

Ю.Ф. ЗАБАШТА, О.С. СВЕЧНИКОВА, С.В. СЕВЕРИЛОВ

Київський національний університет ім. Тараса Шевченка

(Просп. Академіка Глушкова, 2, Київ 03022; e-mail: svechnikova@mail.univ.kiev.ua)

ВПЛИВ ЗНЕВОДНЕННЯ НА ВНУТРІШНІЙ ТИСК У КЛІТИНАХ

УДК 512.66

Метою даної роботи є вивчення впливу внутрішнього, так званого тургорного, тиску та його залежності від вмісту води в клітинах. Як відомо, цей тиск зумовлений осмотичними тисками по обидва боки плазматичних мембран клітин, а також їхніми пружними властивостями. Експериментально досліджено залежність тургорного тиску від кількості води в клітинній структурі. Встановлено, що величина тургорного тиску зменшується зі зменшенням кількості води в клітині. Результат експерименту аналізується на основі двокомпонентної моделі клітини. Показано, що основний внесок у значення величини тургорного тиску спричинений деформацією оболонки клітини, і, відповідно, падіння тургорного тиску є наслідком релаксації напружень в оболонці.

Ключові слова: деформація, релаксація напружень, клітина, тургорний тиск.

1. Вступ

Як відомо (див., наприклад, [1, 2] та ін.), клітинна структура знаходиться під дією надлишкового (порівняно із атмосферним) внутрішнього тиску, який називають тургорним. Один із способів вимірювання тургорного тиску запропоновано в роботі [3], де показано, що тургорний тиск можна вважати таким, що дорівнює модулю зсуву клітинної структури. Використовуючи цей спосіб, у даній статті досліджуватимемо, як впливає зневоднення клітинної структури на тургорний тиск, маючи на меті визначити фізичний механізм цього явища. Як відомо авторам, з такої точки зору згадане питання раніше в літературі не розглядалось.

2. Експеримент

Зразки для дослідження вирізались у формі смужок із паренхімної тканини цукрового буряка. Визначались об'єм зразка V_s , його маса M_s та модуль зсуву G_s . Вимірювання останнього провади-

лось на крутильному маятнику за відомою методикою (див., наприклад, [4] та ін.). Зразки витримувались впродовж різних проміжків часу при температурі $T = 313$ К, після чого знову визначались їхні маса $M(t_j)$ та модуль зсуву $G_1(t_j)$. Із збільшенням часу витримки t ці величини зменшувались порівняно із вихідними значеннями M_s та G_s , як це видно із рис. 1, 2, де наведено експериментальні залежності величин M та G_1 від часу t .

Введемо позначення $\Delta M = M_s - M$. Позначимо через p_s тургорний тиск у щойно вирізаних, через p – тургорний тиск у витриманих зразках. У роботі [3] показано, що для клітинних структур тургорний тиск дорівнює модулю зсуву G_1 . Грунтуючись на цьому результаті, ми за даними рис. 1, 2 побудували залежність p від ΔM , наведену на рис. 3.

Зменшення маси зразків у даному експерименті може відбуватися лише за рахунок випаровування води із зразків, тобто, ΔM – це маса води, втраченої зразком, за час t . Відповідно залежність p від ΔM на рис. 3 показує, як змінюється тургорний тиск при зневодненні – втраті води клітинною структурою.

© Ю.Ф. ЗАБАШТА, О.С. СВЕЧНИКОВА,
С.В. СЕВЕРИЛОВ, 2014

ISSN 0372-400X. Укр. фіз. журн. 2014. Т. 59, № 10

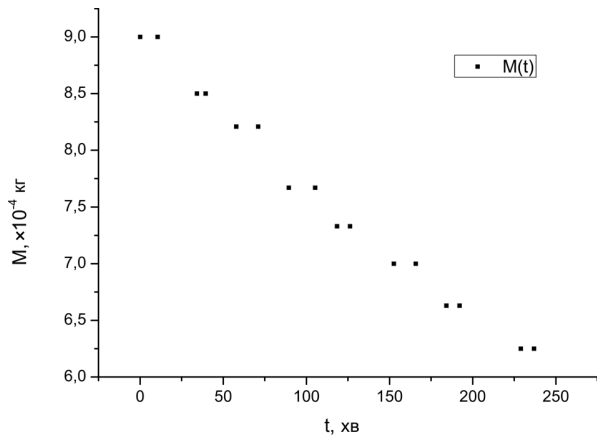


Рис. 1. Залежність маси зразка від часу витримки

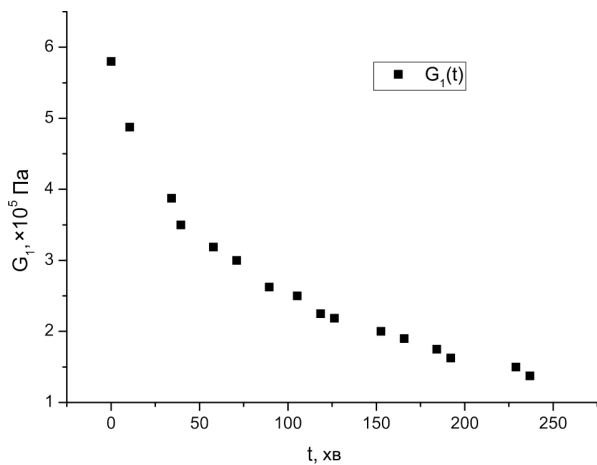


Рис. 2. Залежність модуля зсуву зразка від часу витримки

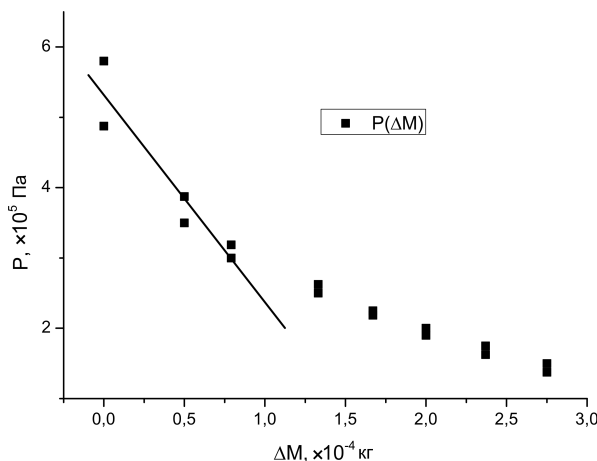


Рис. 3. Залежність тургорного тиску від зміни маси зразка в результаті випаровування води

3. Обговорення результатів експерименту

Як відомо, для аналізу експериментальних результатів в своєму розпорядженні необхідно мати відповідну модель структури. Нижче наведено опис моделі клітинної структури, що використана в даній статті.

Позначимо через концентрацію води кількість молекул води в одиниці об'єму. Якщо розглядати клітинну структуру як континуум, то клітину можна вважати нескінченно малим об'ємом dx , що є околom точки x . При цьому за точку x необхідно прийняти центр інерції клітини. Величина $c(x)$ визначає концентрацію води в даній клітині. Оскільки йдеться про континуальний підхід, функція $c(x)$ є неперервною – ми маємо справу із полем концентрацій $c(x)$.

Зрозуміло, що під час випаровування вода розподілиться по зразкові, взагалі-то, нерівномірно: виникають градієнти концентрації ∇c , направлені від середини зразка до його меж, де відбувається випаровування. Однак цей факт у подальших обчисленнях ми враховувати не будемо, провадячи свої обчислення в наближенні середнього поля. Як відомо (див., наприклад, [5] та ін.), суть цього наближення полягає у заміні реального поля його середнім значенням. В нашому випадку це означає, що, замість поля $c(x)$, ми розглядатимемо $c = \langle c \rangle = \text{const}$, коли усі клітини мають однакову концентрацію

$$\langle c \rangle = \int_{V_s} \frac{c(x) dx}{V_s}.$$

Така ситуація, в принципі, може бути досить близькою до реальності. Для цього необхідно, щоб швидкість дифузії молекул води суттєво перевищувала швидкість випаровування. Будемо вважати, що в нашому експерименті реалізується саме цей випадок.

Тепер, коли вибрано наближення середнього поля, і тим самим припущено, що усі клітини фактично знаходяться в однакових умовах, ми можемо, замість всієї клітинної структури, провадити розрахунки, розглядаючи якусь окрему клітину.

У наших подальших міркуваннях внутрішня будова клітини не відіграватиме суттєвої ролі. То ж речовину, що заповнює внутрішній об'єм клітини,

розглядатимемо як деякий водний розчин, формально вважаючи, що в воді розчинено якусь одну речовину. Кількість молекул даної речовини, що міститься в клітині, позначатимемо n .

Ще один структурний елемент відіграватиме суттєву роль в наших розрахунках – це целюлозна стінка, що оточує внутрішність клітини.

Отже, модель клітини, яку ми збираємось використовувати, двокомпонентна: целюлозна стінка (оболонка) та розчин, що знаходиться всередині оболонки.

Як уже згадувалось, клітина зсередини знаходиться під дією надлишкового тургорного тиску. Які причини виникнення цього тиску? Як вирішальний фактор, що спричиняє це явище, в літературі (див., наприклад, [1] та ін.), називають осмотичний тиск. Позначатимемо його надалі через p'' . Його формула загальновідома [6] – для нашого випадку вона набуває вигляду

$$p'' = \frac{k_b T n}{v}, \quad (1)$$

де v – об'єм системи, k_b – стала Больцмана, T – температура.

Як залежить p'' від ΔM ? Позначимо через q – кількість клітин у системі, через $V = qv$ – об'єм системи, переписавши формулу (1) у вигляді

$$p'' = \frac{k_b T q n}{V}. \quad (2)$$

Введемо позначення ρ для густини води. Відповідно, для зміни об'єму внаслідок випаровування матимемо вираз $\frac{\Delta M}{\rho}$, так що формулу (2) можна тепер представити як

$$p'' = \frac{k_b T q n}{V_s \left(1 - \frac{\Delta M}{\rho V_s}\right)} \approx \frac{k_b T q n}{V_s} \left(1 + \frac{\Delta M}{\rho V_s}\right). \quad (3)$$

З останньої формули видно, що при збільшенні ΔM тиск збільшується, що суперечить експериментальним даним (рис. 3) і змушує шукати іншої причини, яка викликає зменшення тургорного тиску при втраті води клітиною.

Вихідною тезою в пошуках відповіді на це запитання для нас слугуватиме та обставина, що збільшення об'єму клітини супроводжується виникненням напружень в стінці. Це розтягуючі напруження, що діють в площині стінки. Позначатимемо їх надалі через σ .

Виникнення напружень призводить до появи протидії з боку розчину, що заповнює целюлозну оболонку, на стінку. Ця протидія проявляється у вигляді тиску, з яким розчин тисне на оболонку. Позначатимемо цей тиск через p' .

Нехай клітина має сферичну форму, припустимо, що за відсутності тиску радіус сфери дорівнював a_0 , а товщина стінки становила h_0 . З урахуванням позначень для тиску p' запишемо відому формулу (типу формули Лапласа) [7]:

$$p' = \frac{2\sigma h_0}{a_0}. \quad (4)$$

Додамо до розчину, що займає сферичну порожнину радіуса a_0 , певну кількість води. Нехай при цьому за відсутності оболонки радіус сфери стає таким, що дорівнює a_1 , а за наявності оболонки дорівнюватиме a . Отже границя сфери, яку заповнює розчин, при додаванні води зміщується в напрямку радіуса на величину $a_1 - a$, а оболонка – на величину $a - a_0$. Відповідні відносні деформації становитимуть $\frac{a_1 - a}{a_1}$ та $\frac{a - a_0}{a_0}$, що приводить до формул

$$p' = 3K \frac{a_1 - a}{a_1}, \quad (5)$$

$$\sigma = E \frac{a - a_0}{a_0}, \quad (6)$$

де K – об'ємний модуль розчину, E – ефективний модуль розтягу стінки [8]. Підставляючи (5) і (6) в (4), маємо

$$\frac{3K}{a_1} (a_1 - a) = \frac{2h_0}{a_0} \frac{E}{a_0} (a - a_0). \quad (7)$$

Із рівняння (7) отримуємо

$$a = \frac{3K + E \frac{2h_0}{a_0}}{\frac{3K}{a_1} + \frac{2h_0}{a_0} \frac{E}{a_0}}. \quad (8)$$

З урахуванням виразу (8) маємо

$$\frac{a_1 - a}{a_1} = \frac{E}{3K} \frac{2h_0}{a_0} \frac{a_1 - a_0}{a_0}. \quad (9)$$

Підставляючи (9) в (5), отримуємо

$$p' = E \frac{2h_0}{a_0} \frac{a_1 - a_0}{a_0}. \quad (10)$$

Нехай маса води, доданої в клітину, становить m_1 . Для відповідного об'єму маємо

$$\frac{m_1}{\rho} = \frac{4\pi}{3}(a_1^3 - a_0^3) \approx \frac{4\pi}{3}3a_0^2(a_1 - a_0). \quad (11)$$

Підставляючи (11) в (10), отримуємо

$$p' = E \frac{2h_0}{3a_0} \frac{m_1}{\rho \frac{4\pi}{3} a_0^3}. \quad (12)$$

Помноживши знаменник і чисельник правої частини на q , маємо

$$p' = E \frac{2h_0}{3a_0} \frac{\Delta M}{\rho V_1}, \quad (13)$$

де ΔM – приріст маси води для всієї системи, а V_1 – відповідний об'єм системи. Тургорний тиск є сумою

$$p = p' + p''. \quad (14)$$

Підставляючи (13) і (3) в (14), отримуємо

$$p = p_s - \left[E \frac{2h_0}{3a_0} - \frac{k_b T q n}{V_s} \right] \frac{\Delta M}{\rho V_s}. \quad (15)$$

Теоретична залежність (15) відповідає початковій ділянці експериментальної залежності $p(\Delta M)$. Цю теоретичну залежність зображено на рис. 3 суцільною лінією.

Перш за все, дивлячись на рис. 3, ми переконаємось, що запропонований механізм, як і передбачалось, правильно описує поведінку тургорного тиску при втраті клітинною структурою води і дозволяє зрозуміти за яких причин відбувається падіння тургорного тиску. Цією причиною є релаксація розтягуючих напружень целюлозної стінки, яка і призводить до зменшення значень тургорного тиску – це основний результат даної роботи.

Порівняння формули (15) з експериментальними даними дозволяє зробити деякі числові оцінки, що стосуються досліджуваної клітинної структури. Початкова ділянка залежності $p(\Delta M)$, як це видно з рис. 3, являє собою лінійну залежність. Згідно із експериментальними значеннями кутівий коефіцієнт нахилу становить $\frac{\Delta p}{\Delta M} = 2,89 \cdot 10^9 \frac{\text{Па}}{\text{кг}}$. Відповідно для величини $\left[E \frac{2h_0}{3a_0} - \frac{k_b T q n}{V_s} \right] \frac{1}{\rho V_s}$ отримуємо порядок

$10^9 \frac{\text{Па}}{\text{кг}}$. За літературними даними, а також за нашими експериментальними результатами, тургорний тиск становить величину порядку декількох атмосфер, сягаючи при певних умовах значень порядку десятка атмосфер. Враховуючи те, що значення величини ρV_s сягає порядку 10^{-4} кг, а величина $\frac{h_0}{a_0} \sim 10^{-3}$, для величини ефективного модуля целюлозної стінки ми отримуємо $E \sim 10^8$ Па.

Целюлоза відноситься до класу жорстких полімерів. Для неї значення модуля пружності в напрямку орієнтації становить 10^{11} Па. Отримана нами оцінка для E свідчить про те, що в площині стінки ланцюги целюлози розташовані хаотично. Це ще один результат виконаного нами експерименту.

4. Висновки

1. Збезводнення клітинної структури призводить до суттєвого падіння тургорного тиску – випаровування кількості води, маса якої має порядок декількох відсотків від загальної маси системи, викликає падіння тургорного тиску на величину порядку декількох атмосфер.

2. Падіння тургорного тиску при обезводненні спричинене релаксацією розтягуючих напружень в целюлозній оболонці клітини.

3. Ланцюги целюлози в площині стінки розташовані хаотично.

1. О.В. Чалий, *Медицина і біологічна фізика* (Книга плос, Київ, 2004).
2. Р. Слейчер, *Водний режим рослин* (Мир, Москва, 1970).
3. Л.А. Булавін, Ю.Ф. Забашта, А.Я. Фридман, *Журнал фізичних досліджень* **3**, 1 (1999).
4. Л.А. Булавін, О.Ю. Актан, Ю.Ф. Забашта та ін., *Медицина фізика* (ВПЦ “Київський університет”, Київ, 2010), т. 2.
5. J.M. Ziman, *Models of Disorder* (Cambridge University Press, London, 1979).
6. Л.Д. Ландау, Е.М. Лифшиц, *Статистическая физика* (Наука, Москва, 1982).
7. Л.А. Булавін, Ю.Ф. Забашта, О.С. Свечнікова, *Фізика полімерів* (ВПЦ “Київський університет”, Київ, 2004)
8. Л.Д. Ландау, Е.М. Лифшиц, *Теория упругости* (Наука, Москва, 1980).

Одержано 13.01.14

Ю.Ф. Забашта,
О.С. Свечникова, С.В. Северилов

ВЛИЯНИЕ ОБЕЗВОЖИВАНИЯ
НА ВНУТРЕННЕЕ ДАВЛЕНИЕ В КЛЕТКЕ

Резюме

Целью данной работы является изучение влияния внутреннего, так называемого тургорного, давления и его зависимости от содержания воды в клетках. Как известно, это давление обусловлено осмотическими давлениями с двух сторон плазматических мембран клетки, а также ихними упругими свойствами. Экспериментально исследуется зависимость тургорного давления от количества воды в клеточной структуре. Установлено, что величина тургорного давления уменьшается с уменьшением количества воды в клетке. Результат эксперимента анализируется на основании двухкомпонентной модели клетки. Показано, что основной вклад в значение величины тургорного давления обуслов-

лен деформацией оболочки клетки, и, соответственно, падение тургорного давления является следствием релаксации напряжений в оболочке.

Yu.F. Zabashta,
O.S. Svechnikova, S.V. Severylov

DEHYDRATION EFFECT
ON THE INTERNAL CELL PRESSURE

S u m m a r y

The dependence of the turgor pressure on the water content in a cellular structure is studied experimentally. The turgor pressure is found to decrease as the water content in a cell diminished. The experimental result is analyzed in the framework of a two-component cell model. The cell wall deformation is demonstrated to make a main contribution to the turgor pressure, so that a drop of the turgor pressure is a consequence of the stress relaxation in the cell wall.