

УДК 577.37

МОДЕЛИРОВАНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПОТЕНЦИАЛА ДЕЙСТВИЯ У РАСТЕНИЙ ПРИ ВЫСОКОЙ МЕЖКЛЕТОЧНОЙ ПРОВОДИМОСТИ

© 2013 г. В.С. Сухов¹, Я.С. Середнева¹, Ю.Ю. Фирстова², С.А. Мысягин¹, В.Н. Неруш¹

¹Нижегородский госуниверситет им. Н.И. Лобачевского

²НИИ фармакологии им. В.В. Закусова РАМН, Москва

vssuh@mail.ru

Поступила в редакцию 23.01.2013

На основании ранее разработанной математической модели потенциала действия у высших растений теоретически описан процесс распространения электрических сигналов в условиях высокой межклеточной проводимости. Показано, что модель хорошо имитирует значительное возрастание кабельной постоянной и скорости распространения потенциалов действия (до 1.1 см и 2.8 см с⁻¹ соответственно) по мере увеличения межклеточной проводимости. Полученные результаты доказывают применимость ранее разработанной модели в широком диапазоне значений межклеточной проводимости.

Ключевые слова: высшие растения, потенциал действия, распространение, математическое моделирование.

Введение

Потенциал действия (ПД) представляет собой распространяющуюся импульсную электрическую реакцию, играющую важную роль в функционировании не только животных, но и растительных организмов [1]. Генерация ПД у растений имеет более сложный ионный механизм, нежели у животных, и связана со входом ионов кальция, который активирует анионные каналы и снижает активность Н⁺-АТФазы, что приводит к формированию фазы деполяризации [2, 3]. Последующая фаза реполяризации связана как с открытием калиевых каналов, так и со снижением концентрации ионов кальция в цитоплазме и возвращением активности анионных каналов и Н⁺-АТФазы к исходному уровню. Распространение ПД у растений происходит по проводящим пучкам, в соответствии с одной из гипотез – по ситовидным элементам флоэмы [4], в соответствии с другой – по симпласту клеток пучковой паренхимы [1].

Сложный характер генерации и распространения ПД у растений делает актуальной разработку математических моделей данного типа электрического сигнала, которые позволят теоретически исследовать его свойства. В литературе представлено достаточно ограниченное число моделей генерации [5, 6] и распространения [7] ПД, которые не лишены ряда ограничений. Так, ни в одной из них не учитывается роль ионов кальция в генерации электрической реакции и не рассматривается возможность индукции ПД физиологическими раздражителями (например постепенным охлаждением). Кроме

того, представленные в литературе модели распространения ПД [7] не опираются на подробное описание процесса его генерации, что снижает их значимость.

Отмеченные ограничения отчасти преодолены в наших предыдущих работах [8, 9], однако предложенная ранее модель распространения ПД может быть использована для описания этого процесса лишь в относительно ограниченных диапазонах проводимостей (до 0.1 См см⁻²) и скоростей (до 0.8 см с⁻¹). Учитывая, что скорость распространения ПД у растений может достигать нескольких см с⁻¹ и больше, становится актуальным вопрос – может ли разработанная ранее модель быть использована для описания распространения потенциала действия в таком диапазоне скоростей и при каких условиях это может быть реализовано?

Описание модели

Математическая модель распространения ПД была подробно описана в наших более ранних работах [8, 9]. При этом в ходе моделирования процесса генерации электрической реакции учитывали ряд систем активного и пассивного ионного транспорта (кальциевые, калиевые и анионные каналы, Н⁺-АТФазу и Са²⁺-АТФазу, Н⁺/К⁺- антипортер и 2Н⁺/Сl⁻-симпортер), изменения концентрации потенциалформирующих ионов и регуляторную роль ионов кальция. Учитывая большую длительность ПД у растений (как правило не менее нескольких секунд), мембранный потенциал был описан как стационарный в соответствии с [9].

Таблица

Скорость распространения описанного моделью потенциала действия при различных значениях параметра Δt_3 и межклеточной проводимости (g)

Параметр	$\Delta t_3 = 50$ мкс	$\Delta t_3 = 25$ мкс	$\Delta t_3 = 12.5$ мкс	$\Delta t_{3a} = 6.25$ мкс	$\Delta t_3 = 3.125$ мкс
Проводимость					
$g = 0.02$ См·см ⁻²	87%	94%	98%	99%	100%
$g = 0.2$ См·см ⁻²	36%	52%	73%	96%	100%
$g = 0.3$ См·см ⁻²	29%	43%	63%	94%	100%
$g = 0.4$ См·см ⁻²	26%	39%	57%	89%	100%
$g = 0.5$ См·см ⁻²	23%	35%	53%	84%	100%

Примечание: за 100% принимались значения при $\Delta t_3 = 3.125$ мкс, жирным шрифтом выделены варианты, в которых отклонения составляют менее 10%.

Распространение ПД по симпласту моделировали в соответствии с ранее предложенным в работе [9] описанием. Для этого симпласт проводящих пучков был имитирован двумерной прямоугольной решеткой возбудимых клеток (30×800 клеток, размер каждой клетки 100×100 мкм) с локальной электрической связью, для чего каждая клетка контактировала с четырьмя соседними посредством электрических контактов, имитирующих плазмодесмы. Для описания потоков ионов между клетками использовали уравнение Фика.

Для индукции ПД часть возбудимых клеток (участок 30×100 клеток) подвергали постепенному охлаждению (скорость охлаждения 4°C мин⁻¹). При имитации пассивного распространения электрической реакции возбудимость всех клеток, за исключением клеток охлаждаемого участка подавлялась путем снижения концентрации ионов кальция в апопласте в 1000 раз (от 0.5 мМ до 0.5 мкМ). При имитации активного распространения концентрацию кальция в апопласте не меняли.

В соответствии с ранее использованным подходом [9] при численном анализе распространения ПД по растению были одновременно использованы три различных временных шага: $\Delta t_1 = 100$ мс – для описания процессов генерации, $\Delta t_2 = 10$ мс – для описания процессов диффузии ионов между апопластами соседних клеток, $\Delta t_3 = 3.125\text{--}50$ мкс – для описания электротонического распространения сигнала между клетками.

Результаты и их обсуждение

В рамках нашей ранней работы [9] было выявлено, что предложенная модель распространения ПД относительно хорошо описывает связь между скоростью распространения сигнала

и проводимостью в диапазоне до 0.8 см·с⁻¹ и до 0.1 См·см⁻² соответственно. При дальнейшем увеличении проводимости возрастание скорости распространения ПД не происходило, что может быть связано как с принципиальными ограничениями модели, так и с параметрами ее анализа, в частности – с длительностью временного шага, использованного для описания электротонического распространения сигнала.

Поэтому на первом этапе исследования был проведен анализ параметров активного и пассивного распространения электрического сигнала от длительности Δt_3 , который менялся от 3.125 до 50 мкс. Было выявлено, что величина кабельной постоянной при пассивном распространении практически не зависела от длительности временного шага (данные не приведены), в то же время скорость распространения в существенной степени определялась величиной временного шага (таблица). При этом по мере возрастания межклеточной проводимости для корректного описания процесса распространения ПД требовалось все меньшее значение Δt_3 . Следует отметить, что искажение скорости распространения ПД всегда было направлено в сторону занижения скорости и могло достигать существенных величин. Так, при $\Delta t_3 = 25$ мкс (что соответствует работе [9]) и значениях межклеточной проводимости 0.5 См·см⁻² скорость распространения ПД будет составлять 35% от скорости распространения, имитированной моделью при $\Delta t_3 = 3.125$ мкс.

Полученный результат показывает, что ограничение верхнего предела скорости распространения ПД близкими к 0.8 см·с⁻¹ значениями связано скорее с особенностями численного анализа модели, нежели с ее принципиальными особенностями. Вследствие этого, задачей дальнейшего исследования стал теоретический анализ зависимости скорости распространения

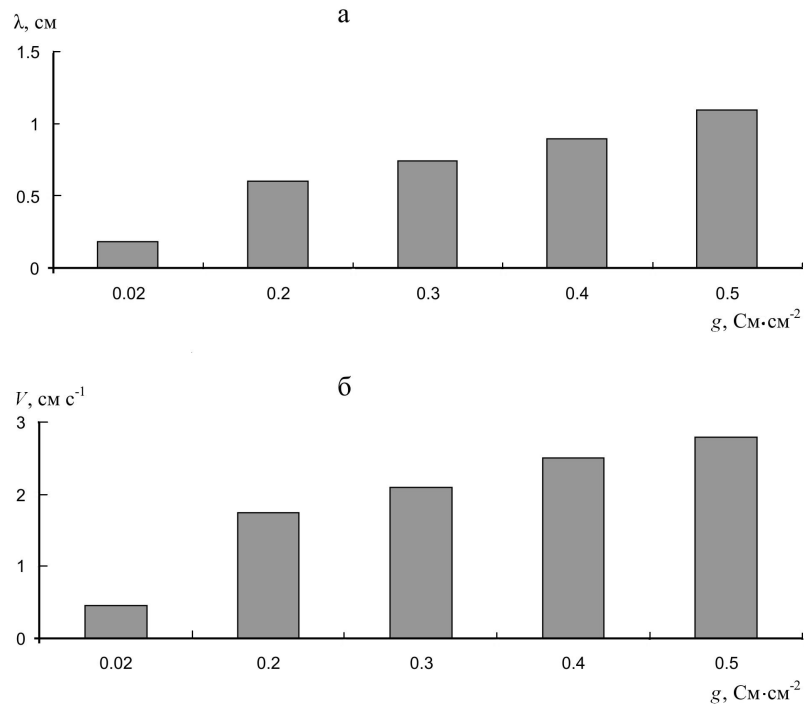


Рис. Кабельная постоянная (а) и скорость распространения потенциала действия (б) при различных значениях межклеточной проводимости (g)

ПД и кабельной постоянной от величины межклеточной проводимости в широком диапазоне значений. При этом для каждого значения межклеточной проводимости были использованы Δt_3 , которые обеспечивали отклонение от скорости при $\Delta t_3 = 3.125$ мкс меньше 10% (на основе таблицы).

Рисунок показывает, что анализ, учитывающий связь скорости распространения при различных значениях межклеточной проводимости с Δt_3 , позволяет описать скорость распространения ПД в существенно более широком диапазоне, нежели предложенный в работе [9] подход. В частности, из рисунка видно, что при высоких значениях проводимости и кабельной постоянной имитированные моделью скорости могут достигать 2.8 см с^{-1} . Скорости распространения порядка нескольких см с^{-1} действительно наблюдаются у ряда высших растений [1, 4, 10], и способность модели описывать этот феномен подтверждает ее корректность. Кроме того, следует отметить, что такие скорости распространения не являются, по-видимому, предельными для имитированных моделью ПД. Представляется весьма вероятным, что дальнейшее увеличение межклеточной проводимости при одновременном снижении Δt_3 позволит описать еще более высокие скорости распространения электрических сигналов, которые характерны для локомоторных растений [1, 10].

Полученные результаты показывают, что модель, опирающаяся на двумерное описание симпласта паренхимных клеток, может имитировать не только низкие, но и высокие скорости распространения ПД у растений. Это теоретически подтверждает возможность участия симпласта проводящих пучков в передаче ПД, без участия ситовидных элементов. В то же время нельзя исключать более сложный механизм распространения ПД при наличии в системе ситовидных элементов, в рамках которого может происходить сопряжение генерации электрической реакции в симпласте паренхимных клеток и ее передача в ситовидных элементах. Ранее проведенный нами на основе модели ФитцХью-Нагумо теоретический анализ [11] неоднородной системы с локальной электрической связью, состоящей из возбудимых элементов, свидетельствует в пользу такой возможности, однако данный вопрос требует более подробного теоретического анализа на основе описанной в настоящей работе детализированной модели распространения ПД у растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (соглашение 14.В37.21.2007) и гранта РФФИ 12-04-00837-а.

Список литературы

1. Опритов В.А., Пятыйгин С.С., Ретивин В.Г. Биоэлектрогенез у высших растений. М.: Наука, 1991. 213 с.

2. Воденеев В.А., Опритов В.А., Пятыгин С.С. // Физиология растений. 2006. Т. 53. № 4. С. 538–545.
3. Felle H.H., Zimmermann M.R. // Planta. 2007. V. 226. P. 203–214.
4. Fromm J., Lautner S. // Plant, Cell and Environ. 2007. V. 30. P. 249–257.
5. Beilby M.J. // Int. Rev. Cyt. 2007. V. 257. P. 43–82.
6. Gradmann D. // J. Plant. Physiol. 2001. V. 28. N. 3. P. 577–590.
7. Garkusha I.V., Petrov V.A., Vasiliev V.A., Romanovsky Yu.M. // Proc. SPIE. 2002. V. 4707. P. 384–394.
8. Sukhov V., Vodeneev V. // J. Membrane Biol. 2009. V. 232. P. 59–67.
9. Sukhov V., Nerush V., Orlova L., Vodeneev V. // J. Theor. Biol. 2011. V. 291. P. 47–55.
10. Sibaoka T. // Bot. Mag. (Tokyo). 1991. V. 104. P. 73–95.
11. Сухов В.С., Неруш В.Н. Воденеев В.А. // Компьютерные исследования и моделирование. 2011. Т. 3. С. 77–84.

SIMULATION OF ACTION POTENTIAL PROPAGATION IN PLANTS AT HIGH INTERCELLULAR CONDUCTIVITY

V.S. Sukhov, Ya.S. Seredneva, Yu.Yu. Firstova, S.A. Mysyagin, V.N. Nerush

Electrical signal propagation at high intercellular conductivity has been simulated using the previously developed mathematical model of the action potential in higher plants. The model has been shown to simulate well a significant increase in the length constant and the action potential propagation velocity (up to 1.1 cm and 2.8 cm s⁻¹, respectively) with the growth of intercellular conductivity. The results obtained show the applicability of the model to simulate the propagation of electrical signals in a wide range of intercellular conductivity values.

Keywords: higher plants, action potential, propagation, simulation.