С1^-$, как и K^+ , накапливаются в диапазоне малых концентраций. Стехиометрия поглощения H^+ : K^+ : $С1^-$ —2 : 1 : 1, т. е. на 2 секретлируемых протона поступает 1 ион $С1^-$. Однако в наших опытах у низкосолевых проростков пшеницы при подаче калия около 1 мМ суммарная концентрация $С1^-$ в растворе к концу 4-часового эксперимента оставалась неизменной, а стехиометрия

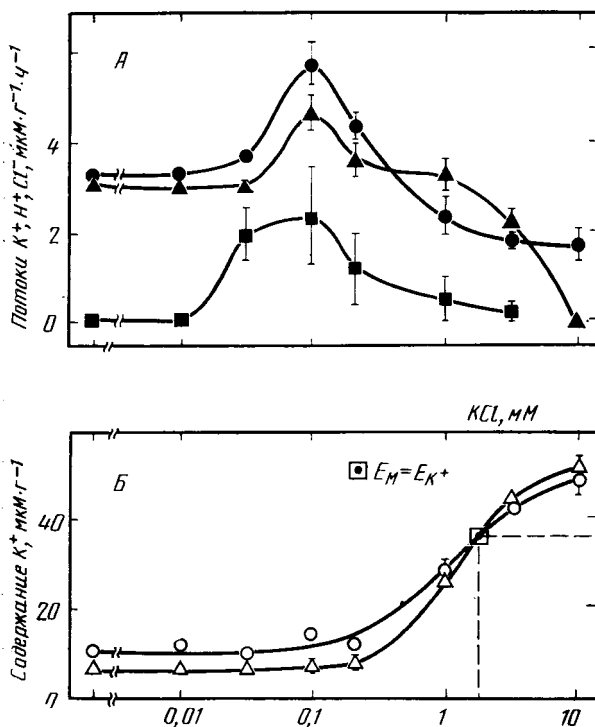


Рис. 4. А — зависимость скоростей потоков H^+ (кружок), K^+ (треугольник) и Cl^- (квадрат) от концентрации в растворе выращивания; в опытном растворе содержалось 1,0 мМ $KCl + 0,1$ мМ $CaSO_4$. Б — зависимость внутриклеточного содержания K^+ (незастрихованный треугольник) в корнях пшеницы от концентрации калия в растворе выращивания и накопление калия в корнях (незастрихованный кружок) после 4-часового опыта.

$H^+ : K^+$ -обмена становилась равной 1:1. На фоне 3 мМ KCl происходило уже выделение Cl^- (см. рис. 3). Отток ионов Cl^- в симпорте с H^+ может быть связан со стимуляцией активного H^+ -оттока на 30 %, которая действительно происходит при данной концентрации K^+ .

Такое же однонаправленное движение H^+ и Cl^- типично для ионообменных процессов на тилакоидных мембранах хлоропластов и, по-видимому, индуцируется при больших концентрациях K^+ . Ряд исследователей [11] предполагают, что симпорт H^+ и Cl^- начинается через кинетический механизм включения « K^+ -батареи» плазмалеммы, т. е. при переходе потенциала на уровень K^+ -диффузионного. В [10] также указывается на связь между насыщаемой компонентой поглощения Cl^- (ингибируется анионным блокатором) и пассивным притоком K^+ на фоне 1—10 мМ KCl , который зависит от активного поглощения Cl^- . И K^+ и Cl^- как немобилизуемые ионы могут выступать регуляторами H^+ -насосов для поддержания катион-анионного баланса в цитоплазме растительной клетки. Индукция синтеза органических кислот (малата) при увеличении поступления K^+ в диапазоне перехода от I ко II механизму ионного поглощения, по-видимому, компенсирует заряды ионов K^+ и ограничивает или даже обращает трансмембранный перенос H^+ и Cl^- . Аналогичный отток H^+ и Cl^- индуцировался липофильными поликатионами [7]. По нашему мнению, явление комплексной регуляции H^+ -насосов как K^+ , так и Cl^- заслуживает внимательного изучения, имеются в виду и стимуляция роста растений овощных культур [5], и стимуляция ионами Cl^- протонных насосов тонопласта [12].

К новой характеристике H^+ -транспортной системы можно отнести

установленную нами зависимость H^+ -оттока от внутриклеточной концентрации K^+ . Максимальная зависимость проявлялась при выращивании проростков в растворе при концентрации KCl 0,1 мМ (рис. 4), близкой к уровню почвенных растворов. Содержание в растворе K^+ и вес корней увеличились всего лишь на 20 %, а активная секреция протонов и поглощение K^+ — на 30 %. Поглощение Cl^- на фоне 1 мМ KCl наступало при содержании в растворе 0,03 мМ KCl , а на фоне 0,1 мМ KCl оно достигало максимума. К сожалению, малый объем клеточек корневой системы не позволяет пока оценить распределение K^+ и Cl^- между цитоплазмой и вакуолью, но не исключено, что основные изменения внутриклеточной концентрации в данных опытах затрагивали в основном фазу цитоплазмы. Дальнейшее увеличение K^+ в среде выращивания (1—10 мМ KCl) сопровождалось уменьшением веса корневой системы проростков и подавляло H^+/K^+ -обмен. При 10 мМ K^+ чистое поглощение калия отсутствовало (см. рис. 4). Cl^- -приток дублировал изменение потоков H^+ и K^+ : в точке K^+ -равновесия (концентрация K^+ в вакуоле 40 мМ), когда весь поглощенный K^+ транспортировался по ксилеме в стебель, накопление Cl^- прекращалось. Расчетное значение K^+ -потенциала составляло 95 мВ и соответствовало установленным величинам мембранного потенциала. Оптимальное накопление калия (40 мМ) и его содержание в растворе (1 мМ), отражающие переход от I к II механизму регулирования ионного поглощения, в результате привели к снижению скорости поступления ионов K^+ вследствие аллостерического ингибирования [9]. Однако это не отразилось на скорости дальнего транспорта, которая стабильно была равна 10 мкМ K^+ в течение 4 ч (см. рис. 4, А и Б) до достижения критического уровня — около 2 мМ K^+ (концентрацию 10 мМ K^+ следует, по нашему мнению, считать токсичной).

Таким образом, функционирование H^+ -насосов находится под контролем по меньшей мере 3 факторов: концентрации K^+ в среде, накопления K^+ и Cl^- в цитоплазме (или вакуоле) и, наконец, дальнего транспорта K^+ для обеспечения ростовых процессов. Стабильная подача K^+ в сосуды ксилемы начинается при 0,1 мМ K^+ в питательном растворе, когда происходит существенная стимуляция H^+ -насосов. Отвечает ли эта концентрация оптимальным условиям роста и продуктивности растений? В контролируемых и природных условиях несомненно. Но для интенсивных сортов, видимо, optimum K^+ в среде может быть увеличен до 1—2 мМ, т. е. можно рекомендовать переход от работы ферментативного механизма H^+ , K^+ насоса к сопряженному функционированию H^+ , K^+ -насосов и K^+ -каналов. Обязателен при этом и селекционный отбор генотипов, отзывчивых на K^+ -удобрения. Работа в этом направлении была начата нами на кафедре физиологии растений ТСХА под влиянием научного наследия И. И. Гунара и привела к созданию «Способа экспресс-диагностики потенциальной продуктивности растений».

ЛИТЕРАТУРА

1. Воробьев Л. Н. Регулирование мембранного транспорта в растениях. — В кн.: Итоги науки и техники. ВИНИТИ. Физиология растений, 1980, вып. 4, с. 5—77. — 2. Воробьев Л. Н., Егорова Н. Н. Протонная емкость апопласта в корневой системе пшеницы. ДАН СССР, 1983, вып. 3, с. 748—751. — 3. Воробьев Л. Н., Магеррамов М. Г. Влияние ионов K^+ и H^+ на электрогенную активность клеток *Nitellopsis obtusa*. — В кн.: Мембранный транспорт и биоэлектrogenез у растений. Горький, 1987. — 4. Злотников А. И. Ф., Гунар И. И., Паничкин Л. А. Измерение внутриклеточной активности калия в клетках эпидермиса листа традесканции. — Изв. ТСХА, 1977, вып. 2, с. 10—15. — 5. Новак В. А., Якимов Ю. Е. Транспорт и влияние хлора на рост растений. ДАН СССР, 1987, 292, вып. 2, с. 508—512. — 6. Barr C. E., Holland D., Bower B. — Colloque du CNRS, 1977, N 253, p. 179—184. — 7. Belando M., Trolli A. H., Bonelli A., Colombo R. — Plant, Cell and environ., 1979, vol. 2, N 1, p. 39—47. — 8. Erdeli L., Olah Z., Bergsz A. — Physiol., Plant., 1984, vol. 60, N 1, p. 81—85. — 9. Glass A. D. M. — Ann. Rev. Plant Physiol., 1983, vol. 34, p. 311—326. — 10. Kochi an L. V., Xin-Zhi J., Lucas W. J. — Plant Physiol., 1985, vol. 79,

SUMMARY

In the paper devoted to development of I. I. Gunar's scientific heritage the present-day conception of active absorption of mineral nutrition ions based on coupling functioning of electrogenous H⁺-pumps and potential-depending K⁺channels is discussed. Physiological activity of potassium as a stimulator of H⁺-pumps both from external (nutritional solution) and internal medium (cytoplasm) of the cell is shown. Principles of optimization of acidophylic activity of plant root pumps within chemical (K⁺, N⁺, ATPase) and electrochemical coupling mechanisms (H⁺-pumps and K⁺-channels) of K⁺ and H⁺ and Cl⁻ ion exchange are discussed. On the basis of theory of regulation of mineral nutrition, the value of studying the efficiency of potassium stimulation of H⁺-pumps in a complex system of the whole plant and for selection of genotypes for ecological conditions is forecasted