

УДК 631.811.3:581.18

ВЛИЯНИЕ СОДЕРЖАНИЯ КАЛИЯ И КАЛЬЦИЯ В ПИТАТЕЛЬНОМ РАСТВОРЕ НА ПАРАМЕТРЫ ПОТЕНЦИАЛОВ ДЕЙСТВИЯ У РАСТЕНИЙ

К. И. КАМЕНСКАЯ, Е. СЛЕСАК

(Кафедра физиологии растений)

Известно, что ионы калия и кальция в значительной мере влияют на процессы, протекающие на мембране в состоянии как покоя, так и возбуждения.

Отсутствие кальция в растворе, омывающем клетку, приводит к почти полному вымыванию катионов из клетки [9]. Кальций регулирует проницаемость мембран, способствуя накоплению калия [13]. В его присутствии в омывающем растворе мембранный потенциал не чувствителен к изменению содержания калия во внешнем раство-

ре [8]. При раздражении кальций, находящийся в цитоплазме, выходит в вакуоль [1]. По мнению многих авторов, это нон, обеспечивающий фазу деполяризации при генерации потенциалов в действии [2].

Калий является основным потенциалопределяющим ионом растительных клеток. При дефиците его в питательном растворе растения не способны поддерживать свойственный им потенциал покоя [4]. Этот элемент обеспечивает фазу восстановительной реполяризации на мембране во время про-

Влияние содержания кальция в питательном растворе на ПД
и содержание кальция в стебле тыквы

Показатель	Контроль			Опыт		
	возраст растений, дни					
	5	10	15	5	10	15
Амплитуда ПД, мВ	41,3±7,5	55,5±10,0	39,0±5,6	58,0±9,3	48,1±11,4	20,0±11
Содержание Са в стебле, мг. экв на 1 г сухого вещества	1,59±0,1	2,00±0,2	2,23±0,1	0,96±0,2	0,53±0,15	0,46±0,1

хождения потенциалов действия [11].

В связи со сказанным представляло интерес проследить, как влияет калиевая и кальциевая недостаточность на генерацию растениями потенциалов действия (ПД). Данному вопросу и посвящена наша работа.

Методика

Опыты проводили с тыквой (*Cucurbita pepo*) сорта Грибовская кустовая. В лаборатории искусственного климата Тимирязевской академии в факторастатных условиях растения выращивали конвейером под люминесцентными лампами ДС при круглосуточной температуре воздуха +20° и 16-часовом дне. Интенсивность освещения 7000 лк, относительная влажность воздуха 60—75%. Партии семян замачивали каждые три дня. Проросшие семена, длина корня которых достигала 2 см, помещали в литровые банки по два в каждую. В опытах с кальцием растения росли на питательном растворе Кнопа; первые четыре дня — на $\frac{1}{4}$, в последующие дни — на $\frac{1}{2}$ нормы раствора. При изучении влияния концентрации калия использовали раствор Прянишникова, так как калий в состав этого раствора входит в виде одного компонента и исключение его не приводит к большому дисбалансу по другим ионам. Реципрокной замены исключенным ионам не проводилось. Питательные растворы меняли каждые четыре дня. Измерения проводили в тех же условиях, в которых выращивали растения.

Для раздражения использовали срез в зоне корневой шейки ножницами с изолированными ручками. Биопотенциалы отводили экстраклеточно. Применяли стандартные хлорсеребряные электроды ЭВЛ-1М, которые подводили к стеблю на расстоянии 5 см от корневой шейки с помощью хлопчатобумажных фитилей. Расстояние между электродами 1 см. С полуэлементов сигнал поступал на измерительный прибор рН-340 с входным сопротивлением 10¹¹ Ом и регистрировался на самопишущем милливольтметре ЕРР-3Т или КСП-4. Скорость протяжки ленты 180 мм/ч, скорость пробега пера ЕРР-3Т — 0,3 с, КСП-4 — 2 с.

Результаты исследований

В опытах, в которых изучалось влияние кальциевой недостаточности на генерацию растениями ПД, уже у 5-дневных растений, выращенных на растворе без кальция, амплитуда ПД отличалась от контрольной и была на 17,7 мВ выше (табл. 1).

Внешний вид опытных и контрольных растений сильно различался. Рост первых был заторможен, листья мелкие, по краям немного пожелтевшие. Длина их в опыте составляла в среднем 14, в контроле — 41 мм.

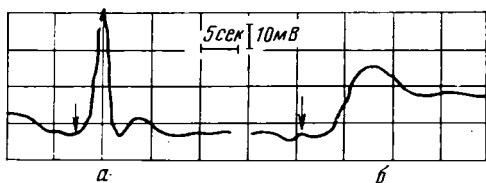
Содержание кальция в стебле с возрастом растений изменялось незначительно (табл. 1). Однако у 5-дневных опытных растений этот показатель был в 1,5 раза ниже, чем у контрольных, а у 10-дневных наблюдался еще более сильный дефицит кальция. У растений, выращенных без кальция, имелось два мелких некротических листа, а у контрольных — три крупных зеленых. Разница в амплитудах ПД у 10-дневных растений была меньше, чем у 5-дневных. Причем разброс в значениях таков, что полученная разница недостоверна.

У опытных растений в 15-дневном возрасте уровень генерации ПД составил только 20% от контроля, амплитуда ПД достигала всего 20 мВ. Контрольные растения генерировали полноценные потенциалы действия. При этом амплитуда ПД у 15-дневной тыквы в контроле была несколько меньше, чем у 5-дневной, что, по-видимому, связано с уменьшением концентрации всех остальных ионов, которое привело к ухудшению функционального состояния растений. Кроме того, известно, что амплитуда ПД с возрастом растений уменьшается [7].

В 15-дневном возрасте у опытных растений было по два некротических листа, корни плохо развиты, покрыты слизью. Контрольные растения в этом возрасте имели четыре хорошо развитых листа, а их корни были вдвое больше, чем у опытных.

Форма и длительность ПД у растений обеих групп были практически одинаковыми.

В опыте с калием контрольные и опытные растения различались по этим показателям.



Фирма ПД растений, выращенных на питательной среде с калием (а) и без калия (б).

Как видно из рисунка, у последних крутизна нарастания и спада ПД значительно меньше, чем у первых. При этом разность потенциалов никогда не возвращалась на прежний стационарный уровень, резко увеличивалась продолжительность ПД. У 5-дневных растений данные различия не очень велики. Время ПД в опыте составляет 5,8 с, в контроле — 4,2 с. Форма ПД у тех и других сходная, а амплитуда ПД у растений, выращенных без калия, более чем в 2 раза меньше — 12,5 против 30,1 мВ в контроле (табл. 2). Растения, росшие в течение 5 дней без калия, имели более мелкие листья, чем контрольные (соответственно 16 и 46 мм), корневая система у них развита значительно хуже.

В возрасте 10 дней опытные растения еще сильнее отличались от контрольных. Рост их резко заторможен, начинается некроз семядолей, у них к этому времени имеется только один лист (у контрольных растений к этому времени развертывается второй).

Форма ПД у опытных 10-дневных растений значительно отличается от контроля. После прохождения ПД разность потенциалов не возвращается на прежний стационарный уровень. Новый уровень отличается от прежнего на 10—12 мВ.

Примечательно, что разница в амплитудах между контрольными и испытываемыми растениями в это время уменьшается и составляет всего 6 мВ (недостоверна).

У 15-дневных растений амплитуда уменьшается до 16,5 мВ. Продолжительность импульса увеличивается больше, чем у 10-дневных растений, и достигает 13,6 с. Разность потенциалов у них также не возвращается к своему первоначальному уровню и отличается от него в той же мере, что и у 10-дневных растений.

Повреждения из-за недостатка калия у 15-дневных растений выражены очень ярко. Семядоли полностью отмирают, растения имеют единственный некротический лист, корневая система развита плохо. У контрольных растений к этому времени развертывается третий лист.

Интересно, что на питательной среде Прянишникова растения росли хуже, чем на питательной смеси Кнопа. Первый лист развертывался позднее, рост стебля несколько заторможен, корневая система развита слабее. Амплитуда потенциалов действия у первых, как видно из сопоставления табл. 1 и 2, меньше, чем у последних.

Совокупность полученных данных не только выявляет еще один аспект физиологической роли калия в жизнедеятельности растительного организма, но и позволяет сделать некоторые предположения относительно механизма этого явления.

Известно, что калий является реполяризующим ионом при генерации импульса клетками харовых водорослей [10] и, возможно, клетками некоторых высших растений [5, 11]. Однако в наших опытах мы, по всей видимости, наблюдали косвенное влияние дефицита калия на генерацию ПД, которое выражалось в изменении проницаемости мембран во время возбуждения. Аденин участвует в поддержании проницаемости мембран для калия [6]. При дефиците калия синтез адениловой кислоты тормозится [3]. Таким образом, трансформация фазы реполяризации может быть связана со специфическими изменениями структуры мембран, которые, в свою очередь, приводят к изменению проницаемости для калия. Возможно, при этом меняется проницаемость мембраны и для деполаризующего иона.

Наиболее характерной чертой ПД растений, выращенных без калия, является резкое увеличение продолжительности импульса. Обнаруженный факт, безусловно, представляет интерес, однако трактовка его в настоящее время затруднительна.

Необходимо отметить, что аналогичные опыты с растениями, выращенными без калия, проводились и ранее [4], но результаты, полученные в этих опытах, несколько отличаются от наших. В цитируемой работе растения, выращиваемые в течение 10 дней без калия, не генерировали ПД, однако па-

Таблица 2

Влияние содержания калия в питательном растворе на ПД и содержание калия в стебле тыквы

Показатель	Контроль			Опыт		
	возраст растений, сут					
	5	10	15	5	10	15
Амплитуда ПД, мВ	30,1±9,0	29,7±7,6	26,4±8,2	12,5±4,3	23,4±9,1	16,5±11
Содержание К, мг-экв на 1 г сухого вещества	1,11±0,4	1,66±0,3	1,21±0,4	1,36±0,3	0,36±0,5	0,32±0,3

раметры ПД резко отличались от контрольных. Такое расхождение в результатах обусловлено, по всей видимости, разницей в методических подходах. В цитируемой работе калий в питательном растворе замещался натрием и, как отмечают авторы, в клетках вместо калия накапливался натрий. Вследствие этого вычленили влияние дефицита калия не представлялось возможным, так как повышенное содержание натрия в клет-

ке может неблагоприятно повлиять на ее функциональные отправления.

Дать детальный анализ изменениям параметров ПД, наблюдаемым у растений, выращенных без кальция, не представляется возможным, так как для этого необходимы специальные исследования. Не исключено, что механизм влияния кальция на ПД, так же, как и калия, заключается в специфическом воздействии этих ионов на мембрану.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абуталыбов И. Г. Распределение Са в растениях. — Физиол. растений. 1956, т. 3, № 4, с. 306—312. — 2. Берестовский Г. Н., Востриков И. Я., Луневский В. З. Ионные каналы тонопласта клеток харовых водорослей. Роль ионов Са в возбуждении. — Биофизика, 1976, т. 21, № 5, с. 829—833. — 3. Выхребенцева Э. И., Красавина М. С. Нарушение нуклеотидного обмена в корнях тыквы при калийном голодании. — Физиол. растений, 1966, т. 13, вып. 3, с. 433—445. — 4. Выхребенцева Э. И., Синюхин А. М. Влияние ионов К на генерацию и проведение потенциалов действия в проводящих пучках стебля тыквы. — Физиол. растений, 1967, т. 14, вып. 5, с. 823—832. — 5. Горчаков В. В. Участие катионов свободного пространства в нонном обмене возбужденных клеток кор-

ней. — Тр. Ун-та Дружбы народов им. Патриса Лумумбы. 1971, т. 17, вып. 5, с. 14—22. — 6. Коштоянц Х. С. Основы сравнительной физиологии. 1957. М.: Изд-во АН СССР. — 7. Опригов В. А. Распространяющееся возбуждение и функциональная активность проводящих тканей высших растений. Автореф. канд. дис. М., 1976. — 8. Higinbotham N. — Ann. Rev. Plant Physiol., 1973, vol. 24, p. 25—46. — 9. Latis G. G. — Ann. Rev. Plant Physiol., 1959, vol. 10, p. 87—91. — 10. Spiropoulos C. S., Tasaki S., Howard C. — Sci., 1961, vol. 133, p. 2064—2069. — 11. Toriyama H. — Citologia, 1965, vol. 20, p. 367—377. — 12. Toriyama H., Jaffe M. J. — Plant Physiol. 1972, № 1, p. 72—81. — 13. Viets F. G. — Plant Physiol., 1944, vol. 19, p. 466—480.

Статья поступила 9 июня 1981 г.

SUMMARY

The effect of potassium and calcium deficiency on parameters of action potentials (AP) generated by plants (gourd) as a response to irritation has been studied. It is shown that the AP range of plants grown for 15 days without K is reduced up to 16.5 mV (check—30.1 mV), the impulse duration increases more than 3 times, the potential difference after the impulse never returns to the former stationary level. The effect is found under slight reduction of K content in plants.

Only 20% of plants grown for 15 days without calcium generate AP, the range is reduced and reaches 20 mV, the impulse duration does not change, the amount of Ca in the plant, like that of K, slightly decreases by that time.