

EDWARD ŚLESAK

NIEKTÓRE ZAGADNIENIA FUNKCJI POTENCJAŁÓW CZYNNOŚCIOWYCH U WYŻSZYCH ROŚLIN

W badaniach nad regulacją procesów fizjologicznych rośliny zasadniczy wydaje się problem przekazywania informacji, którą otrzymuje ona ze środowiska oraz od czynników endogennych. Ogólnie można przyjąć że regulacja ta realizowana jest dwiema drogami: chemiczną i elektryczną. Regulacja typu chemicznego wiąże się z przemieszczaniem i działaniem związków chemicznych, a w szczególności substancji wzrostowych. Aspekt takiej regulacji jest dziś dość szeroko rozpracowany.

Natomiast elektryczny charakter regulacji pozostaje kwestią otwartą. Wiąże się ona z zagadnieniem całej gamy bioelektrycznych potencjałów. Zagadnieniu temu poświęcono wiele prac. Badano w nich zależność biopotencjału od wartości temperatury otoczenia (Siniuchin i Gorczakow 1966b, Gunther i Scott 1966), zranienia rośliny (Pfirsich 1966), czynników chemicznych (Bose 1907, Klaczko-Gurwicz 1958, Siniuchin i Stolarek 1961a, Siniuchin i Gorczakow 1966b, Brauner i Diemer 1967), siły grawitacyjnej (Bose 1907, Brauner 1933, Grahm i Hertz 1964, Grahm 1964), jednostronnego oświetlenia (Backus i Schrank 1952, Johnsson 1965), ruchów roślin (Burdon-Sanderson 1873, Bose 1907, 1913, Di Palma, Mohl i Best 1961, Paszewski i Królikowska 1961), czy suszy fizjologicznej (Paszewski i Zawadzki 1967). Badano również autonomiczną rytmikę zmian aktywności elektrycznej roślinnego organizmu (Chwiedielidze 1959, Siniuchin i Stolarek 1961b, Paszewski i Królikowska 1961, Fensom 1963, Gunther i Scott 1966).

Według klasyfikacji Rubinsztejna (1947) wyróżnia się trzy rodzaje biopotencjałów, spoczynkowy, metaboliczny i czynnościowy.

Biopotencjał spoczynkowy to różnica potencjałów między wnętrzem niepobudzonej komórki a jej zewnętrzną powierzchnią, istniejącą dzięki nierównomiernym stężeniom poszczególnych jonów po obu stronach błony.

Biopotencjał metaboliczny to różnica potencjałów pomiędzy tkankami o różnej intensywności przemiany materii. Różnice potencjałów między pobudzoną a nie pobudzoną częścią tkanki, względnie organu określa się jako potencjał czynnościowy. Potencjał czynnościowy (PCz) jest więc elektrycznym wyrazem stanu pobudzenia rośliny.

Powstanie potencjału czynnościowego (PCz) i jego rozprzestrzenianie będące w ścisłym związku z działaniem bodźca otwiera szerszą dyskusję nad przewodzeniem pobudzania w ogóle.

Istnieją trzy grupy hipotez wyjaśniających ów problem: (Siniuchin i Gorczakow 1968); 1) hipoteza wiążąca przemieszczanie pobudzenia z hydromechanicznymi zmianami w systemie przewodzącym, 2) wyjaśniająca przewodzenie pobudzenia wraz z przemieszczaniem związków chemicznych z prądem transpiracyjnym, 3) zakładająca przechodzenie elektrycznych impulsów z komórki do komórki.

Dyskusji nad przewodzeniem pobudzenia poświęcają swoje prace Lou-Tchencho (1958), Chwiedielidze (1959), Umrath (1959), Siniuchin i Gorczakow (1968), preferując PCz. w przewodzeniu pobudzenia. Jednakże jak stwierdza Lou Tchen-cho (1958) opierając się na pracach Howink (1935) i własnych, niewykluczone jest, że działający na tkankę bodziec, powoduje powstanie określonej substancji chemicznej, która z kolei wytwarza PCz. Doświadczenia Siniuchina i Gorczakowa (1968) z blokiem fizjologicznym (nałożona na pęd opaska z waty nasyciona 2,4 DNP) i anodowym (zniesienie przewodnictwa PCz w okolicy anody, w czasie przepływu prądu stałego na drodze przemieszczania się PCz), dowodzą jego związku z metabolizmem i potwierdzają elektryczny charakter.

Powstawanie PCz następuje pod działaniem różnych czynników, chemicznych: KCl, NaCl, KIO, 2,4D, antrazyny itp., jak również temperatury, zranienia czy zmian turgoru wywołanego działaniem plazmolityków (Siniuchin i Stołarek 1961a, Pfirsch 1966, Siniuchin i Gorczakow 1966b). Analiza charakterystyki PCz (amplitudy biopotencjału, szybkości przewodzenia, ilości impulsów) wskazuje na istnienie różnic w zakresie tych wartości dla poszczególnych bodźców (tab. 1). Różnice pomiędzy PCz powstałym pod działaniem różnych bodźców zaznaczają się też w charakterystyce pojedynczego impulsu (szybkość narastania i opadania impulsu, czasie jego trwania).

Analizując serie impulsów powstałych podczas działania KCl na roślinę, Siniuchin i Stołarek (1961a) wyróżnili grupę impulsów o charakterystycznej zmianie amplitudy którą nazwali „pakunkiem“. Skład tego „pakunku“ jest stały i wchodzi w trzy określone impulsy. Autorzy ci przypuszczają, iż „pakunek“ serii stanowi tę grupę impulsów, którą charakteryzuje działanie tej substancji i możliwe, że roślina w ten sposób „poznaje“ charakter danego bodźca“.

Charakterystyka PCz, zależy też od stanu fizjologicznego rośliny, gdyż sadzonki lipy, pobudzane prądem wysokiej częstotliwości, wytwarzały PCz, którego wartość amplitudy była zależna od tego stanu. W okresie rozwoju pąków amplituda PCz wynosiła około 20 mV, w czasie kwitnienia wartość jej obniżała się do 11 mV,

a w okresie opadania liści, reakcja tkanek była trudno uchwytna (Siniuchin i Rutkowski 1966a). Badania Chwiedielidze (1959) i Fensoma (1963) wskazują, że różne okresy rozwoju cechuje też określona rytmika potencjałów. Ścisła zależność pomiędzy amplitudą PCz powstałego przy pobudzeniu sadzonek a ich przeżywalnością, otwiera perspektywy szybkiej diagnozy w fitopatologii i szkółkarstwie (Siniuchin i Rutkowski 1966a).

Analizując jonowy skład roztworu, w którym był zanurzony korzeń dyni stwierdzono, że w czasie przechodzenia impulsu następuje krótkotrwałe zwiększenie wchodzenia wapnia i sodu do komórki oraz krótkotrwałe wychodzenie potasu z komórek (Wyskrebiencowa i Siniuchin 1967). Krótkotrwałe zmiany prądów jonowych podczas pobudzenia nasuwają możliwość analogicznego mechanizmu powstawania PCz jak w nerwach zwierząt. Brak jednak bezpośrednich danych potwierdzających to przypuszczenie. Również jonowy mechanizm powstawania PCz w komórkach glonów (*Chara*, *Nitella*), jest dyskutowany w przeglądowej pracy Scott'a (1967).

Tabela 1

Charakterystyka PCz rozchodzącego się wiązkami przewodzącymi dyni przy pobudzeniu systemu korzeniowego

Bodziec	Czas latencyjny sek.	Ilość impulsów	Średnia amplituda mV	Szybkość rozprzestrzeniania PCz cm/sek
KCl 1,0M	23,0±4,2	8,4±0,4	11,4±1,3	26,4±1,3
2,4D 0,1M	117,0±40,0	9,5±1,7	10,0±3,3	29,4±3,3
antrazyna 0,01M	49±16	1,4±0,2	5,9±1,1	45,6±9,0
denaturacja cieplna	—	4,1±1,0	8,5±1,3	45,4±8,7
nacięcie tkanki	—	1,6±0,2	11,5±6,0	11,6±2,4

Wg. Siniuchin A. M., Gorczakow W. W., 1966b.

PCz rozprzestrzenia się po wiązkach przewodzących (Bose 1926, Sibaoka 1962, Siniuchin i Gorczakow 1968), gdyż operacyjne usunięcie tkanek, prócz wiązek przewodzących nie wywiera żadnego wpływu na przewodzenie PCz, natomiast usunięcie wiązek przewodzących, zmniejsza zdolność przewodzenia 7-krotnie,

ale jej nie wyklucza (Siniuchin i Gorczakow 1968). Potwierdzają to również prace Lou Tchen-cho (1958), który stwierdził, że szybkość przewodzenia PCz u liści nasturcji, w wyniku zranienia miększu była 3—4 razy mniejsza aniżeli w wyniku zranienia nerwu liściowego.

Badania Sibaoka (1962) nad biopotencjałem komórek ogonka liściowego mimozy, przeprowadzone metodą mikroelektrod wykazały, że do wytwarzania PCz zdolne są tylko komórki, których potencjał spoczynkowy wynosi od 150—160 mV. Pod względem anatomicznym były to komórki floemu i protoksylenu.

PCz może przemieszczać się w roślinie akropetalnie lub bazopetalnie przy czym w pierwszym wypadku szybkość przewodzenia przewyższa przewodzenie bazopetalne 2—3 krotnie (Siniuchin i Stolarek 1961, Siniuchin i Gorczakow 1966c). PCz przemieszcza się z szybkością 12—300 m/godz. (szybkość przemieszczania asymilatów 0,04—3,6 m/godz.). Z doświadczeń Berrajjarsa i Siniuchina (1966) wynika, że PCz powstały podczas działania na liść temperatury (45°C) przemieszcza się jednokierunkowo, a mianowicie bazalnie. W przypadku potraktowania liścia 1% kwasem indoliloctowym (KIO) przemieszczenie impulsu następowało początkowo w kierunku bazalnym, a następnie w akropetalnym do innych odgałęzień rośliny. Wskazuje to, jak konkludują wyżej cytowani autorzy, na szczególnie wysoką aktywność wiązek przewodzących w regulacyjnym systemie roślin.

Wracając do problemu regulacji, nasuwa się pytanie, czy na informację przenoszoną przez PCz roślina reaguje zmianami procesów fizjologicznych. Badając omówione zjawiska u tzw. czułych roślin, typu mimozy już Bose (1926) stwierdził, że przenoszenie podniety od sensorycznej części organu do motorycznej jest realizowane przez PCz. O ile więc znaczenie PCz u roślin posiadających motoryczną aktywność jest bezsporne, to dla większości roślin nie posiadających tych właściwości, pozostaje problemem nadal otwartym. Siniuchin i Britikow (1967a) badali PCz powstały przy pobudzaniu mechanicznym łatkowatych znamion słupków *Incarvillea grandiflora* i *Lilium martagon*. Po mechanicznym pobudzaniu znamion *Incarvillea grandiflora* powstaje PCz o amplitudzie do 78 mV, rozprzestrzeniający się z szybkością 1,8 cm/sek i dochodzący tylko do komórek „motorycznych“ łątek znamiona, w rezultacie czego łątki składają się. Natomiast z chwilą nałożenia pyłku na znamiona po 3—17 minut następuje wzrost potencjału spoczynkowego i powstaje PCz o amplitudzie 69—100 mV o szybkości rozchodzenia się 2,9 cm/sek (czyli po upływie 1 sekundy osiąga on załąźnię). Po 57—100 sek od dojścia PCz do załąźni obserwuje się krótkotrwały (11 min.) wzrost intensywności pobierania tlenu, a następnie spadek i ponowny wzrost. Zastosowanie bloku fizjologicznego lub anodowego na drodze rozprzestrzeniania się PCz, powoduje jego zanik poniżej bloku i nie obserwuje się wzrostu pobierania tlenu przez załąźnię. Związek PCz z pobieraniem tlenu przez załąźnię wskazuje tu na funkcjonalne znaczenie tego potencjału w stadium „przygotowania“ do zapłodnienia. Badania Gunara i Siniuchina (1963) oraz Siniuchina i Gorczakowa (1968) nad wpływem PCz powstałego

podczas pobudzania systemu korzeniowego na przemianę gazową (CO_2) liścia, są dalszym dowodem funkcjonalnej roli PCz. Bodziec działający na system korzeniowy (KCl, KIO, 2.4D, denaturacja cieplna) powoduje powstanie PCz, który przemieszcza się wiązkami przewodzącymi korzenia i pędu do liści, w których następuje wzrost potencjału metabolicznego, i następnie zmiana w przemianie gazowej. Pod działaniem takich bodźców jak KCl, KIO, kwas giberelinowy jest CO_2 na światło absorbowany, natomiast takich jak 2.4D i denaturacja cieplna wydzielany. Charakter zmian intensywności pobierania lub wydzielania CO_2 w określonym czasie jest zależny od rodzaju działającego bodźca, co znajduje swój wyraz w charakterystyce PCz i potencjału metabolicznego. Zaznacza się to szczególnie podczas działania antrazy, która jest inhibitorem fotosyntezy. Antrazyna dodana do pożywki, w której znajduje się system korzeniowy powoduje powstanie PCz, który dochodzi do liści wywołując wzrost intensywności pobierania CO_2 . Gdy antrazyna dosięgnie liścia następuje obniżenie intensywności pobierania CO_2 . W wypadku zastosowania na drodze przemieszczania się PCz bloku fizjologicznego lub anodowego, a więc gdy impuls nie dochodzi do liścia nie obserwuje się również zmian w przemianie gazowej (Siniuchin i Gorczakow 1968).

Gunar i Siniuchin (1963) wyróżniają trzy następujące fazy reakcji liścia podczas pobudzania systemu korzeniowego, czyli fazy liścia na powstały podczas pobudzania PCz: fazę latencyjną, w której zachodzą zmiany fizykochemiczne w tkance liścia, fazę zmiany potencjału metabolicznego oraz fazę zmiany w przemianie gazowej.

Wyniki omówionych wyżej badań wskazują na możliwość istnienia w roślinie systemu przekazu informacji (płynącej ze środowiska) kodem impulsów elektrycznych, oraz na funkcjonalny ich charakter.

Katedra Fizjologii Roślin Uniwersytetu Wrocławskiego

LITERATURA

- Backus G. E., Schrank A. R., 1952. *Electrical and curvature responses of the Avena coleoptile to unilateral illumination*. Plant Physiol, 26, 251—262.
- Berrajarsa R., Siniuchin A. M., 1966. *O pieriedacze u batatu bioelektrycznych impulsów ot lista k kornewoj sistemie*. Dokl. AN SSSR 168, 1, 219—222.
- Bose J. Ch., 1907. *Comparative elektro-physiology*. London 1913. *Researches on Plant Irritability*. London 1926. *The nervous mechanism of plants*. London (wg. Bose J. Ch., 1964. *Izbrannyje proizwiedienija po razdrażimosti rastienij*. Moskwa — Nauka).
- Brauner L., 1927. *Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen*. Jb. wiss. Bot. 66, 381—428.
- Brauner L., Diemer R., 1967. *Über den einfluss von Wuchsstoff auf die Entwicklung bioelektrischer Potentiale in Pflanzengewebe*. Planta 77, 1—31.
- Burdon-Sanderson J., 1873. *Über elektrische Vorgänge im Blätter der Dionea muscipula*. Zbl. med. Wiss. 35., (cyt. wg. Umrath 1959 Handb. Pflanzenphysiolog. XVII/1 24—109).
- Chwiedielidze M. A., 1958. *K woprosu o bioelektrycznych potencjalach rastienij*. Usp. Sowr. Biol., 46, 1.

- Chwiedielidze M. A., 1959. *Periodiczeskije izmienenija bioelektriczeskich potencjalow rastienij. fiziol. rastienij* 6, 4, 415—420.
- Fensom D. S., 1963. *The bioelectric potentials of plants and their functional significance V. Some daily and seasonal changes in the electrical potential and resistance of living trees.* *Canad. J. Bot.* 41, 6, 831—851.
- Graham L., Hertz, 1964. *Measurements of the geoelectric effect in coleoptiles.* *Physiol. Plantarum* 17, 186—201.
- Graham L., 1964 *Measurements of geoelectric and auxin-induced potentials in coleoptiles with a refined vibrating electrode technique.* *Physiol. Plantarum* 17, 231—261.
- Gunther R. L., Scott B., 1966. *Effect of temperature an bioelectric oscillations of bean roots.* *Nature* 211, 967—968.
- Gunar I. I., Siniuchin A. M., 1963. *Funkcjonalnoje znaczenie tokow diejstwija w izmienenii gazoobmienna wysszych rastienij.* *Fiziol. rastienij* nr. 3, 265—274.
- Howink A. L., 1935. *The conduction of excitacion in Mimosa pudica.* *Rec. Trav. Bot. Neerl.* 32, 51—91.
- Johnsson A., 1965. *Photoinduced lateral potentials in Zea mays.* *Physiol. Plantarum* 18, 574—576.
- Klaczko-Gurwicz G. L., 1958 *Wlijanije geteroauksina, gidrochinona i pierekisi wodoroda na bioelektriczeskij potencjal tkaniej lista.* *Biofizika* 3, 3.
- Lou Tchen-cho, 1958. *O pieriedacze dżiwienija elektryczeskim tokom u rastienij.* *Żur. Obszcz. Biol.* 19, 5.
- Di Palma J. R., Mohl R., Best W., Jr., 1961. *Action potentials and contraction of Dionaea muscipula (Venus Flytrap).* *Science* 133, 878—879.
- Paszewski A., Królikowska A., 1961. *Investigation of electric potentials in plants.* *Ann. Univ. M. Curie Skłodowska Sec. C* 16, 9, 141—154.
- Paszewski A., Zawadzki T., 1966. *The effect of physiological drought on bioelectrical potentials in Avena sativa L. coleoptiles.* *Studia Biophysica, Berlin* 1, 2, 103—105.
- Pfirsich R., 1966. *Variations du potentiel bioelectrique provoquées par blessures, chez Tradescantia albiflora Kunth.* *C. R. Acad. Sci. D* 262 Nr. 25, 2598—2592.
- Rubinsztejn P. L., 1947. *Obszczaja fiziologja.* Moskwa Medgiz.
- Scott B. I. H., 1967. *Electric field in plants.* *Ann. Rev. Plant Physiol.* 18, 409—419.
- Sibaoka W., 1962. *Excitable cells in Mimosa.* *Science* 137, 226.
- Siniuchin A. M., Stolarek J., 1961a. *O przewodzeniu prądów czynnościowych przez wiązki przewodzące dyni zwyczajnej (Cucurbita pepo).* *Ann. Univ. M. Curie Skłodowska Sec. C,* 16, 215—228.
- Siniuchin A. M., Stolarek J., 1961b. *Izmienienie ritmiczeskich kolebanij biopotencjalow w ontogenezie koleoptilia kukuruzy.* *Dokł. A. N. SSSR* 137, 2.
- Siniuchin A. M., Rutkowski J. W., 1966a. *Registracja żiznicsposobnosti dżiwiesnych rastienij elektrofizjologiczeskim metodom.* *Fiziol. rastienij* 13, 2.
- Siniuchin A. M., Gorczakow W. W., 1966b. *Charakteristika potencjalow diejstwija prowadzasczej systemu stieblja tykwy pri wozdiejswii razlicznych razdrażitielej.* *Fiziol. rastienij* 13, 3, 824—846.
- Siniuchin A. M., Gorczakow W. W., 1966c. *Potencjaly diejstwija wysszych rastienij nie obladajusczych motornoj aktiwnostiu.* *Biofizika* 11, 5. 840—845.
- Siniuchin A. M., Britikow E. A., 1967. *Gienieracja potencjalow w pestikach inkarwilei i liliu w swajsi a dżiwieniem rylec i opyleniem.* *Fiziol. rastienij* 14, 3, 462—475.
- Siniuchin A. M., Gorczakow W. W., 1968. *Rol prowadzasczych puczkow stieblja w pieriedacze razdrażenija na nastojanije z pomoszczju bioelektriczeskich impulsow.* *Fiziol. trasienij* 15, 3.
- Umrath K., 1959. *Der Erregungsvorgang. Handbuch der Pflanzenphysiologie* v. W. Ruhland, Springer Verlag, Berlin 1959, XVII/1 24.
- Wyskrebiencowa, Siniuchin A. M., 1967. *Wlijanije jonow kalja na gienieracju i prowadzenie potencjalow diejstwija w prowadzasczych puczkach stieblja tykwy (Cucurbita pepo).* *Fiziol. rastienij* 14, 5.