

Г. А. ВОЛКОВ, Н. П. СКАЛИНОВА

ОБ ИНТЕРПРЕТАЦИИ ЭФФЕКТА ВЛИЯНИЯ pH СРЕДЫ
НА ПОТЕНЦИАЛ ПОКОЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

(Представлено академиком А. Л. Курсановым 11 II 1972)

В 1959 году Кишимото (¹) показал на клетках *Sargassum corallinum*, что при определенном значении pH среды потенциал покоя (п.п.) принимает максимальное значение. Аналогичная картина наблюдалась на *Neurospora crassa* (²), позднее на клетках *Nitella clav.* (³) и *Nitella flexilis* (⁴). Существование зависимости п.п. растительных клеток от pH среды отмечалось и другими исследователями (^{5, 6}). Таким образом, сам факт существования эффекта не вызывает сомнений. Сложнее дело обстоит с его интерпретацией.

Объектом наших исследований явились интернодальные клетки *Nitella flexilis*. Отпрепарированная от других клеток помещалась в искусственную прудовую воду следующего состава (ммол/л): NaCl 1,0, CaCl₂ 0,1 и KCl 0,01—10. Необходимое значение pH раствора достигалось добавкой соответствующего количества HCl или NaOH. Растворы с измененным pH готовились непосредственно перед их использованием. В ходе эксперимента осуществлялся непрерывный поток раствора через кювету, содержащую исследуемую клетку. Смена различных растворов проводилась за несколько секунд. Вызванные этой сменой изменения п.п. регистрировались в течение времени, необходимого для выхода п.п. на новый стационарный уровень, и в любом случае не менее 20 мин. Методика отведения и регистрации п.п. оставалась прежней (⁷).

Результаты экспериментов представлены на рис. 1 и 2, там же даны теоретические кривые, рассчитанные по формуле Гольдмана (⁸):

$$u = -\frac{RT}{F} \ln \frac{K_i + \alpha Na_i + \beta Cl_i}{K_o + \alpha Na_o + \beta Cl_i},$$

где α и β — отношения коэффициентов проницаемостей соответственно ионов Na⁺ и Cl⁻ к коэффициенту проницаемости K⁺. Несмотря на очень приближенный характер этого выражения, оно часто используется для оценки величин входящих в него параметров. В частности, из сопоставления с экспериментальными данными рис. 2 следует, что $\alpha Na_o + \beta Cl_i = 0,2$ (рис. 2, а) и 1,1 ммол/л (б).

Независимыми экспериментами с вариацией концентрации омывавшей клетку чистой воды (pH 7) было найдено: $\beta Cl_i = 0,14$ (рис. 2, а). Тогда $\alpha = 0,06$ (рис. 2, а) и в случае $Cl_i \sim 40$ ммол/л (⁹) $\beta = 3,5 \cdot 10^{-3}$ (рис. 2, а).

Характер представленных на рис. 1 и 2 зависимостей может быть либо следствием влияния pH среды на проницаемость плазмалеммы к K⁺ (²) или любому другому иону и, в частности, к Na⁺ и Cl⁻ (^{10, 11}), либо следствием высокой проницаемости плазмалеммы к H⁺ (³) или, наконец, отражает влияние pH на интенсивность электрогенного активного транспорта, существование которого у растительных клеток неоднократно демонстрировалось (¹²).

Уменьшение pH должно привести к уменьшению отрицательного фиксированного заряда плазмалеммы (¹³) и соответственно уменьшить ее

проницаемость к катионам (у нас K^+ и Na^+) и увеличить — к анионам (у нас Cl^-). В случае увеличения рН картина будет обратной.

Учитывая, что проницаемость плазмалеммы к K^+ в исходном растворе (рН 7) уже была высокой, для оценок можно допустить, что в случае рН 10 она существенно не изменится. Тогда уменьшение п.п. в кислой и щелочной областях рН может быть целиком отнесено за счет изменения проницаемостей соответственно Cl^- и Na^+ , которые, исходя из изменения значения суммы $\alpha Na_0 + \beta Cl_i$ при переходе от кривой *a* к кривой *b* (рис. 2)

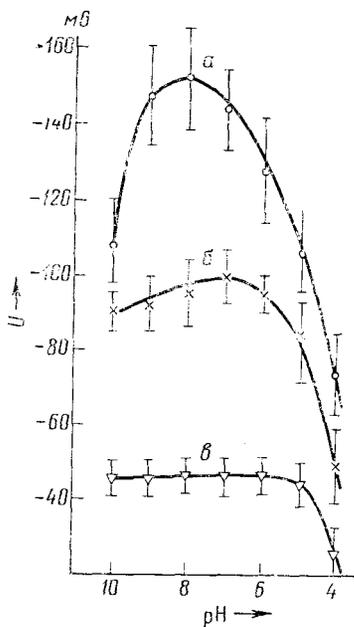


Рис. 1

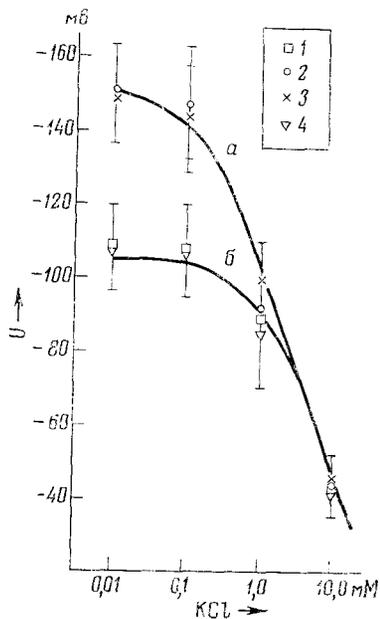


Рис. 2

Рис. 1. Зависимость потенциала покоя клетки *Nitella flexilis* от рН среды. $[KCl]_0 = 0,1$ (*a*), $1,0$ (*b*), $10,0$ (*c*) ммол/л; $[NaCl]_0 = 1,0$; $[CaCl_2]_0 = 0,1$ ммол/л

Рис. 2. Зависимость потенциала покоя клетки *Nitella flexilis* от концентрации $[KCl]_0$ при рН 5 (1), 7 (2), 9 (3), 10 (4). $[NaCl]_0$, $[CaCl_2]_0$ те же, что на рис. 1. Сплошные линии — теоретический расчет

могут возрасти в 10 раз и более. Очевидно, с увеличением в среде концентрации K^+ роль вклада суммы $\alpha Na_0 + \beta Cl_i$ уменьшится, и соответственно уменьшится зависимость п.п. от рН среды, что и подтверждают данные рис. 1.

Если в формуле Гольдмана учесть ионы H^+ , то в сумме $\alpha Na_0 + \beta Cl_i$ появится еще одно слагаемое γH_0 , где γ — отношение коэффициента проницаемости H^+ к коэффициенту проницаемости K^+ . Зависимости рис. 2 для рН 5, 7 и 9 останутся неизменными при неизменных значениях $\alpha = 0,06$ и $\beta = 3,5 \cdot 10^{-3}$, если положить $\gamma = 0,9 \cdot 10^5$. Однако объяснение уменьшения п.п. при рН 10 в этом случае затруднительно. Необходимо либо снова, как и раньше, в этой области рН допустить возрастание проницаемости Na^+ , либо учесть возможное влияние рН на интенсивность электрогенного активного транспорта.

Оставаясь в рамках приближений теории Гольдмана (8), удобно рассмотреть модель активного транспорта, предложенную в работе (14). В этой модели постулируется существование переносчика *R*, обладающего двумя конформационными состояниями. Если помпа накачивает ионы A^+ внутрь клетки, к сумме $\alpha Na_0 + \beta Cl_i + \gamma H_0$ добавится еще один член λA_0 , где λ — некоторый параметр, характеризующий скорость переноса комп-

лекса RA^+ (¹⁴). Далее, если допустить, что с ростом рН величина λ возрастает (например, из-за уменьшения константы реакции образования комплекса RA^+). Тогда при определенном значении рН среды сумма $\gamma H_0 + \lambda A^+$ будем иметь минимум, а п.п., соответственно, — максимум.

Известные экспериментальные данные по определению потоков ионов через плазмалемму клетки при различных рН среды (^{10, 11}) говорят в пользу проявления именно эффекта изменения величины плотности фиксированного заряда плазмалеммы. Однако определенную роль может сыграть и эффект влияния рН на электрогенный активный транспорт.

Агрофизический научно-исследовательский институт
Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук
им. В. И. Ленина
Ленинград

Поступило
9 II 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ U. Kishimoto, Ann. Rep. Sci. Works Osaka Univ., 7, 115 (1959). ² L. C. Slayman, J. Gen. Physiol., 49, 69 (1966). ³ H. Kitasato, J. Gen. Physiol., 52, 60 (1968). ⁴ В. К. Андрианов, И. А. Воробьева, Г. А. Курелла, Биофизика, 13, 335 (1968). ⁵ C. E. Barr, T. C. Brover, Plant Physiol., 39, 48 (1964). ⁶ H. G. L. Coster, Austr. J. Biol. Sci., 22, 365 (1969). ⁷ Г. А. Волков, ДАН, 155, 1224 (1964). ⁸ D. E. Goldman, J. Gen. Physiol., 27, 415 (1943). ⁹ J. Bradley, E. J. Williams, J. Exp. Bot., 18, 241 (1967). ¹⁰ N. A. Walker, A. B. Hope, Austr. J. Biol. Sci., 22, 1179 (1969). ¹¹ R. J. Lannooye, S. E. Tarr, J. Dainty, J. Exp. Bot., 21, 543 (1970). ¹² EAC MacRobbie, Austr. J. Biol. Sci., 19, 363 (1966). ¹³ T. Teorell, Progr. Biophys. Biophys. Chem., 3, 305 (1953). ¹⁴ С. М. Мартиросов, Л. Г. Макаелян, Биофизика, 15, 104 (1970).