

ELECTRICITY IN THE LIFE OF ANIMALS AND PLANTS

V. A. OPRITOV

In this paper I would like to give some up-to-date insights into bioelectric potentials of living systems. I wish to familiarize the readers with the types of electric activity in biological objects, major mechanisms for the generation of bioelectric potentials, and their role in life processes.

В статье изложены современные представления о биоэлектрических потенциалах живых систем, типах электрической активности в биологических объектах, основных механизмах генерации биоэлектрических потенциалов и той роли, которую они могут играть в процессах жизнедеятельности.

© Опритов В.А., 1996

ЭЛЕКТРИЧЕСТВО В ЖИЗНИ ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ

В. А. ОПРИТОВ

Нижегородский государственный университет
им. Н.И. Лобачевского

“Как ни удивительны электрические явления, присущие неорганической материи, они не идут ни в какое сравнение с теми, которые связаны с деятельностью нервной системы и жизненными процессами.”

М. Фарадей

ВВЕДЕНИЕ

Способность животных и растений генерировать электрические потенциалы — одно из наиболее удивительных свойств биологических систем. Какую бы часть организма или клетки мы не взяли, она обязательно несет определенную электрическую полярность. Долгое время эту способность склонны были рассматривать как интересный биологический феномен, являющийся “побочным результатом” основных физиолого-биохимических и биофизических процессов. Однако в последние годы становится все более ясным, что электрическая активность биологических объектов — это очень важная функция, которая играет существенную и весьма универсальную роль в жизнедеятельности организмов. В задачу данной статьи входит познакомить читателей с рядом общих положений, касающихся учения о биоэлектрических потенциалах.

НЕМНОГО ИСТОРИИ

Хотя с электрическими свойствами живых объектов человечество познакомилось на примере разрядов электрических рыб еще в древнем Риме, начало их изучения обычно связывают с именем итальянского ученого Луиджи Гальвани. В 1791 году, проводя опыты с отпрепарированными задними лапками лягушки, он обнаружил, что, будучи подвешенными на медном крючке на балконе, они сокращались всякий раз, когда под влиянием ветра касались чугунной решетки. Этот опыт Гальвани истолковал как свидетельство существования в мышце “животного электричества”. При соединении мышцы с нервом с помощью металлического проводника это “животное электричество” действует на нерв, что приводит к сокращению лапки лягушки. Как известно, такая интерпретация вызвала возражение другого ученого — Вольта (1792), который считал, что сокращение лапки лягушки в опытах Гальвани является результатом ее раздражения электрическим током, возникающим при соединении двух разнородных металлов (медного крючка и чугунных перил балкона) с помощью биологической ткани.

Спор Гальвани и Вольта длился около 30 лет и оказался очень плодотворным, побуждая соперников ставить все новые и новые опыты. В результате Вольта удалось изобрести источник постоянного тока, а Гальвани — окончательно доказать существование биоэлектрических потенциалов (БЭП). По иронии судьбы элемент Вольта стал называться гальваническим, тогда как электрические потенциалы живых объектов, открытые Гальвани, принято измерять в вольтах.

Работы Гальвани стимулировали интерес к исследованию “животного электричества” [1]. Здесь нужно отметить работы Маттеучи (1838 — 1840) и Дюбуа-Реймона (1848) по изучению “тока покоя”, а также работы Германа (1870), исследовавшего изменения БЭП при возбуждении, которым он дал название “токи действия”. Эти работы побудили более подробно исследовать “токи действия” таких крупных ученых, как Бернштейн (1871) и Введенский (1883).

В конце XIX — начале XX веков появляются представления о природе БЭП. Первая достаточно строгая гипотеза была выдвинута Чаговцем (1896), который предложил рассматривать их как диффузионные потенциалы, связанные с неравномерным распределением ионов. Основы современных представлений о механизмах генерации БЭП были заложены Бернштейном (1902 — 1912), связавшим их возникновение со свойствами поверхностной мембраны клетки. Мембранная теория получила существенное развитие в работах Ходжкина и сотрудников (1952) и принимается в настоящее время почти всеми электрофизиологами.

Большой интерес к изучению БЭП побудил многих исследователей использовать в качестве биологических объектов не только животных, но и другие организмы: простейших, водоросли, высшие растения (работы Остерхаута, 1927; Боса, 1927; Камада, 1934; Лунда, 1947; Гунара, 1953; Киношита, 1954; Коштыянца, Кокиной, 1958 и др.). В итоге этих исследований было установлено два фундаментальных положения: 1) электрическая активность свойственна не только животным, но и всем другим биологическим объектам; 2) многие формы электрической активности, наблюдаемые у животных, имеют место и у других организмов.

В настоящее время изучение электрической активности биологических объектов составляет очень важный раздел физиологии и биофизики. В этой области работает большое число исследователей как в России, так и за ее пределами.

КАК ИЗМЕРИТЬ БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ПОТЕНЦИАЛЫ

Имеется значительное количество типов экспериментальных установок для регистрации БЭП. Однако все они включают три основные части — электроды, усилитель и регистрирующее устройст-

во. Электроды контактируют с объектом. Усилитель служит для усиления регистрируемого потенциала. Как правило, входное сопротивление усилителя бывает очень высоким (несколько мегаом), что позволяет в процессе измерения потреблять от объекта очень малый ток, и, таким образом, минимально нарушать существующую в ткани разность потенциалов. Регистрирующее устройство позволяет регистрировать биоэлектрическую активность и может быть разным в зависимости от ее типа — гальванометр, самописец, осциллограф.

Для изучения БЭП решающее значение имела разработка Ходжкиным и Хаксли (1939), а также Коллом и Кертисом (1939) микроэлектродной техники. Последняя отличается от обычной тем, что электроды имеют диаметр кончика, контактирующего с биологическим объектом, всего 0,5 — 1 мкм. Это позволяет с помощью особых микроманипуляторов вводить такие электроды внутрь клетки и изучать электрическую активность на клеточном уровне.

КЛАССИФИКАЦИЯ БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ПОТЕНЦИАЛОВ

Огромный фактический материал, накопленный к настоящему времени, позволяет говорить о большом разнообразии БЭП [2]. В основном они отличаются у разных объектов по двум параметрам: 1) амплитуде и 2) частотным характеристикам. Что касается амплитуды, то разброс величин очень высок. Если разряд электрических рыб (правда, создаваемый не одной клеткой) может достигать 800 вольт, и это достаточно для того, чтобы убить или, по крайней мере, отпугнуть мелкое животное, то, например, регистрируемые с поверхности головы человека биопотенциалы мозга (электроэнцефалограмма) имеют обычно величину порядка нескольких микровольт. Не менее вариабельны и частотные характеристики БЭП. Здесь мы встречаемся, с одной стороны, с практически постоянными во времени величинами. Таковы, например, потенциалы, отводимые от поверхности растений в покое, от поверхности кожи и др. С другой стороны, имеют место очень быстрые колебания БЭП. Так, в серии нервных импульсов позвоночных длительность каждого из них может составлять всего несколько миллисекунд.

Такое разнообразие проявлений биоэлектрической активности неоднократно побуждало создать классификацию БЭП. Однако все классификации основывались обычно на чисто внешних признаках, без достаточного учета природы наблюдаемых электрических явлений. Впервые возможность создания вполне строгой классификации БЭП появилась после внедрения в практику электрофизиологического эксперимента микроэлектродной техники. Стало ясным, что электрическая активность клетки определяется в основном ионными процессами, происходящими на поверхностной плазматической

мембране. В соответствии с этим можно различать два типа проявления электрической активности: 1) потенциалы покоя (ПП), то есть разности потенциалов между внутриклеточным содержимым и внешней средой (они регистрируются, когда один микроэлектрод вводится внутрь клетки, а другой находится снаружи поверхностной мембраны; их величина обычно составляет несколько десятков милливольт); 2) потенциалы действия (ПД), то есть изменения ПП при процессе возбуждения.

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЭЛЕКТРОГЕНЕЗ

Под биологическим электрогенезом, или биоэлектрогенезом, понимают комплекс механизмов, приводящих к генерации БЭП. Основы современной мембранной концепции биоэлектрогенеза были заложены, главным образом, Ходжкиным и сотрудниками [3]. В основе этой концепции лежат следующие главные положения. 1. Местом электрогенеза является поверхностная мембрана (на внутриклеточных мембранах тоже могут возникать разности электрических потенциалов, но электрические свойства клетки определяются преимущественно электрогенезом на поверхностной мембране). 2. Разность потенциалов на поверхностной мембране имеет ионную природу (а не электронную, как в металлах). 3. Генерация разностей потенциалов на поверхностной мембране обусловлена возникновением ионной асимметрии, то есть неодинаковым распределением по обе ее стороны катионов и анионов.

Основной вопрос в происхождении БЭП — это вопрос о том, как возникает ионная асимметрия на

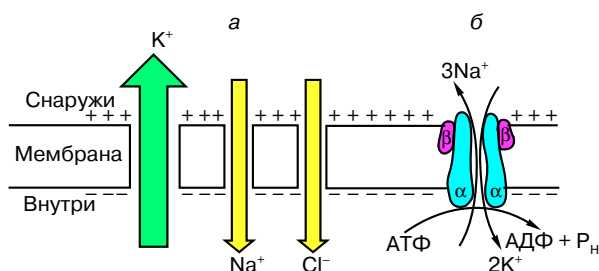


Рис. 1. Схема генерации мембранного потенциала животной клеткой. а – Пассивный механизм. В его основе лежит разница концентраций ионов по обе стороны мембраны и разная проницаемость мембраны для разных ионов. Мембрана наиболее проницаема для ионов К, который выходит из клетки (где его много) и заряжает наружную сторону мембраны положительно. Ионов Na и Cl больше в наружной среде, и они входят внутрь клетки. Однако их проницаемость через мембрану гораздо ниже, чем для ионов К, и они вносят значительно меньший вклад в генерацию мембранного потенциала. б – Активный механизм. Он связан с работой Na^+ , K^+ -АТФазы, которая за счет энергии АТФ переносит 3Na^+ наружу и 2K^+ внутрь, создавая на мембране разность потенциалов со знаком плюс снаружи. Na^+ , K^+ -АТФаза состоит из четырех субъединиц – двух больших (α) и двух малых (β).

поверхностной мембране. По современным представлениям, здесь действуют активный и пассивный механизмы [2, 4, 5]. Пассивный механизм (рис. 1а) работает без затрат энергии. В его основе лежат два фактора: 1) разница концентраций ионов по обе стороны мембраны; 2) разная проницаемость мембраны для разных ионов. Оба фактора приводят к тому, что некоторые ионы, двигаясь по градиенту концентрации наружу или внутрь клетки, лучше проникают через мембрану, а другие хуже. Наиболее легко проникает через мембрану в покое K^+ . Поскольку его концентрация обычно больше внутри клетки, чем снаружи, то он выходит по градиенту концентрации из клетки и заряжает наружную сторону мембраны положительно. Соответственно, внутренняя сторона мембраны оказывается заряженной отрицательно. Так как другие ионы, хотя и в меньшей степени, также могут проникать через мембрану, то возникающий мембранный потенциал будет по своей величине меньше того, который создавался бы только выходом K^+ , то есть равновесного калиевого потенциала. Например, в излюбленном объекте электрофизиологов – аксоне кальмара – мембранный потенциал, рассчитанный исходя из разности концентраций K^+ по обе стороны мембраны, составляет около -90 мВ (внутреннее содержимое заряжено отрицательно), а измеренный потенциал оказался близким к -60 мВ. Это связано с тем, что мембрана аксона проницаема не только для ионов К, но и в определенной степени для других катионов и анионов.

Кроме пассивного, генерация разности потенциалов на мембране связана также с активным механизмом (рис. 1б). Последний работает с потреблением энергии и связан с работой особых ферментов – транспортных аденозинтрифосфатаз. Они представляют своего рода молекулярные машины, обладающие удивительными свойствами. Гидролизую АТФ, эти ферменты одновременно используют освобождающуюся энергию для переноса ионов через мембрану. В результате такого транспорта и создается активная компонента мембранного потенциала.

Не менее интересен и тот факт, что, несмотря на огромное разнообразие живых объектов, они имеют, в основном, две электрогенные транспортные АТФазы – Na^+ , K^+ -АТФазу (преимущественно у животных) и H^+ -АТФазу (у грибов и растений). Первая выкачивает из клетки 3Na^+ и одновременно закачивает 2K^+ , вторая выкачивает из клетки H^+ . Нетрудно видеть, что работа этих ферментов приводит к зарядке мембраны, а именно созданию активной компоненты мембранного потенциала со знаком плюс снаружи и знаком минус внутри.

В настоящее время транспортные АТФазы хорошо изучены. Показано, что это интегральные белки, то есть белки, молекулы которых пронизывают мембрану. Полипептидная цепь АТФаз несколько

раз пересекает мембранный матрикс. АТФазы включают две части – каталитическую, взаимодействующую с АТФ и обращенную внутрь клетки, и канальную, направленную наружу.

Na^+ , K^+ -АТФаза состоит из четырех полипептидов, называемых ее субъединицами, – двух больших (α) и двух малых (β). Ее общая молекулярная масса около 280 кД. H^+ -АТФаза имеет молекулярную массу 104 кД. В процессе работы эти АТФазы ведут себя как настоящие молекулярные машины. Они совершают определенные конформационные движения (то есть изменения пространственной ориентации структуры молекул), переходя из состояния E_1 в состояние E_2 и обратно. В результате этого происходит трансмембранный перенос ионов и создание активной компоненты мембранного потенциала. Вклад пассивного и активного механизмов в генерацию БЭП у разных биологических объектов может быть различным. Так, в аксонах доля активного механизма относительно невелика, в то время как, по нашим данным, в клетках высших растений она может достигать 60 – 70% [5].

Рассмотрим теперь, как ведет себя мембранный потенциал во время возбуждения. Этот процесс происходит практически во всех животных и растительных клетках, но приобретает черты высокоспециализированной функции в нервных волокнах. Его природа была раскрыта благодаря исследованиям Ходжкина и сотрудников на гигантских аксонах головоногих моллюсков, в частности, на гигантском аксоне кальмара. Эти аксоны не покрыты миелиновой оболочкой (многослойным образованием, защищающим мембрану аксона от окружающей среды) и имеют очень большой диаметр (0,5 – 1 мм), что значительно облегчает проведение с ними микрорезекторных исследований.

При возбуждении нервного волокна увеличивается проницаемость его мембраны для ионов Na . Поскольку ионов Na всегда больше снаружи и меньше внутри волокна, то они устремляются внутрь и вызывают деполяризацию мембраны, то есть уменьшение ее мембранного потенциала (рис. 2). Возникает восходящая ветвь ПД. Процесс деполяризации мембраны ионами Na идет до установления некоторого равновесного состояния, после чего резко увеличивается проницаемость мембраны для K^+ . В отличие от Na^+ , ионов K больше внутри волокна, чем в окружающей среде, поэтому они начинают выходить наружу. Это приводит к реполяризации мембраны, то есть восстановлению ее исходного потенциала. Возникает нисходящая ветвь ПД. Таким образом, генерация ПД в нерве непосредственно не связана с затратами энергии и происходит за счет уже имеющихся на мембране ионных градиентов.

Почему же при возбуждении вначале увеличивается проницаемость мембраны для Na^+ , а лишь затем для K^+ ? Это связано с работой особых белковых образований в мембране – натриевых и калиевых ка-

налов (рис. 2). Каналы – это своеобразные отверстия в мембране. Они имеют диаметр около 0,7 – 0,8 нм и заполнены водой. Две особенности примечательны в их строении: наличие селективного фильтра и ворот. Селективный фильтр – это та часть канала, которая позволяет в силу своего строения и физико-химических свойств производить отбор ионов. Например, натриевый канал пропускает преимущественно ионы Na , в то время как калиевый канал проходим для ионов K . Однако наиболее важная часть рассматриваемых каналов – ворота, то есть конформирующий, меняющий свою пространственную ориентацию участок канала, способный закрывать или открывать канал. Состояние ворот зависит от потенциала в мембране. При одних его значениях они открываются, при других становятся закрытыми. Генерация ПД как раз и возможна потому, что ворота натриевых и калиевых каналов по-разному зависят от величины мембранного потенциала. В процессе генерации ПД при деполяризации мембраны под влиянием раздражителя вначале открываются натриевые каналы и возникает входящий внутрь волокна натриевый ток. И лишь позднее в условиях более глубокой деполяризации, вызванной входящим натрием, происходит закрытие (инактивация) натриевых каналов и открываются калиевые каналы, что приводит к возникновению выходящего потока ионов K и реполяризации мембраны.

Процесс возбуждения, связанный с генерацией ПД, наблюдается не только в нервных волокнах, но и во многих других образованиях, в том числе и в тканях растений. При этом механизм генерации ПД является по существу во всех случаях одинаковым.

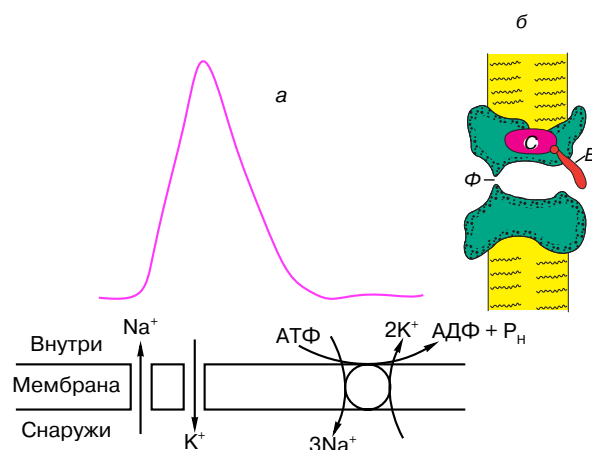


Рис. 2. Схема генерации ПД в нервном волокне: а – пассивные потоки ионов Na и K формируют пиковую часть ПД. Na^+ , K^+ -АТФаза восстанавливает нарушенное соотношение этих ионов; б – схема строения ионного канала, Φ – селективный фильтр, B – ворота, C – сенсор, то есть часть канала, чувствительная к напряжению на мембране и связанная с воротами.

Отличия наблюдаются лишь в некоторых особенностях. Так, если у всех возбудимых объектов роль реполяризирующего иона играет K^+ , то деполяризирующий ион может быть разным. В нервных волокнах это Na^+ , в некоторых гладких мышцах Ca^{2+} , а в клетках высших растений, как показали наши исследования, таким ионом является Cl^- [5].

В сильной степени может меняться сопряженность генерации ПД с метаболизмом. Их генерация в нервных волокнах, как мы видели, носит пассивный характер. Такой механизм вполне успешно функционирует, поскольку длительность одного импульса всего несколько миллисекунд, и за единственный импульс внутрь волокна входит Na^+ и, соответственно, из него выходит K^+ в количестве около $3 - 4 \cdot 10^{-12}$ моль на 1 см^2 поверхности мембраны. Следовательно, генерация одного импульса вызывает ничтожное нарушение имеющегося по обе стороны мембраны градиента концентраций ионов Na и K . Этого градиента хватает на генерацию очень многих импульсов. Не случайно в связи с этой особенностью выдающийся отечественный физиолог Н.Е. Введенский говорил, что нерв может работать в долг. Но, как принято говорить, долг платежом красен. И нарушенные градиенты ионов Na и K восстанавливаются в нерве путем работы ионного насоса — Na^+ , K^+ -АТФазы, работающей за счет энергии АТФ. Она выкачивает обратно из нерва Na^+ и закачивает в него K^+ (рис. 2).

Иная ситуация в клетках растений. Длительность ПД здесь достигает нескольких секунд (или даже нескольких десятков секунд), и за это время происходит значительное нарушение существующих ионных градиентов. Поэтому ионному насосу, роль которого играет H^+ -АТФаза, приходится здесь восстанавливать ионный гомеостаз в большинстве случаев после каждого импульса. Более того, как оказалось, фаза реполяризации, то есть восстановления исходного потенциала, у высших растений также частично связана с работой H^+ -АТФазы. Наконец, есть организмы (например, водоросль ацетабулярия), у которых генерация ПД обусловлена преимущественно временным уменьшением активности метаболического ионного насоса. Таковы в общих чертах механизмы клеточного электрогенеза. Рассмотрим теперь, какую роль играют БЭП в процессах жизнедеятельности.

О РОЛИ БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ПОТЕНЦИАЛОВ

За то время, в течение которого наука занимается изучением БЭП, накоплен огромный материал, показывающий их тесную связь почти со всеми жизненными функциями. Это легло в основу широкого применения регистрации БЭП для диагностики физиологического состояния объекта. Особенно успешно это направление развивается в медицине (электроэнцефалография, электрокардиография, электроретинография и др.). Используется регистра-

ция БЭП и в сельском хозяйстве для прогноза практически значимых качеств животных и растений.

Взгляд на БЭП как на неизбежный “продукт” физиолого-биохимических и биофизических процессов настолько укрепился в науке, что долгое время почти не рассматривался вопрос о том, какую самостоятельную роль они играют в организме. Исключением, пожалуй, является установление роли БЭП в генерации и распространении возбуждения в нерве. Вместе с тем анализ показывает, что участие БЭП в протекании жизненных процессов весьма универсально и разнообразно. Можно наметить следующие пути такого участия.

Энергетическая роль биоэлектрических потенциалов

Как мы уже отмечали, поверхностная плазматическая мембрана клетки всегда поляризована — ее наружная сторона заряжена положительно, а внутренняя — отрицательно. Эта разность потенциалов на мембране может составлять у клеток разных объектов -100 милливольт и более (до -300 мВ). Создаваемые за счет работы пассивных и активных механизмов, такие потенциалы покоя наряду с АТФ могут рассматриваться как своеобразная форма запаса энергии в клетке. Сейчас все более укрепляется мнение о том, что критерием энергизованности клетки является не только количество в ней макроэргов (веществ с богатыми энергией химическими связями), но и величина ее мембранного потенциала. Особенно существенно, что электрическая энергия, запасенная на мембране, вполне конвертируема, то есть легко может переходить в другие формы энергии в ходе протекания ряда процессов. В особенности это касается мембранного транспорта, который обеспечивает обмен веществами между клеткой и средой. Под влиянием электрического поля на мембране может ускоряться или замедляться (в зависимости от знака заряда) движение ионов через каналы. Существенное значение имеет электрическая поляризация на мембране и для осуществления активного транспорта веществ через мембрану с помощью особых веществ-переносчиков. Высказываются соображения о роли БЭП в протекании электроосмотических явлений в мембране, то есть передвижения воды под влиянием электрического поля.

Итак, использование энергии БЭП для осуществления различных типов транспорта через мембрану веществ в заряженной форме — это феномен, который широко представлен в клетках животных и растений. Исследуются и некоторые другие пути участия БЭП в энергизации клеточных процессов.

Регуляторная роль биоэлектрических потенциалов

Наряду с энергетической, БЭП выполняют важную регуляторную роль. Это становится особенно

очевидным, если принять во внимание значения напряженностей электрического поля на мембранах. При трансмембранной разности потенциалов, равной 0,1 В (хотя, как отмечалось выше, она может быть в 2 – 3 раза больше), и средней толщине мембраны 10 нм, напряженность электрического поля через мембрану составит не менее 10^5 В/см. Такие огромные напряженности оказывают сильное влияние на структурную организацию мембраны. Это влияние происходит в первую очередь благодаря тому, что молекулы или отдельные части молекул белков и липидов могут иметь дипольный момент. Под действием изменений электрического поля на мембране молекулы мембранных белков могут менять свою ориентацию или конформационное состояние функционально значимых центров. В липидном матрице происходит изменение микровязкости, а также явление, получившее название электрострикции (электромеханического сжатия). Структурные изменения в липидах, в свою очередь, способны повлиять на состояние белков.

Все это приводит к тому, что изменения разности потенциалов на мембране под действием тех или иных факторов оказывают влияние на работу таких мембранных белков, как ферменты, рецепторы, каналы, переносчики веществ и т.д. Благодаря этому может осуществляться регуляторная роль БЭП в функциональной активности клетки.

Информационная роль биоэлектрических потенциалов

Это очень существенный и, пожалуй, весьма широко известный аспект проблемы о функциональной значимости БЭП. Наибольшего совершенства их информационная роль достигла в нервных волокнах высших животных. Возникающие в них под влиянием различных внешних стимулов ПД распространяются с высокой скоростью (до 100 м/сек) и обеспечивают передачу информации от одной части организма к другой. Сам процесс распространения ПД, представляющего собой, как мы видели, временную деполяризацию мембраны, происходит с помощью чисто электрического механизма. От невозбужденного участка нерва к возбужденному протекают так называемые местные токи, которые вызывают деполяризацию невозбужденного участка и, таким образом, перемещение ПД. Описанный способ может обеспечивать распространение ПД без затухания (декремента). С определенными особенностями он наблюдается у большинства животных (рис. 3а).

Однако было бы неправильно считать, что генерация и распространение ПД в ответ на внешнее раздражение свойственны только животным. Еще в начале века индийский ученый Джагдиш Чандра Бос показал, что при движении листа мимозы возникают колебания БЭП, которые сходны с таковыми в нервах. Позднее работами отечественного уче-

ного И.И. Гунара было установлено, что не только растения с быстрыми двигательными реакциями (мимоза, росянка, венерина мухоловка и др.), но и другие растения, которым не свойственны быстрые движения (тыква, фасоль, подсолнечник и др.), могут в ответ на внешнее раздражение (ожог, механический стимул и др.) генерировать распространяющийся по проводящим пучкам ПД. Механизм распространения ПД у высших растений изучен, и он аналогичен тому, который имеет место в нервах животных [5].

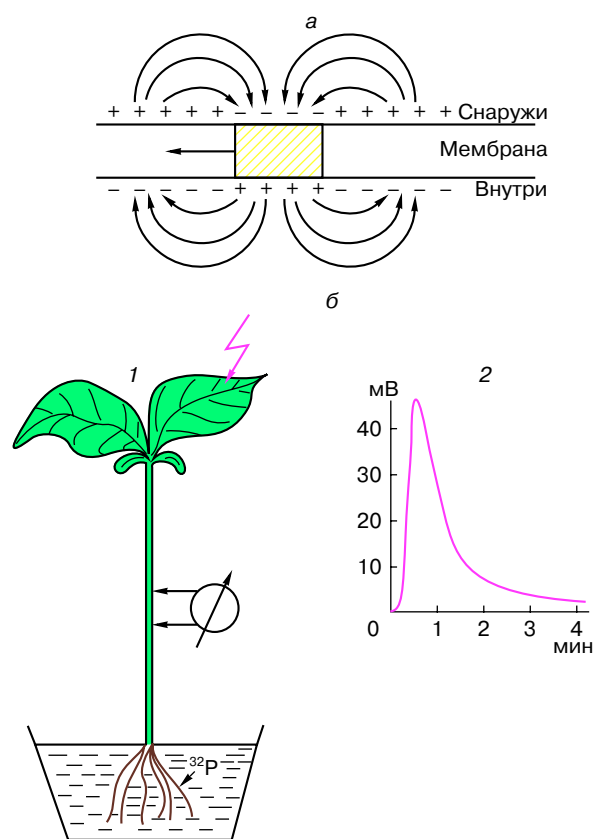


Рис. 3. Распространение ПД: а – схема распространения ПД в возбудимой мембране. При возбуждении между невозбужденными участками мембраны и возбужденным участком протекают местные токи, которые вызывают реполяризацию возбужденного участка. В то же время соседние с возбужденным участком деполяризуются. Когда величина деполяризации впереди фронта возбуждения достигает порогового уровня, здесь возникает ПД. Этот механизм обеспечивает его распространение. Сзади фронта возбуждения ПД не возникает, так как там имеется состояние невозбудимости (рефрактерности); б: 1 – при раздражении листа растения возникает ПД, который распространяется по проводящим пучкам, достигает корней и вызывает временное изменение поглощения веществ (например, меченого фосфата в форме $\text{KН}_2^{32}\text{PO}_4$); 2 – запись ПД, распространяющегося от места раздражения на листе к корням.

Нами было показано, что ПД у растений возникают иногда и при очень слабых воздействиях, например при снижении температуры от 20°C до 17 – 16°C, то есть всего на 3 – 4°C. Интересно, что, распространяясь по растению и достигая определенных органов (листья, корни, завязи и т.д.), ПД могут вызывать в них функциональный ответ (изменение фотосинтеза, дыхания, поглощения веществ и др.) (рис. 3б). Этот ответ направлен на адаптацию растения к меняющимся внешним условиям. Следовательно, можно говорить о быстрых сигнальных связях между органами растений, осуществляемых с помощью генерации и распространения ПД. Все сказанное позволяет заключить, что информационная функция БЭП весьма широко представлена в животном и растительном мире.

Роль биоэлектрических потенциалов в самоорганизации живых систем

Поскольку клетки или ткани организма имеют электрические полярности, они создают вокруг себя электрические поля (рис. 4). Эти поля очень слабые, но их вполне можно измерить с помощью особых приемов. В настоящее время все более укрепляется представление о том, что эти биополя представляют собой своеобразную силовую матрицу, в соответствии с которой может осуществляться рост и развитие отдельных органов и тканей животных и растений. Любопытно, что электрическое поле одного объекта, например семени, может влиять на электрическое поле другого (если они находятся рядом) и таким образом обеспечивать определенное взаимодействие их физиологических процессов. К сожалению, вопрос о роли БЭП в самоорганизации живых систем разработан в науке пока крайне слабо.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной статье сделана попытка дать общую картину современного состояния вопроса о БЭП животных и растений. Основной итог, который вытекает из представленного материала, заключается в том, что учение об электрической активности жи-

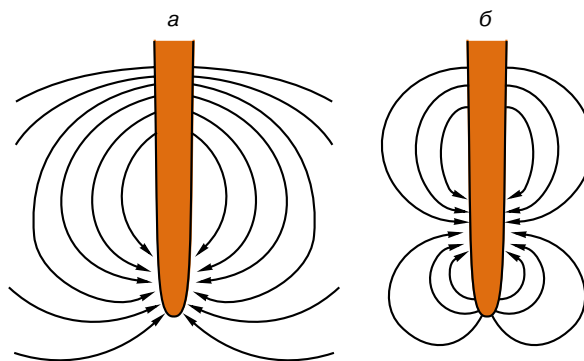


Рис. 4. Электрическое поле вокруг корня боба в растворе KCl (а) и NaCl (б).

вотных и растительных клеток представляет собой самостоятельный и весьма важный раздел наших знаний о жизнедеятельности биологических объектов, и он должен найти соответствующее отражение в учебных программах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беркинблит М.Б., Глаголева Е.Г. Электричество в живых организмах. М.: Наука, 1988. 98 с.
2. Коган А.Б. Электрофизиология. М.: Высш. школа, 1969. 368 с.
3. Катц Б. Нерв, мышца, синапс. М.: Мир, 1968. 220 с.
4. Костюк П.Г., Гродзинский Д.М., Зима В.Л., Магура Б.С., Сидорик Е.П., Шуба М.Ф. Биофизика. Киев: Выща школа, 1988. 504 с.
5. Опритов В.А., Пятыгин С.С., Ретивин В.Г. Биоэлектрогенез у высших растений. М.: Наука, 1991. 214 с.

* * *

Владимир Александрович Опритов, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. Автор более 200 научных работ и одной монографии в области биоэлектрогенеза и мембранного транспорта.