

УДК 581.1

ПРОТОННЫЙ БАРЬЕР КАК ФЕНОМЕН ВОДНО-СОЛЕВОГО ОБМЕНА РАСТЕНИЙ

А. М. ГОРДЕЕВ*, Ю. А. ГОРДЕЕВ¹, А. А. ЗАХАРИН, Л. А. ПАНИЧКИН

(Лаборатория биофизики растений)

Возникающий при стрессах протонный барьер в клетках корней рассматривается в концепции водно-солевого обмена растений. В вегетационных опытах с горохом и кукурузой при недостаточном водоснабжении наблюдали значительное отставание в росте (до 3–5 крат). Однако это отставание при некоторых способах электровоздействия на корни снижалось или полностью исчезало. Рост и скорость роста использовались как показатели интенсивности водного обмена растений. Исследовалась медленная кинетика водообмена с экспозициями от 4 до 25 сут. Показана длительная устойчивость влияния протонного барьера на скорость роста и водообмена растений. Отставание в росте и снятие отставания электровоздействием могут свидетельствовать об образовании протонного барьера и его устранении. Результаты экспериментов подтверждают отрицательное влияние протонного барьера на водоснабжение клеток корня и целого растения.

Очевидная автономность процессов транспорта минеральных ионов и транспорта молекул воды через плазмалемму клеток корня не противоречит идее взаимосвязи некоторых физиологических процессов, которые можно объединить под понятием водно-солевой обмен растений (ВСО) [11]. При этом подразумеваются не только транспорты воды и ионов, но и теснейшим образом связанные с ними процессы генерации градиентов рН и электрического поля, а также рост клеток растяжением, сильно зависимый от тургорного давления клеток и тканей [8, 9]. Все процессы ВСО характеризуются глубокой связью между собой, низкой инерционностью, а также высокой чувствительностью к факторам внешней среды, в частности к ионному составу и солевому статусу внешнего раствора. В специальных

экспериментах было показано, что быстрое действие связей между отдельными параметрами ВСО характеризуется минутными экспозициями и 1-секундным лаг-периодом [12]. При этом оводненность клеток корня реагирует на очень малое изменение солевого статуса раствора (1 мМ).

Столь высокая чувствительность и быстрое действие реакций ВСО на изменение внешних условий могут быть поняты при сопоставлении их с некоторыми другими физиологическими функциями, такими как фотосинтез, дыхание, деление клеток, синтез белков, жиров, нуклеиновых кислот. Для их отправления существуют специальные клеточные органеллы — хлоропласты, митохондрии, клеточные ядра и ядрышки, рибосомы (полисомы), липосомы и т. д. То есть стабиль-

* ФГОУ ВПО Смоленский сельскохозяйственный институт.

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

ность этих функций, вопреки изменениям внешних условий, обеспечивается двойным гомеостатированием, ограждением их двумя мембранными барьерами — на клеточном и субклеточном уровнях. Для процессов ВСО картина принципиально иная. Плазмалемма проницаема как для ионов, так и для воды, и сама функция в данном случае состоит как раз в преодолении ионами и молекулами мембранного барьера, в распределении транспортируемых через плазмалемму веществ по обе стороны мембраны, в поддержании водно-солевого (осмотического) равновесия между клеткой и наружным раствором [15]. Отсутствие дополнительных барьеров и гомеостатирования объясняет тесную связь и высокое быстродействие процессов ВСО с солевым, осмотическим и рН-статусами среды обитания корней. Доказательством этому может служить, например, частое использование параметров ВСО для экспресс-тестирования устойчивости растений к солевому, кислотному, температурному и другим стрессам [10].

Открытие протонного насоса в клетках корня послужило толчком к новым подходам в исследованиях ионного транспорта [1, 4]. Возникли представления о сопряжении транспортных потоков, симпорте и антипорте, неэквивалентном распределении катионов и анионов и возникновении электрических потенциалов или градиентов рН как следствий этой неэквивалентности [15]. Было замечено, что протонный насос сильнее выкачивает ионы водорода из клетки при стрессовых воздействиях. Исследования в этом направлении привели к возникновению концепции протонного барьера, которая складывалась постепенно. Некоторые авторы указали,

что первичная гиподеполяризация мембранного потенциала возникает за счет изменения ионных потоков через мембрану, в первую очередь — ионов водорода [16]. Было показано, что при стрессе активизируется работа АТФ-зависимого мембранного H^+ -насоса [2, 20]. В стрессовых условиях на наружной поверхности мембраны накапливаются ионы водорода, а внутри клетки — анионы. Электрическое поле протонов в несколько раз сильнее, чем других катионов, поэтому на внешней стороне мембраны создается значительный положительный заряд. Было рассмотрено участие в этом процессе апопласта, протонная емкость которого оказывает защитное действие и замедляет образование протонного барьера (примерно на 1 ч) [3]. Сюда же относятся работы о так называемом неперемешиваемом слое, образование которого приводит к резкому снижению проницаемости мембран растительных клеток [13, 15, 17]. Основываясь на этих и других данных, а также на исключительной роли ионов водорода в функционировании клеточных мембран, была предложена гипотеза о формировании в неблагоприятных условиях протонного барьера на наружной поверхности плазмалеммы корневых клеток, ухудшающего питание и снижающего устойчивость растений [2-5, 7].

Протонный барьер (ПБ) сильно влияет на транспорт минеральных ионов через клеточную мембрану. При этом проницаемость самой плазмалеммы может не меняться, но примембранный слой, часть свободного пространства апопласта, в которой и размещается ПБ, оказывает решающее влияние на клеточную проницаемость для ионов. Это влияние дифференцированно и за-

висит от химической природы иона. В общем можно сказать, что при возникновении протонного барьера транспорт катионов через мембрану ограничен в обе стороны, а анионы предпочтительно выделяются из клетки. Теоретически это должно вызывать умеренную позитивацию разности электрических потенциалов (РЭП), или (и) защелачивание внутриклеточной среды. Такие существенные изменения ион-транспортных процессов, по-видимому, должны сказаться и на водном режиме клеток вследствие тесной и быстрой связи между этими функциями растения. Показано, что изменение солевого статуса внешнего раствора на несколько мМ вызывает быстрое перемещение воды в клетку или из клетки [12]. Кроме того, может измениться проницаемость самой мембраны или на проницаемость клеток для молекул воды окажет влияние примембранный слой с локализованным в нем ПБ.

Цель данной работы — экспериментально показать возможность влияния протонного барьера на ростовые процессы и водный режим растений при стрессах. Это влияние, если оно отрицательно, не может иметь адаптивного значения, а скорее играет роль дополнительного повреждающего фактора при стрессе. Используемые методы предопределили исследование медленной кинетики водопоглощения растений с экспозициями в несколько суток. Такого рода данные дадут возможность судить об устойчивости и длительности феномена ПБ. Для снятия стресса и ликвидации ПБ использовали электрохимические методы воздействия.

Методика

Исследования протонного барьера, в которых изучали его влияние

на ион-транспортные процессы конкретно для нитрата, фосфата, калия, кальция и других минеральных ионов, проводились по принятой стандартной схеме. Часть опытных растений подвергали воздействию стресса, например, это могла быть недостаточная влажность субстрата — 35% от полной влагоемкости (ПВ). Влажность для контрольных растений поддерживали на уровне 70% ПВ. В эффективности стресса можно было удостовериться по замедленному росту и пониженной биомассе растений [5, 7]. Наличие стресса принималось за достаточное свидетельство существования протонного барьера в клетках корней. Обычными аналитическими и инструментальными методами определяли содержание некоторых минеральных элементов в корнях и надземных органах растений. Разницу между контрольными и подвергнутыми стрессу растениями относили к влиянию протонного барьера.

Аналогичную методику можно было бы использовать и для исследования влияния протонного барьера (обусловленного стрессом) на водный режим растений, главным образом на снабжение растений контрольных и опытных вариантов водой. Но в отличие от минеральных элементов для воды не нашлось подходящего аналитического метода, тем более неповреждающего, который можно использовать для исследований кинетики процесса. Можно было измерить весовым методом интенсивность транспирации, но по многим наблюдениям известно, что транспирация связана сложным образом с поглощением воды корнями, с тургором и уровнем оводненности различных органов. Кроме того, в данном случае для исследования процессов на (суб)клеточном уровне требуется высокая чувстви-

тельность, а также значительное быстродействие (низкая инерционность) метода. Между тем для методов измерения транспорта воды или оводненности растительных объектов наблюдаются альтернативные отношения между чувствительностью и быстродействием. Так, если требуется высокая чувствительность, необходимы часовые (или суточные) экспозиции. Если исследуются быстрые процессы (минутные экспозиции), то чувствительность может оказаться недостаточно высокой.

Поэтому, не имея возможности непосредственно измерить поглощение воды корнем, в работе ограничили косвенными данными например биомассой растений. Действительно, рост сырой биомассы (вторая фаза роста — растяжение клеток) количественно зависит от тургорного давления и оводненности клеток и тканей (корней и надземных органов [9, 23]. Это позволяло использовать для характеристики водообеспечения растений такой показатель интенсивности ростовых процессов, как высота растений, что давало возможность осуществлять неоднократные нетравмирующие измерения кинетики процесса роста и транспорта воды. Угнетенное состояние растений при засухе можно предположительно приписать влиянию протонного барьера.

Объектами экспериментов служили растения кукурузы и гороха в возрасте от всходов до 25 дней. Растения выращивали в факторостатных условиях при температуре 20~23°C, освещенности 10-12 клк и 12-часовом дне. В качестве питательного субстрата использовали «искусственную почву», изготовленную из ионитных смол, на которых адсорбированы катионы и анионы в количествах и соотношениях, адекватных стандартному питательно-

му раствору (например, раствору Кнопа) [6, 19]. В дальнейшем субстрат регулярно поливали водой по весу, поддерживая влажность в 3 вариантах (контрольных) 70% полной влагоемкости (ПВ), в 3 других (опытных) — 35% ПВ. Как и в ранее описанных экспериментах [5, 7], для снятия стресса и устранения влияния протонного барьера использовали электровоздействие. В данной работе применяли 2 способа электровоздействия: постоянное электрическое поле (ПЭП) и электрохимический потенциал (ЭХП). Общая схема экспериментов состояла из 6 вариантов: контроль — 70% ПВ; контроль — 35% ПВ; ПЭП — 70% ПВ; ПЭП — 35% ПВ; ЭХП — 70% ПВ; ЭХП — 35% ПВ.

Для создания ПЭП применяли сухие гальванические элементы (1,5 В) с регулированием напряжения потенциометром. Electroдами служила графитная ткань ТГН-2М, причем катод (—) располагали в верхней части вегетационного сосуда, а анод (+) — около дна. Измеряемая (и регулируемая) разность электрических потенциалов (РЭП) между катодом и анодом достигала максимум 200-400 мВ [5, 6].

ЭХП создавали за счет неравномерного распределения в сосуде катионитов и анионитов. Использовали ионитные смолы трех типов: катионит (марки Фибан), анионит (той же марки) и нейтральный гранулированный субстрат марки ИС-2, обладающий способностью адсорбировать как катионы, так и анионы. Катионит предварительно насыщали катионами K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Fe^{3+} , анионит — анионами NO_3^- , SO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$, гранулированный субстрат — этими же катионами и анионами. Затем нижнюю часть сосуда заполняли анионитом, среднюю — гранулированным субстратом, верхнюю — катионитом. Отводящими электродами

служила графитная ткань. РЭП между катодом и анодом (верхом и низом сосуда) в первые сутки составляла 10-40 мВ, но затем резко возрастала (на 2-е - 7-е сутки), до 240-280 мВ. Высокие значения РЭП, возможно, связанные с возникновением окислительно-восстановительного потенциала, сохранялись длительное время.

Результаты и их обсуждение

В табл. 1 и 2 приведены результаты опытов с кукурузой и горохом по описанной схеме. У обеих культур в контроле на 35% ПВ отсутствуют всходы на 4-е сутки. Небольшая вначале разница в росте контрольных и опытных растений в течение эксперимента прогрессивно возрастала, на 16-е сутки достигла 8-кратной. Электровоздействие в течение 25 сут

фактически свело эти различия к 0, особенно в варианте с действием электрохимического потенциала на кукурузу. По данным таблиц, где приросты растений выражены нарастающим итогом, рассчитали скорости роста — $\Delta h/\Delta t$, см/сут, представленные на рис. 1 и 2.

На рис. 1 и 2 видно, что в вариантах контроля при 35%-ной влажности без электровоздействия отмечены очень низкие скорости роста обеих культур, особенно гороха. Три варианта с влажностью, поддерживаемой на уровне 70% для обеих культур превосходят варианты с 35% ПВ. Только варианты с электрохимическим потенциалом в субстрате могут превышать этот уровень. На графиках хорошо видно, что при электровоздействии скорость роста возрастает, особенно при действии электрохимических по-

Т а б л и ц а 1

Влияние электровоздействий на рост кукурузы при различной влажности субстрата

Вариант	Влажность, %	Высота растений, см		
		4-е сутки	16-е сутки	25-е сутки
Контроль	70	1,8±0,1	19,3±0,6	51,7±1,7
	35	0	2,3±0,2	19,5±0,6
Постоянное электрическое поле	70	1,7±0,1	22,2±0,5	55,1±1,6
	35	1,0±0,1	14,9±0,3	37,0±1,2
Электрохимический потенциал	70	1,6±0,1	22,4±0,6	49,2±1,4
	35	1,7±0,1	19,0±0,5	54,0±1,7

Т а б л и ц а 2

Влияние электровоздействий на рост гороха при различной влажности субстрата

Вариант	Влажность, %	Высота растений, см		
		4-е сутки	16-е сутки	25-е сутки
Контроль	70	6,4±0,2	37,1±1,3	75,9±2,1
	35	0	4,7±0,1	13,3±0,4
Постоянное электрическое поле	70	0	38,6±1,3	75,6±2,4
	35	0	8,7±0,4	41,4±1,5
Электрохимический потенциал	70	5,1±0,2	29,4±1,0	63,0±2,4
	35	2,3±0,1	24,6±1,0	60,2±2,0

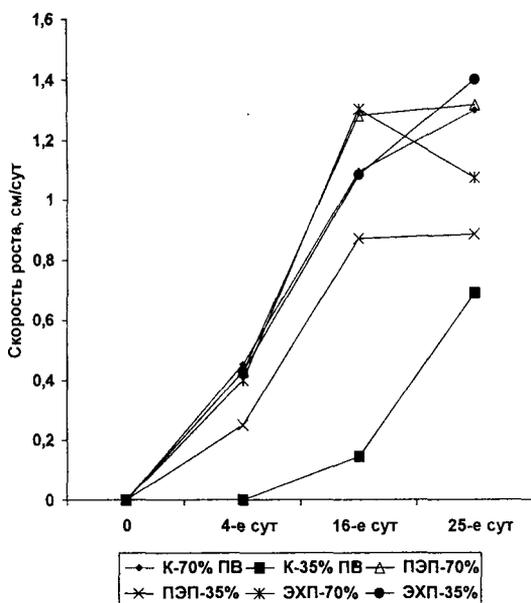


Рис. 1. Кинетика скорости роста (см/сут) растений кукурузы в зависимости от влажности субстрата и типа электровоздействия

тенциалов (ЭХП). В конце эксперимента, на 25-й день у гороха скорости роста во всех вариантах были равны, исключая вариант контроля с 35% влажности от ПВ. Это интересно тем, что у гороха постоянное электрическое поле (ПЭП) вызывало задержку прорастания, которая потом наверстывалась. Действительно, в 3 вариантах протонный барьер отсутствовал с самого начала (без стресса), а еще в 2 развитии его не допускалось электрохимическими способами. Только вариант контроль-35% остался с протонным барьером и поэтому характеризуется гораздо меньшей скоростью роста (значит и водообеспечения).

У кукурузы картина менее четкая, кроме того вариант контроль-35% в конце опыта приближается к уровню вариантов без протонного барьера. Кукуруза более засу-

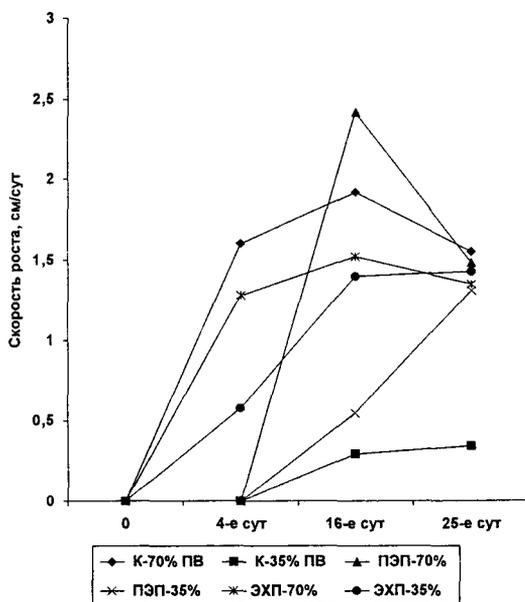


Рис. 2. Кинетика скорости роста растений гороха в зависимости от влажности субстрата и типа электровоздействия

хойстойчива, чем горох, поэтому можно предположить, что уровень влажности 35% ПВ еще не является для нее катастрофическим, при длительных экспозициях она справляется со слабо выраженным протонным барьером и восстанавливает высокую скорость роста. Положительное влияние электрического поля при стрессах хорошо согласуется с концепцией протонного барьера. На рис. 3 показано изменение pH разных участков субстрата в ходе эксперимента. Видно, что при засухе в прикатодной части происходит некоторое подкисление, вследствие накопления протонов у катода.

Доказательства влияния протонного барьера на водный транспорт в клетках корня получены, хотя может быть не вполне однозначные. Дело в том, что трудно исследовать микроэффект на клеточном и

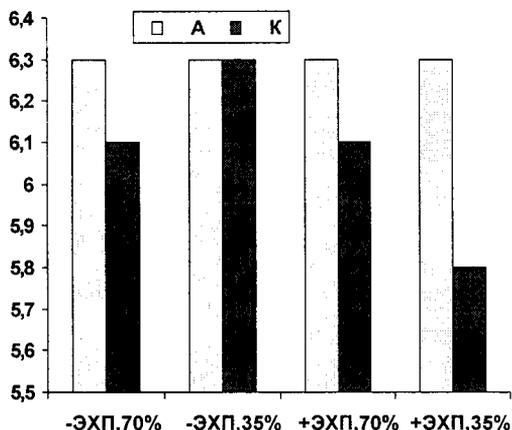


Рис. 3. Изменение pH в прикатодной (K) и прианодной (A) зонах в зависимости от влажности субстрата и воздействия электрохимическим потенциалом

субклеточном уровнях, при помощи методов, адаптированных к целому растению. Тем более, что из-за отсутствия адекватных методов, пригодных для измерения водного обмена растений с высокой чувствительностью, исследовался не сам транспорт воды, а тесно связанные с осмотическим и тургорным давлением процессы роста растяжением клеток и тканей корня. Соответственно показателями роста служили не сырая или сухая биомасса, а высота опытных растений. Но измерялся этот показатель в динамике и с 16-кратной повторностью. Обоснования такого подхода уже приводились в методике. Предполагается существование тесной зависимости роста растяжением от процессов водного транспорта в клетках, которая может быть описана выражением $V = \Phi (ДР - a)$, где V — скорость роста, Φ — растяжимость клеточной обложки, $ДР$ — разность осмотических или водных потенциалов клетки и среды, a — пороговое значение тургора (выше которого начинается рост растяже-

нием) [22, 23]. Действие фитогормонов на рост растяжением может быть опосредовано через изменение Φ . При водном и солевом стрессах решающим является, по-видимому, прямое изменение $ДР$. В настоящее время уже получены экспериментальные данные при помощи оригинального гравиметрического метода, позволяющего с высокой чувствительностью (до 1 мкл) исследовать быстрые процессы водообмена корня. Результаты этих исследований на экспериментальной модели протонного барьера в клетках корней растений будут приведены в ближайших публикациях.

Само существование протонного барьера в экспериментах никак не подтверждено. Да, видимо, и нет такой возможности: ни электронная микроскопия, ни изотопы, ядерный резонанс, электрофизиология, ни другие, самые современные методы, не дают однозначного ответа на такой вопрос. Наличие в растении протонного барьера может быть мотивировано только литературными данными, связывающими его возникновение со стрессовыми воздействиями и с активизацией протонного насоса. В норме протонный насос непрерывно выкачивает из протопласта в апопласт метаболически образуемые протоны. Это происходит в достаточно больших масштабах, так как выход протонов обеспечивает целую систему сопряженных ион-транспортных процессов на клеточной мембране. Однако накопления протонов в апопласте при этом не происходит, возможно, потому, что как раз с такой скоростью они выходят из апопласта в наружную среду по концентрационному градиенту. При стрессе работа протонного насоса активизируется в несколько раз. Протоны не успевают диффунди-

ровать в наружный раствор и накапливаются в апопласте. Образующийся при этом ПБ создает серьезные препятствия для ионтранспортных процессов и водоснабжения в клетках корня. ПБ — дополнительный действующий фактор стресса, усугубляющий отрицательное действие последнего на растения. Кстати, именно дефицит воды, засуху, нельзя считать удачным выбором в этом случае, когда исследуется влияние протонного барьера на транспорт воды. Методически довольно сложно определить, какая часть дефицита воды в растении вызвана самой почвенной засухой, а какая обязана своим происхождением протонному барьеру, возникшему в результате засухи. Тем не менее, низкая влажность субстрата оказывается вполне достаточной для нормального роста (и водного обмена) обеих культур, но лишь при условии электровоздействия, т. е. при снятии протонного барьера. Кроме того, имеются данные, где использовали другие стрессовые воздействия на растения: гипоксию, гипогравитацию, температурный стресс [7], действие кислот [18], NaCl [10].

Как указывалось выше, доказательством протонного барьера служило наличие стресса, а о стрессе судили по снижению роста (скорости роста) растений. Из табл. 1 и 2 видно, что при электровоздействии варианты с низкой влажностью (с протонным барьером) достигали уровня контрольных растений. В то же время без электровоздействия растения на 25-е сутки при влажности субстрата 35% от ПВ уступали контрольным в 3-5 раз. На рис. 2 видно, что растения гороха в 3 вариантах с 70%-ной влажностью субстрата, а также в 2 вариантах с 35%-ной влажностью, но с элект-

родействием в конце эксперимента имеют достоверно неразличимые большие скорости роста. Скорость роста является в данном случае прямой функцией скорости транспорта воды через мембрану. В варианте контроль-35% без электровоздействия по сравнению с остальными скорость роста в 4-5 раз меньше. Это доказывает, что при электровоздействии растения не испытывают недостатка в воде, даже при уровне влажности субстрата 35% от ПВ. А без электровоздействия при тех же условиях рост их сильно ограничен. По-видимому, можно считать доказанным, что именно снятие протонного барьера электрохимическим способом делает воду вполне доступной для растений. Этот экспериментальный факт является одновременно и доказательством всей концепции протонного барьера. Данные по кукурузе (рис. 1) согласуются с результатами опытов с горохом (рис. 2), однако главным отличием является неожиданно высокое значение скорости роста кукурузы в варианте контроль-35% ПВ, которое можно объяснить более высокой засухоустойчивостью этой культуры. Интересно, что это проявилось лишь на последнем этапе эксперимента.

В транспорте воды через плазмалемму клеток корня решающую роль играют водные каналы, которые свободно пропускают в обе стороны электрически нейтральные молекулы, в т. ч. и диполи воды, но не пропускают ионы с положительным или отрицательным зарядом [24]. Внутренние стенки водных каналов построены из специфического белка аквапорина, чередование аминокислот в котором обуславливает 2-кратное изменение знака электрического заряда. Если электрический заряд водного канала у его внутрен-

него и внешнего концов отрицательный, то в центре канала положительный. Поэтому ни катионы, ни анионы пройти через канал не могут, а диполи воды проходят, изменяя в центре канала ориентацию дипольного момента на противоположную (рис. 4). Известно значительное количество форм аквапоринов, причем если одни функционируют в нормальных условиях, то образование других может

быть индуцировано некоторыми внешними факторами (стрессом) [21]. При образовании протонного барьера молекулы воды соединяются с протонами по реакции: $H_2O + H^+ = H_3O^+$. Образующиеся ионы гидроксония, как и любые другие ионы, не могут пройти через водные каналы, что характеризуется как закрытое состояние канала (канал заблокирован). Действие электрического поля, ориентированно-

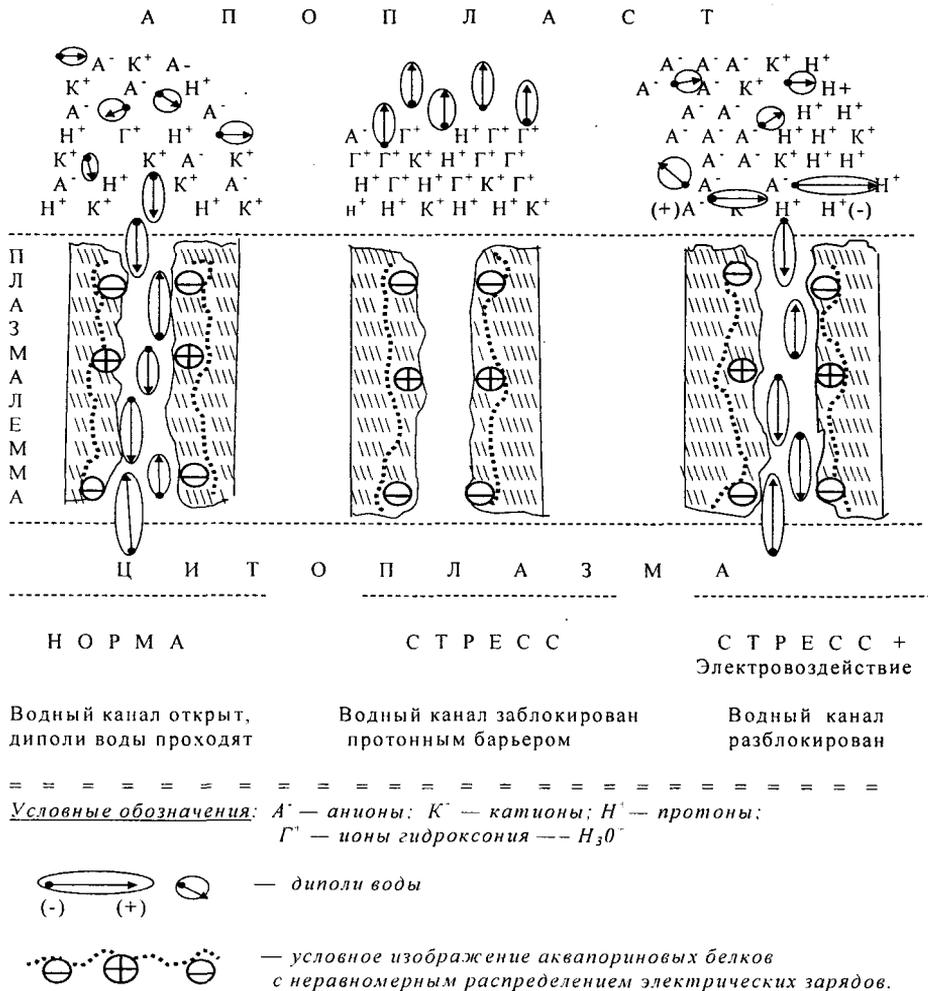


Рис. 4. Схема влияния протонного барьера на функционирование водного канала мембран корневых клеток

го вдоль мембраны, сдвигает протонный барьер в сторону от входа в водный канал, происходит разблокировка канала и вода свободно поступает в клетки корня. В эффективности такой разблокировки убеждают полученные нами экспериментальные данные.

Протонный барьер, представляющий собой двойной электрический диффузионный слой, локализованный в апопласте клетки, очень динамично и чутко реагирует даже на незначительные изменения любого внешнего фактора: температуры, различных полей, влажности субстрата, концентрации в нем тех или иных ионов и т. п. Толщина двойного электрического слоя и его плотность постоянно изменяются и находятся в сильной обратной пропорциональной зависимости от концентрации и валентности ионов в прилегающих областях [14]. Кроме того, плазмалемма каждой клетки функционально неоднородна: некоторая часть мембраны выполняет функцию снабжения клетки водой, другая — передачу воды соседним клеткам. Не удивительно, что разные участки мембраны могут находиться в разных функциональных состояниях, — это относится, вероятно, и к существованию в примембранном слое протонного барьера. Из полученных нами экспериментальных данных следует, что протонный барьер и связанные с ним нарушения в водоснабжении растений могут сохраняться долго (25 дней) при сохранении стрессовых условий. Неизвестно, всегда ли снятие стресса приводит к исчезновению барьера и восстановлению оптимального водного режима.

Заключение

Протонный барьер, обусловленный деятельностью *протонного насоса*, — оба эти феномена (в разной степени до-

казанные) естественным образом вписываются в более широкую концепцию водно-солевого обмена растений. В обоих случаях центральным моментом является ион H^+ (протон), непрерывная откачка которого из протопласта, во-первых, предохраняет его от избыточной позитивации (т. е. накопления положительного электрического заряда) и закисления, а во-вторых, является энергетическим приводом для целой цепочки сопряженных ион-транспортных процессов. Это в норме. При стрессе формирование работы протонного насоса приводит к образованию протонного барьера в апопласте, что, в свою очередь, вызывает изменения электрических и рН-градиентов в разных компартментах клетки, сильно влияет на транспорт ионов и, как выяснилось, отрицательно сказывается на поступлении воды в клетки и росте растений.

Рассчитываемый механизм влияния ПБ на транспорт воды по водному каналу обнаруживает в системе ВСО растений недостающее до сих пор звено: прямое, непосредственное влияние электрических зарядов в клетке на поступление в протопласт электрически нейтральных молекул воды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Балнокин Ю. В., Медведев А. В., Калашникова Т. С., Галкина И. В. Ионный гомеостаз в цитозоле одноклеточных водорослей при засолении среды хлористым натрием — *Общая биология*. 1990, т. 51, № 2, с. 234-245. — 2. Вахмистров Д. Б. Физиология растений: современное состояние и перспективы развития — *Известия АН СССР. Серия биол.* 1978, № 6, с. 1561-1575. — 3. Воробьев Л. Н., Егорова Н. Н. Протонная емкость апопласта в корневой системе пшеницы — *ДАН СССР*. 1983, вып. 3, с. 748-751. — 4. Воробьев Л. Н., Егорова Н. Н. Роль H^+ -насосов растений в минеральном питании — *Изв. ТСХА*, 1989, вып. 6, с. 56-64. — 5. Гордеев А. М., Соколов О. А. Протонный барьер на плазмалемме эндодермальных клеток и его роль в азотном питании растений — *Экологические проблемы накопления нит-*

ратов в окружающей среде. Тезисы докл. Всес. Конф. — Пушкино, 1989. — 6. Гордеев А. М., Соломатин К. В. Субстрат для выращивания растений. А.С. № 1444980, 1988. — 7. Гордеев А. М. Биофизические основы эколого-адаптивного земледелия. Смоленск: Смядынь, 1999. — 8. Гунар И. И., Паничкин Л. А. Водно-ионные потоки и передача возбуждения у растений — Изв. ТСХА, 1969, вып. 5, с. 3-7. — 9. Захарин А. А. Быстрая кинетика роста растений при солевом стрессе — Физиология растений. 1994, т. 41, № 1, с. 101-106. — 10. Захарин А. А., Паничкин Л. А. Экспресс-тестирование устойчивости сортов огурца по электрофизиологическим параметрам семян — Докл. ТСХА, 2001, вып. 273, ч. 2, с. 258-266. — 11. Захарин А. А. О водно-солевом обмене растений и связанных с ним процессах — Изв. ТСХА, 2003, вып. 2, с. 91-104. — 12. Захарин А. А. Водно-солевой обмен растений как сумма тесно сопряженных процессов — Докл. ТСХА, 2003, вып. 275, с. 300-306. — 13. Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. — М.: Мир, 1978, с. 66-208. — 14. Котык А., Яначек К. Мембранный транспорт. — М.: Мир, 1980, с. 246-251. — 15. Люттге У., Хигинботам Н. Передвижение веществ в растениях. — М.: Колос, 1984, с. 123-164. — 16. Лялин О. О., Ктиторова И. Н.

Влияние pH питательного раствора на мембранный потенциал клетки корневого волоска — ДАН СССР, 1977, т. 198, № 4, с. 963-965. — 17. Маркин В. С., Чизмаджев Ю. А. Индуцированный ионный транспорт. М.: Наука, 1974, с. 27-31. — 18. Нефедьева Т. В., Саляев Р. К. Гомеостатическое регулирование pH жидкости апопласта хвои сосны и лиственницы в связи с воздействием кислых аэротехногенных выбросов — Сибирский экологический журнал, 1995, № 6, с. 495-498. — 19. Перышкина Н. Г., Хорошко Р. П., Лукашевич Л. И. и др. Ионнообменные субстраты для растений. Сообщение 6 — Агрехимия. 1977, № 11, с. 125-131. — 20. Полевой В. В., Штальберг Р. О связи ауксинзависимой электропозитивации тканей с протонной помпой — Физиология растений. 1980, т. 27, № 3, с. 579-584. — 21. Трофимова М. С., Жесткова И. М., Сорокин Е. М., Андреев И. М. Место и роль аквапоринов в транспорте воды в растениях — Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия Биология. Нижн. Новгород, 2001, с. 99-101. — 22. Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. М.: Мир, 1984. — 23. Greenway H. — J. Austr. Inst. Agr. Sci, 1973, № 2, p. 24-30. — 24. Murata K., Mitsuo-ka K., Hirai T. et al. — Nature, 2000, vol. 407, p. 599-605.

Статья поступила
14 июля 2004 г.

SUMMARY

Proton barrier as a phenomenon of plant salt aqueous sharing. Appearing proton barrier in root cells under stress is thought to be a concept of plant salt aqueous sharing. On experimenting on pea and corn under insufficient water-supply conditions considerable growth reduction was observed (up to 3-5 times). However this reduction fell down or disappeared completely if electro-influence on roots took place. Growth and its speed were used as indices of salt aqueous sharing intensity. Slow kinetics of aqueous sharing and expositions from 4 to 25 days have been investigated. Growth retardation and its disappearance under the electro-influence can be evidence of proton barrier formation and its elimination. The results of the experiments confirm negative impact of proton barrier upon a whole plant and root cells water-supply.