

УДК 581.133.8+621.039.85

**БАРЬЕРНЫЕ СВОЙСТВА ПЛАЗМАЛЕММЫ ПРИ АДАПТАЦИИ  
ВОДОРΟΣЛИ CHLORELLA PYRENOIDOSA К ЗАСОЛЕНИЮ**

**Ю. В. БАЛНОКИН, Т. С. КАЛАШНИКОВА, Ю. Я. МАЗЕЛЬ**

**(Кафедра физиологии растений)**

Приводятся результаты изучения длительной адаптации (в течение 60 сут) пресноводной водоросли *Chlorella pyrenoidosa* к 340 мМ NaCl в среде. Адаптированные клетки по скорости деления и длительности лаг-периода размножения практически не отличались от контроля. Исследование распределения ионов Na<sup>+</sup> и Cl<sup>-</sup> в системе клетка — среда показало, что пороговая концентрация NaCl в среде, превышение которой приводит к нарушению ионного гомеостаза в цитоплазме, при адаптации сдвигается от 25 до 400 мМ. Деполяризация плазмалеммы, наблюдаемая при засолении среды, у адаптированных к соли клеток менее выражена, чем у неадаптированных. Коэффициент проницаемости плазмалеммы по Na<sup>+</sup> в процессе адаптации уменьшился в 8 раз. Обнаруженные изменения в мембране, по-видимому, в значительной степени связаны с повышением солеустойчивости клеток водорослей.

Повышение солеустойчивости растительных организмов является одной из важнейших проблем современной физиологии растений и растениеводства, поскольку мало пригодные для возделывания сельскохозяйственных растений засоленные почвы занимают значительную часть территории нашей страны [10, 11].

Использование селекционных методов для получения солеустойчивых форм растений до настоящего времени практически не дало положительных результатов [21]. В то же время имеются сведения о том, что длительное культивирование на засоленной почве повышает солеустойчивость растений [8, 13, 19]. Однако остается неясным, какие процессы лежат в основе подобной адаптации.

Солеустойчивость в значительной степени обусловлена способностью растений поддерживать при засолении ионный гомеостаз в цитоплазме; при этом важная роль отводится ионно-транспортным процессам, протекающим в плазмалемме [4]. Можно предположить, что процесс адаптации сопровождается NaCl-индуцированными модификациями этой мембраны.

Целью настоящей работы явилось исследование барьерных свойств плазмалеммы одноклеточной пресноводной водоросли *Chlorella pyrenoidosa* при ее адаптации к повышенному содержанию NaCl в среде. Одноклеточные водоросли являются удобной моделью для исследования механизмов солеустойчивости на клеточном уровне.

---

Работа Ю. В. Балнокина, Т. С. Калашниковой (ИФР) и Ю. Я. Мазель (ТСХА) доложена на научной конференции, посвященной памяти И. И. Гунара.

Непосредственно в задачу работы входило: проведение длительной адаптации *C. rupeoidosa* к среде с несвойственно высокой для этой водоросли концентрацией NaCl — 340 мМ; изучение распределения ионов Na<sup>+</sup> и Cl<sup>-</sup> в системе клетка — среда при различных наружных концентрациях NaCl и его изменения в результате адаптации; исследование динамики внутриклеточного содержания Na<sup>+</sup> и Cl<sup>-</sup> при засолении среды у неадаптированных и адаптированных водорослей; измерение электрического потенциала плазмалеммы в зависимости от концентрации NaCl в среде у неадаптированных и адаптированных клеток; исследование ионной проницаемости плазмалеммы в процессе адаптации водорослей к NaCl.

## Методика

Объектом исследования служила водоросль *Chlorella rupeoidosa* (штамм 82). Водоросли выращивали в стерильных условиях в сосудах с плоскопараллельными стенками на среде следующего состава: 0,5 мМ MgCl<sub>2</sub>; 6 мМ MgSO<sub>4</sub>; 5 мМ KН<sub>2</sub>РO<sub>4</sub>; 1,5 мМ Са(НО<sub>3</sub>)<sub>2</sub>; 0,01 мМ FeSO<sub>4</sub>; 0,125 мМ ЭДТА; 50 мМ трис-HCl-буфер, рН 7,2; раствор микроэлементов [1] — 1 мл/л. Толщина слоя среды составляла 6 см. Культуру непрерывно продували воздухом, содержащим 1,5 % СО<sub>2</sub>, и освещали белым светом люминесцентных ламп (15 000 лк) 16 ч/сут. На протяжении нескольких десятков поколений (не менее 60 сут) проводили адаптацию культивируемых клеток к NaCl, осуществляя ряд последовательных пассажей клеток на среду, содержащую, помимо перечисленных выше компонентов, NaCl в концентрации 340 мМ. Клетки для посева отбирали до выхода культуры в стационарную фазу роста. Переход от среды, не содержащей NaCl, к среде с 340 мМ NaCl осуществляли ступенчато — с промежуточным культивированием на среде со 170 мМ NaCl. Плотность клеток определяли с помощью камеры Горяева.

Для изучения распределения ионов в системе клетка — среда водоросль со среды культивирования переносили в растворы с более высоким содержанием NaCl, после 3-часовой инкубации в которых определяли внутриклеточное содержание ионов. Для этого клетки центрифугировали, пропуская через изотонические растворы маннита в присутствии 20 мМ Са(НО<sub>3</sub>)<sub>2</sub> [2]. Отмытые таким образом от наружных солей клетки суспендировали в дистиллированной воде и разрушали ультразвуком. В полученной

суспензии клеточных фрагментов определяли содержание Na<sup>+</sup> с помощью пламенного фотометра и Cl<sup>-</sup> — с помощью Cl<sup>-</sup>-селективного электрода «Орион» (США), подключенного к иономеру ЭВ-74. Для оценки внутриклеточных концентраций ионов содержание Na<sup>+</sup> и Cl<sup>-</sup> относили к суммарному объему клеток в суспензии.

Мембранный потенциал на плазмалемме (E<sub>m</sub>) измеряли методом проникающих ионов [17], для чего использовали тетрафенилфосфоний (ТФФ<sup>+</sup>) [6, 22].

Проницаемость плазмалеммы для ионов Na<sup>+</sup> и K<sup>+</sup> у неадаптированных и адаптированных к NaCl клеток определяли в стационарных условиях по поглощению <sup>22</sup>Na<sup>4+</sup> и <sup>86</sup>Rb<sup>+</sup>. В опыте с неадаптированными клетками инкубационная среда отличалась от среды культивирования тем, что в нее дополнительно вносили NaCl в концентрации 10 мМ за 2—3 ч до внесения метки. В пробах, полученных описанным выше способом, радиоактивность определяли с помощью гамма-спектрометра Сumpugamma “Vallack” (Финляндия). Полученную величину активности относили к объему клеток в суспензии.

Объем клеток в суспензии определяли методом Окамото и Сузуки [20] по разности электропроводности, измеренных в суспензии клеток и в чистой среде при помощи кондуктометра ОК 102/1 (ВНР).

Для расчета потоков ионов через мембрану устанавливали средние размеры клеток с помощью микроскопа с проекционным экраном. Форму клеток аппроксимировали к сферической.

Полученные данные статистически обработаны. Эксперименты проведены в 5—8 биологических повторностях.

## Результаты

Одним из показателей способности одноклеточных водорослей адаптироваться к неблагоприятному фактору внешней среды является динамика плотности клеток в культуре в условиях действия этого фактора.

При длительном культивировании клеток на среде с 340 мМ (рис. 1, Б) NaCl у водорослей появлялась способность расти на этой среде практически так же интенсивно, как растет неадаптированная культура на среде без NaCl (рис. 1, А). Заметное различие между этими вариантами опыта состояло лишь в конечной плотности клеток, при которой культуры переходили в стационарную фазу роста. При внесении NaCl в концентрации 340 мМ в суспензию неадаптированных клеток (рис. 1, В) наблюдались снижение скорости деления в логарифми-

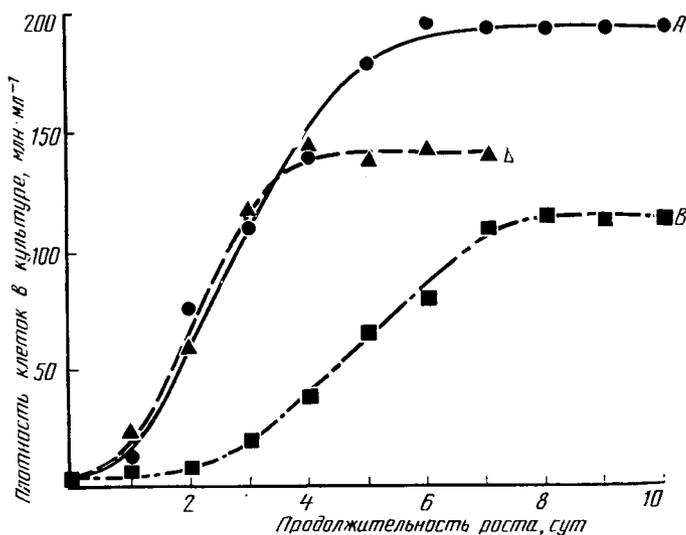


Рис. 1. Кривые роста *C. rupeoidosa*.

*A* — неадаптированные клетки на среде без NaCl; *B* — адаптированные клетки на среде, содержащей 340 мМ NaCl; *B* — неадаптированные клетки на среде, содержащей 340 мМ NaCl.

ческой фазе роста более чем в 2 раза и увеличение лаг-периода. Плотность клеток, при которой культура переходила в стационарную фазу роста, была значительно меньше, чем в первых двух вариантах. Можно предположить, что длительная адаптация водорослей к NaCl приводит к появлению у них способности более эффективно регулировать ионный состав цитоплазмы в условиях засоления.

На рис. 2, *A*, *B* представлены внутриклеточные концентрации ионов  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$  как функции концентраций NaCl в среде у неадаптированной культуры. В распределении ионов можно отметить следующее свойство: в некотором диапазоне наружных концентраций соли (0—

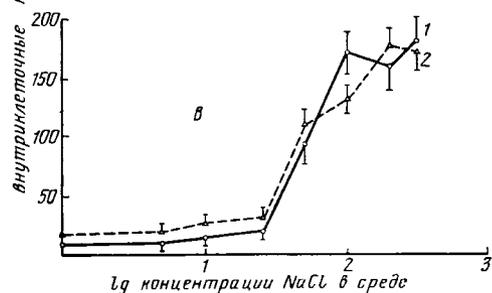
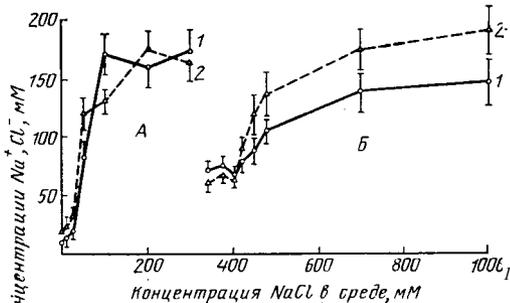


Рис. 2. Внутриклеточные концентрации  $\text{Na}^+$  (1) и  $\text{Cl}^-$  (2) у *C. rupeoidosa* при различных наружных концентрациях NaCl в среде.

*A* и *B* — неадаптированные клетки; *B* — клетки, адаптированные к 340 мМ NaCl.

25 мМ) внутриклеточное содержание ионов поддерживалось на постоянном уровне (область эффективной регуляции содержания ионов в цитоплазме). Отношение внутриклеточной концентрации к наружной ( $C_{in}/C_{out}$ ) в этой области для обоих ионов снижалось по мере увеличения наружной концентрации соли. Превышение верхней границы этого диапазона (пороговая концентрация) приводило к нарушению ионного гомеостаза, что выражалось в возрастании внутриклеточного содержания как  $\text{Na}^+$ , так и  $\text{Cl}^-$  и в увеличении отношения  $C_{in}/C_{out}$ .

Распределение ионов  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$  между средой и клетками водорослей, адаптированных к 340 мМ NaCl, отражено на рис. 2, *B*. Полученные зависимости носили такой же характер, как и у неадаптированных клеток. Однако при адаптации пороговая концентрация соли резко сдвигалась в

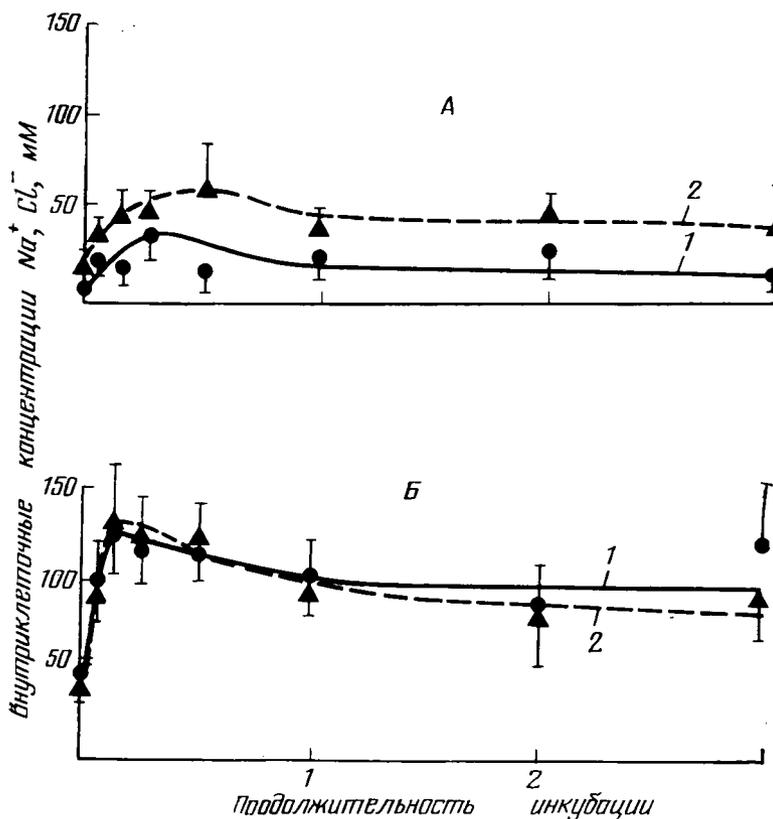


Рис. 3. Динамика внутриклеточных концентраций Na<sup>+</sup> (1) и Cl<sup>-</sup> (2) у *C. ruгоnoidosa*, выращенной на среде без NaCl, после внесения NaCl в суспензию.

A — NaCl внесен в допороговой концентрации (5 мМ); Б — NaCl внесен в запороговой концентрации (100 мМ).

сторону более высоких значений (400 мМ).

В экспериментах по распределению ионов данные о внутриклеточных концентрациях Na<sup>+</sup> и Cl<sup>-</sup> были получены после 3-часовой инкубации клеток в растворах различной солёности. Каким образом меняется внутриклеточное содержание ионов в ходе инкубации? После внесения NaCl в среду у неадаптированных водорослей в допороговой — 5 мМ (рис. 3, А) и запороговой — 100 мМ (рис. 3, Б) концентрациях прослеживалась тенденция сначала к поглощению Na<sup>+</sup> и Cl<sup>-</sup> клетками неадаптированных водорослей (фаза «входа») до концентраций, превышающих те, которые наблюдались через 3 ч инкубации с NaCl, затем к выбросу ионов наружу (фаза «откачки»). Аналогичный двухфазный характер динамики внутриклеточного содержания Na<sup>+</sup> отмечен у *C. emersonii* [16], *D. parva* [15], *Anabaena variabilis* [3]. При концентрации в среде NaCl 5 мМ внутриклеточное содержание Na<sup>+</sup> и Cl<sup>-</sup> в конце инкубации приближалось к исходным значениям (до внесения соли в среду); при 100 мМ NaCl возвращения к исходному уровню в конце инкубации не наблюдалось.

Тенденция к двухфазности отмечалась в первые 3 ч инкубации и у адаптированных клеток: поступление ионов в клетки в первый момент после внесения соли в среду сменялось их откачкой из клетки наружу. При допороговой (375 мМ) и запороговой (475 мМ) концентрациях NaCl в фазе «вход» внутриклеточное содержание Na<sup>+</sup> и Cl<sup>-</sup> увеличивалось в большей степени, чем в соответствующих опытах с неадаптированной культурой. При внесении 375 мМ NaCl внутриклеточные концентрации ионов Na<sup>+</sup> и Cl<sup>-</sup> у адаптированных клеток, как и у неадапти-

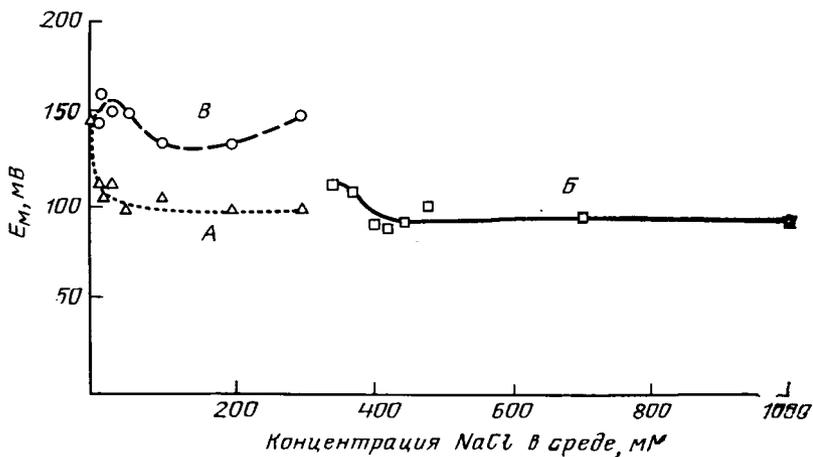


Рис. 4. Мембранный потенциал клеток *C. pyrenoidosa*.  
 А — клетки, выращенные в среде без NaCl, через 15 мин инкубации; Б — клетки, адаптированные к 340 мМ NaCl в среде, через 15 мин инкубации; В — клетки, выращенные в среде без NaCl, через 3 ч инкубации.

рованных, в фазе «откачка» приближались к исходным значениям; при 475 мМ этого не наблюдалось.

Важным параметром плазмалеммы, связанным с характеристикой ее барьерных свойств по отношению к ионам в условиях засоления, является трансмембранный электрический потенциал ( $E_m$ ). После перенесения не адаптированных к соли клеток на среду с NaCl через 15 мин (в фазе «вход», рис. 4, А) наблюдались существенные изменения  $E_m$ . По мере увеличения наружной концентрации NaCl значение  $E_m$  снижалось и достигало минимального уровня.

Исходное значение  $E_m$  адаптированных к среде с 340 мМ NaCl клеток было ниже, чем у неадаптированных (рис. 4, А, Б). При увели-

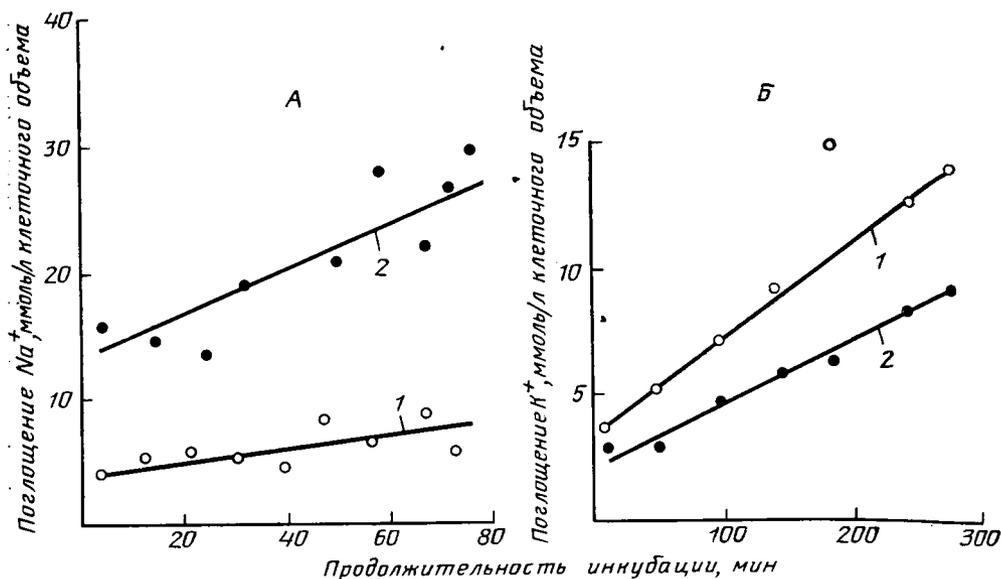


Рис. 5. Ионные потоки  $Na^+$  и  $K^+$  через плазмалемму *C. pyrenoidosa* в стационарных условиях.

А — поглощение  $Na^+$  клетками, рассчитанное по входу  $^{22}Na^+$ : 1 — не адаптированные к NaCl клетки, в среде содержалось 10 мМ NaCl и 60–80 кБк/мл  $^{22}Na^+$ ; 2 — адаптированные к 340 мМ NaCl клетки, в среде содержалось 340 мМ NaCl и 400–500 кБк/мл  $^{22}Na^+$ . Б — поглощение  $K^+$  клетками, рассчитанное по входу  $^{86}Rb^+$ : 1 — не адаптированные к NaCl клетки, в среде инкубации не содержалось NaCl; 2 — адаптированная к 340 мМ NaCl культура, в среде инкубации содержалось 340 мМ NaCl. В обоих случаях в среду добавляли 60–120 кБк  $^{86}Rb^+$  на 1 мл.

**Ионные потоки и проницаемость плазмалеммы *S. rugenoidosa*, адаптированных и не адаптированных к NaCl**

Культура	Потоки ( $H \cdot \text{моль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ )		Коэффициент проницаемости, $\times 10^{11}$ ( $\text{м} \cdot \text{с}^{-1}$ )	
	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup> (Rb <sup>+</sup> )	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup> (Rb <sup>+</sup> )
Выращенная на среде без NaCl	0,49±0,26	0,50±0,09	0,85±0,46	1,75±0,31
Адаптированная к 340 мМ NaCl	1,75±0,68	0,28±0,07	0,11±0,04	1,24±0,29

чении содержания NaCl в инкубационной среде изменения  $E_m$  у адаптированной культуры носили такой же характер, как и у не адаптированных к соли клеток, однако эти изменения были значительно слабее и проявлялись в области более высоких концентраций NaCl.

После 3-часовой инкубации клеток в солевых растворах (завершение фазы «откачка») выведение ионов из клеток сопровождалось реполяризацией мембраны:  $E_m$  у не адаптированных к засолению клеток восстанавливался практически до исходного уровня (рис. 4, В).

Для характеристики мембран в условиях засоления важное значение имеет коэффициент ионной проницаемости  $P_j$ , определение которого сопряжено с измерением трансмембранных ионных потоков. Измерение потоков Na<sup>+</sup> и K<sup>+</sup> через плазмалемму в стационарных условиях проводили с помощью внесенных в культуральную среду радиоактивных изотопов <sup>22</sup>Na<sup>+</sup> и <sup>86</sup>Rb<sup>+</sup> (рис. 5 и таблица). Характер включения изотопов указывает на наличие в клетках двух компартментов, заполняемых <sup>22</sup>Na<sup>+</sup> и <sup>86</sup>Rb<sup>+</sup> с высокой (I) и низкой (II) скоростью. Первую пробу отбирали через 4—5 мин после внесения метки, за это время насыщение первого компартмента было уже завершено. Далее наблюдалось медленное поглощение изотопов II компартментом, которое можно было аппроксимировать к линейному на участке временной шкалы в несколько десятков минут.

Освещение суспензии в процессе поглощения ускоряло включение изотопов во II компартмент. Это дает возможность отождествлять заполнение II компартмента с включением изотопов в цитозоль, в то время как I компартмент представляет собой свободное пространство. Аналогичный характер включения <sup>22</sup>Na<sup>+</sup> и <sup>42</sup>K<sup>+</sup> в клетки *S. rugenoidosa* наблюдал Барбер [12].

Темновые скорости поглощения Na<sup>+</sup> и K<sup>+</sup> (<sup>86</sup>Rb<sup>+</sup>) II компартментом неадаптированных и адаптированных клеток *S. rugenoidosa* приведены в таблице.

На основании значений потоков и электрического потенциала по уравнению Гольдмана рассчитаны коэффициенты проницаемости ионов. В процессе адаптации клеток к высокой солености среды плазмалемма стала менее проницаема для Na<sup>+</sup>:  $P_{Na^+}$  при длительном культивировании на среде с 340 мМ NaCl уменьшился в 8 раз. Проницаемость плазмалеммы для иона K<sup>+</sup> при этом практически не изменилась.

### Обсуждение

Проведенные исследования указывают на то, что культивирование пресноводной водоросли *S. rugenoidosa* в среде с 340 мМ NaCl повышает ее солеустойчивость. В среде с 340 мМ NaCl скорость деления клеток и продолжительность лаг-периода водорослей, предварительно адаптированных к засолению, мало отличались от аналогичных показателей неадаптированных клеток в среде без хлористого натрия (см. рис. 1).

Одним из важнейших признаков солеустойчивости организмов является их способность поддерживать в условиях засоления содержа-

ние ионов на относительно низком уровне. Полученные данные свидетельствуют о том, что в некотором диапазоне наружных концентраций NaCl внутриклеточное содержание ионов Na<sup>+</sup> и Cl<sup>-</sup> изменяется незначительно. Превышение верхней границы этого диапазона приводит к нарушению ионного гомеостаза, что выражается в резком увеличении внутриклеточного содержания ионов Na<sup>+</sup> и Cl<sup>-</sup>. Пороговая концентрация для данного вида не является постоянной величиной, а зависит от условий преадаптации: при длительном культивировании водорослей на NaCl-среде пороговые концентрации сдвигаются в область более высоких значений.

Внутриклеточные концентрации ионов у слабовакуолизованных одноклеточных водорослей определяются соотношением их потоков через плазмалемму, направленных внутрь клеток и наружу. У адаптированной и неадаптированной культур в первый момент после внесения NaCl в суспензию ионы поступают в клетки, затем выводятся наружу (соответственно фазы «вход» и «откачка»). У тех и у других клеток при допороговых концентрациях NaCl внутриклеточное содержание ионов в фазе «откачки» приближается к исходным значениям, в то время как при запороговых концентрациях возвращения к исходному уровню не наблюдается. Отличие адаптированных клеток от неадаптированных состоит в способности откачивать ионы из клеток до исходного уровня при более высоких наружных концентрациях соли (в соответствии с различиями в значениях их пороговых концентраций NaCl).

Прямое измерение ионной проницаемости показывает, что  $P_{Na^+}$  у адаптированных к NaCl *S. rugenoidosa* почти на порядок ниже по сравнению с  $P_{Na^+}$  у неадаптированных клеток. Эти данные свидетельствуют о том, что при засолении у адаптированных водорослей поступление Na<sup>+</sup> внутрь клетки тормозится. По-видимому, снижение  $P_{Na^+}$  плазмалеммы при переходе к обитанию в среде с повышенным содержанием NaCl связано не только с непосредственным торможением поглощения Na<sup>+</sup>, но и с регуляцией ионного транспорта, осуществляемого через ионные каналы. В этом может состоять еще одно физиологическое значение изменения  $P_{Na^+}$  при адаптации к NaCl.

Некоторые ионные каналы являются потенциалозависимыми [9, 14, 18] и открываются при деполяризации мембраны, что приводит к массивному поступлению ионов в клетку.

На водоросли *Dunaliella maritima* были показаны резкое увеличение натриевой проницаемости и возрастание потока Na<sup>+</sup> внутрь клеток при внезапном засолении [2]. Этот результат может быть отражением перехода потенциалозависимых ионных каналов в открытое состояние.

Данные об измерении  $E_m$  при засолении указывают на деполяризующий эффект NaCl. Значительная деполяризация у неадаптированных клеток наблюдалась в первый момент после их внесения в засоленный субстрат (см. рис. 4, А). Последующая откачка ионов из клетки сопровождалась реполяризацией мембраны (см. рис. 4, В). Деполяризацию можно объяснить снижением диффузионной составляющей электрического потенциала, которая описывается уравнением Гольдмана

$$E_d = \frac{RT}{F} \ln \frac{P_{K^+} C_{K^+}^0 + P_{Na^+} C_{Na^+}^0 + P_{Cl^-} C_{Cl^-}^{in}}{P_{K^+} C_{K^+}^{in} + P_{Na^+} C_{Na^+}^{in} + P_{Cl^-} C_{Cl^-}^0}$$

где  $E_d$  — диффузионная составляющая электрического потенциала;  $P_j$  — коэффициент проницаемости иона  $j$ ;  $C_0^j$  — концентрация иона  $j$  снаружи;  $C_j^{in}$  — концентрация иона  $j$  внутри клетки;  $R$  — газовая постоянная Больцмана;  $T$  — абсолютная температура;  $F$  — число Фарадея.

$E_d$  зависит от концентрации ионов в среде и в клетке, а также их коэффициентов проницаемости. Как известно [7], при отсутствии засоления  $P_{Na^+} > P_{Cl^-}$  — В соответствии с представленным уравнением при засолении, когда наружные концентрации Na<sup>+</sup> и Cl<sup>-</sup> возрастают,  $E_d$  снижается (рис. 4, Л).

На основании полученных результатов и литературных данных последовательность процессов в плазмалемме клеток водоросли может быть представлена следующим образом: засоление→снижение диффузионной составляющей  $E_m$ →деполяризация плазмалеммы→переход потенциалозависимых ионных каналов в открытое состояние→увеличение потоков ионов внутрь клетки→включение электрогенных ионных насосов, откачивающих  $Na^+$  и  $Cl^-$  и реполяризующих мембрану.

У водорослей *S. pyrenoidosa*, прошедших длительную адаптацию, в отличие от неадаптированных клеток увеличение наружной концентрации  $NaCl$  приводит к менее значительной деполяризации плазмалеммы (рис. 4, А и Б).

Одной из возможных причин смещения пороговых концентраций  $NaCl$  в сторону более высоких значений у адаптированных клеток является снижение  $Na^+$ -проницаемости плазмалеммы (см. таблицу). Более низкие значения  $P_{Na^+}$  у адаптированных к засолению водорослей соответствуют, по-видимому, переходу потенциалозависимых ионных каналов из открытого в закрытое состояние при повышенных концентрациях  $NaCl$  в среде.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Абдуллаев А. А., Семенов В. Е. Интенсивная культура *Dunaliella maritima* Тео и некоторые ее физиологические характеристики. — Физиол. раст., 1974, т. 21, вып. 6, с. 1145. — 2. Балнокин Ю. В., Мазель Ю. Я. Проницаемость плазматической мембраны водорослей *Dunaliella* для ионов натрия. — Физиол. раст., 1985, т. 32, вып. 1. — 3. Балнокин Ю. В., Медведев А. В., Калашникова Т. С., Галкина И. В. Ионный гомеостаз в цитозоле одноклеточных водорослей при засолении среды хлористым натрием. — Журн. общей биологии, 1989, вып. 2. — 4. Балнокин Ю. В., Строгонов Б. П., Кунаева Е. А., Медведев А. В. Защитная функция мембран клеток *Dunaliella* при высоких концентрациях  $NaCl$  в среде. — Физиол. раст., 1979, т. 26, вып. 3, с. 552. — 5. Берестовский Г. Н., Востриков И. Я., Луневский В. З. Ионные каналы тонопласта клеток харовых водорослей. Роль ионов кальция в возбуждении. — Биофизика, 1976, № 5. — 6. Калашникова Т. С., Балнокин Ю. В. Определение мембранного потенциала у хлореллы по аккумуляции тетрафенилфосфония (ТФФ<sup>+</sup>), регистрируемой с помощью ТФФ<sup>+</sup>-селективного электрода. — Деп. в ВИНТИ, 1987. — 7. Нобел П. Физиология растительной клетки. — М.: Мир, 1973. — 8. Собоков В. Г., Шамина З. Б., Строгонов Б. П. Получение адаптированной к  $NaCl$  клеточной линии *Spiris capillaris*. — Физиол. раст., 1981, т. 28, вып. 6. — 9. Соколик А. И., Плакс А. В., Юрин В. М. Особенности взаимодействия некоторых катионов с калиевыми каналами покоя плазмалеммы клеток *Nitella* — В кн.: Структура и функция биол. мембран растений. Новосибирск — М.: Наука, 1985. — 10. Строгонов Б. П. Физиологические основы солеустойчивости растений. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — 11. Строгонов Б. П. Метаболизм растений в условиях засоления. — XXXIII Тимирязевск. чтения. М.: Наука, 1973. — 12. Barber J. — Arch. Biochem. Biophys., 1969, vol. 130, N 3, p. 389. — 13. Batailin A. — Bull. Congr. Internat. bot et hort. St. Peterburg, 1884. — 14. Beilby M. J. — J. Exp. Bot., 1985, vol. 36, N 163, p. 228. — 15. Gimmeler H., Moller E. M. — Plant, Cell and Environ., 1981, vol. 4, N 4, p. 367. — 16. Green way H., Setter T. L. — Austr. J. Plant Physiol., 1979, vol. 6, N 1, p. 61. — 17. Grinius L. L., J a s a i t i s 'A. A., Kadzi auskas Ju. P. a. o. — BBA, 1970, vol. 216, N 1, p. 1. — 18. Findlay G. P., Coleman H. A. — J. Membr. Biol., 1983, vol. 75, N 4, p. 241. — 19. McHughen A., Swartz M. — J. of Plant Physiol., 1984, vol. 117, N 2, p. 109. — 20. Okamoto H., Suzuki J. — Z. Allgem. Microbiol., 1964, vol. 4, N 5, p. 350. — 21. Shannon M. C. — Salinity tolerance in plants, 1984, p. 231. — 22. Shi no T., Kamo N., Kurichara H., Kabatake J. — Arch. Biochem and Biophys., 1978, vol. 187, N 2, p. 414.

Статья поступила 10 марта 1989 г.

#### SUMMARY

The results of studying long-duration (60 days) adaptation of fresh-water alga *Chlorella pyrenoidosa* to 340 mM of  $NaCl$  in the medium are presented. The adapted cells did not practically differ from the check in the rate of division and in duration of the reproduction lag-period. Investigation of  $Na^+$  and  $Cl^-$  ions distribution in the cell-medium system has shown that limiting concentration of  $NaCl$  in the medium whose excess results in the break of ion homeostasis in cytoplasm changes under adaptation from 25 to 400 mM. Depolarization of plasmalemma observed under salinization of the medium is less pronounced in the cells adapted to salt than in non-adapted ones. Permeability coefficient in plasmalemma by  $Na^+$  got 8 times lower during the process of adaptation. Changes found in the membrane seem to be greatly connected with the increase in salt resistance of alga cells.