

# Étude de l'accumulation sélective du césium 137, du strontium 90 et du cérium 144 dans les compartiments cellulaires des Characées

D. P. MARCHYULENENE, E. B. MOTYUNENE,  
N. A. GUDAVICHENE, G. G. POLIKARPOV (\*)

(Manuscrit reçu le 23 septembre 1976)

## RÉSUMÉ

L'étude de l'accumulation de  $^{137}\text{Cs}$ ,  $^{90}\text{Sr}$  et  $^{144}\text{Ce}$  dans les divers compartiments des Characées (paroi cellulaire, protoplasme, vacuome) a montré que la pénétration et le niveau d'accumulation des radionucléides dépendent en grande partie de la perméabilité sélective de la paroi cellulaire et de celle du plasmalemme. Ces perméabilités sont gouvernées à la fois par des phénomènes de dilution chimique intervenant dans le milieu (Cs/K, Sr/Ca) et par l'activité du métabolisme cellulaire.

## ABSTRACT

The study of the accumulation of  $^{137}\text{Cs}$ ,  $^{90}\text{Sr}$  and  $^{144}\text{Ce}$  in separate compartments of Chara algae (cellular wall, protoplasm, vacuoles), testifies to the fact that the entrance and accumulation level of the radionuclides depend upon the selective permeability of the cellular wall and plasmalemma, which is regulated both by the ratio of the chemical analogues of the radionuclides in the medium, and by the level of cellular metabolism.

Les cellules internodales des Characées constituent un matériau classique pour l'étude de l'accumulation sélective des ions [9, 14]; elles semblent donc bien se prêter à des études de chimio-radioécologie. Les recherches sur les paramètres biophysiques des membranes des Characées (potentiel mem-

---

(\*) Institut de Botanique de l'Académie des Sciences de Lithuanie, Institut de Biologie des mers méridionales d'Ukraine, Vilnius-Sebastopol, U.R.S.S.

branaire et conductibilité électrique), d'une part, et la possibilité, d'autre part, de procéder à des analyses de la composition chimique et de l'absorption des radionucléides dans les divers compartiments de la cellule (paroi cellulaire, protoplasme, vacuole) fournissent les bases théoriques pour des expérimentations sur l'incidence générale des échanges sélectifs entre la cellule et le milieu. Dans ce travail, nous avons étudié l'accumulation du césium 137, du strontium 90 et du cérium 144 dans les compartiments cellulaires des Characées, *Nitella syncarpa* (Thuil.) Kütz, *Nitellopsis obtusa* (Desv.) J. Grov, *Charatomentosa* L., *Ch. fragilis* (Desv.) et l'influence de  $Sr^{2+}$  et de  $Cs^+$  ainsi que de leurs analogues  $Ca^{2+}$  et  $K^+$  sur les paramètres bio-électriques de ces algues. Ce travail avait pour but de mettre en évidence les barrières membranaires qui gouvernent la perméabilité aux radionucléides et d'étudier leur fonctionnement lors d'une modification de la composition ionique du milieu et du niveau de métabolisme ionique.

Les compartiments cellulaires sont séparés par la méthode de HAMPSON [10]; durant le traitement des échantillons, nous avons, d'une manière générale, utilisé les techniques radio-écologiques [4, 8]. Les potentiels bio-électriques des cellules des Characées sont mesurés par la technique classique des micro-électrodes [1, 3].

### ADSORPTION DES RADIONUCLÉIDES DANS LA PAROI CELLULAIRE

La recherche de l'accumulation durant l'été du  $^{137}Cs$ , du  $^{90}Sr$  et du  $^{144}Ce$  par les divers compartiments des cellules des Characées a montré que l'incorporation de ces radionucléides est maximale dans la paroi cellulaire avec des facteurs de concentration ( $FC$ ) pour  $^{137}Cs$ ,  $^{90}Sr$  et  $^{144}Ce$  respectivement 6, 20 et 47 fois supérieurs à ceux correspondant au protoplasme (tableau I). Ce niveau élevé d'accumulation dans la paroi cellulaire, en particulier chez *Nitellopsis obtusa*, peut sans doute s'expliquer par ses propriétés caractéristiques d'échange de cations et sa capacité à adsorber préférentiellement les cations trivalents et divalents  $K^+ < Ca^{2+} < La^{3+}$ . Le potentiel négatif de la paroi cellulaire ( $-50 - 70$  mV environ) enregistré par les micro-électrodes démontre également la présence de charges négatives fixes à ce niveau de la cellule. La densité de ces charges détermine la capacité et le potentiel cellulaires. Le comportement de la paroi cellulaire en tant qu'échangeur de cations régule le flux ionique à travers la première barrière de diffusion de la cellule — sa membrane « épaisse » (ensemble paroi cellulaire et plasmalemme).

C'est avec  $^{144}Ce$  trivalent (tableau I) que l'on trouve, dans la paroi cellulaire, les plus fortes accumulations relatives, avec un facteur de concentration supérieur à celui de  $^{90}Sr$  d'un facteur 10. Ceci est évidemment lié à des phénomènes d'adsorption. Chez *Nitellopsis obtusa* et *N. syncarpa* le facteur d'accumulation ( $FA$ ) relative (paroi cellulaire/protoplasme) de  $^{90}Sr$  est 2 fois supérieur à celui de  $^{137}Cs$ ; chez *Ch. tomentosa* on obtient

TABLEAU I

FACTEURS DE CONCENTRATION DES RADIONUCLÉIDES (SUR DES MATÉRIAUX BRUTS)  
DANS LES DIFFÉRENTS COMPARTIMENTS DES CHARACÉES  
ET INFLUENCE DU FACTEUR SAISONNIER

| Espèce                    | Compartiment cellulaire | <sup>137</sup> Cs |           | <sup>90</sup> Sr |           | <sup>144</sup> Ce |            |
|---------------------------|-------------------------|-------------------|-----------|------------------|-----------|-------------------|------------|
|                           |                         | été               | hiver     | été              | hiver     | été               | hiver      |
| <i>Nitella syncarpa</i>   | paroi cellulaire        | 55 ± 6,4          | 11 ± 4    | 141 ± 35         | 13 ± 7    | 1970 ± 120        | 2260 ± 514 |
|                           | protoplasme             | 9,6 ± 3,0         | 5,7 ± 1,3 | 8,4 ± 1,3        | 2,3 ±     | 33 ± 6,6          | 278 ± 37   |
|                           | suc vacuolaire          | 3,3 ± 1,2         | 1,4 ± 0,4 | 1,9 ± 0,7        | 0,6 ± 0,2 | 3,3 ±             | 42 ± 13    |
| <i>Nitellopsis obtusa</i> | paroi cellulaire        | 124 ± 27          | —         | 256 ± 55         | —         | 4990 ± 813        | —          |
|                           | protoplasme             | 14 ± 4,1          | —         | 7,4 ± 1,9        | —         | 21 ± 1,7          | —          |
|                           | suc vacuolaire          | 2,3 ± 0,3         | —         | 0,9 ± 0,3        | —         | 2,5 ± 1,0         | —          |
| <i>Chara tomentosa</i>    | paroi cellulaire        | 31 ± 7            | —         | 239 ± 34         | —         | 1580 ± 112        | —          |
|                           | protoplasme             | 6,3 ± 0,3         | —         | 2,4 ± 7,7        | —         | 58 ± 26           | —          |
|                           | suc vacuolaire          | 2,2 ± 0,3         | —         | 5,2 ± 1,7        | —         | 9,6 ± 3,7         | —          |

un *FA* de 7. Ce résultat peut s'expliquer par une absorption préférentielle du calcium par rapport au potassium. Cette diminution de l'effet de  $K^+$  sur la valeur du potentiel de la paroi cellulaire et de la membrane en présence de  $Ca^{2+}$  démontre, à nouveau, l'absorption sélective des ions  $Ca^{2+}$  [15].

### ABSORPTION DES RADIONUCLÉIDES DANS LE PROTOPLASME

La proportion de radionucléides qui pénètre de la paroi cellulaire dans le protoplasme de *Nitellopsis obtusa*, *N. syncarpa* et *Ch. tomentosa* s'élève respectivement à 11, 17 et 20 p. cent pour <sup>137</sup>Cs, à 3, 6 et 10 p. cent pour <sup>90</sup>Sr, et seulement à 0,4, 2 et 3,7 p. cent pour <sup>144</sup>Ce. Ceci prouve que la perméabilité du protoplasme varie en fonction de l'élément étudié. Le transfert plus important de <sup>137</sup>Cs de la paroi cellulaire au protoplasme s'associe, très probablement, à une perméabilité sélective du plasmalemme pour  $K^+$  et à une aptitude particulière du protoplasme à concentrer le potassium : on trouve cet élément en quantités 1 000 fois supérieures dans le protoplasme que dans les eaux lacustres [7]. La perméabilité relativement faible du protoplasme à <sup>90</sup>Sr peut, sans doute, s'expliquer par une accumulation lente et très faible de  $Ca^{2+}$  soluble dans le protoplasme des algues et des végétaux supérieurs [11]. La fraction des divers radionucléides passant de la paroi cellulaire au protoplasme étant la plus faible chez *Nitellopsis obtusa*, on peut penser que le plasmalemme des cellules de cette plante est moins perméable que chez *Nitella* et *Chara*. La sensibilité faible du potentiel membranaire à des variations de concentration en chlorures de  $K^+$  et  $Na^+$  dans les eaux lacustres (de l'ordre de  $10^{-4}$  à  $10^{-2}$  M) indique une faible

perméabilité du plasmalemme de *Nitellopsis obtusa* alors que, dans les mêmes conditions, les cellules de *N. syncarpa* et *Ch. fragilis* présentent une dépendance vis-à-vis de  $K^+$  caractéristique du potentiel membranaire ainsi qu'une perméabilité sélective vis-à-vis du potassium [2].

### ABSORPTION DES RADIONUCLÉIDES DANS LES VACUOLES

La proportion de  $^{137}\text{Cs}$  qui migre dans les vacuoles de *N. syncarpa* et de *Ch. tomentosa* à travers le tonoplaste s'élève, en moyenne, à 35 p. cent de la quantité accumulée dans le protoplasme, à 20 p. cent pour  $^{90}\text{Sr}$  et à 14 p. cent pour  $^{144}\text{Ce}$ . Par contre, dans les cellules de *Nitellopsis obtusa* ne migrent dans les vacuoles que 16 p. cent de  $^{137}\text{Cs}$ , 12 p. cent de  $^{90}\text{Sr}$  et de  $^{144}\text{Ce}$ . La membrane cytoplasmique interne semble donc plus perméable aux radionucléides que le plasmalemme. Les données relevées dans la littérature [5, 6, 16] indiquent que, dans les cellules de végétaux dulçaquicoles, le principal gradient de potentiel se crée dans le plasmalemme, et sa résistance compte pour 80 à 85 p. cent de la résistance totale (plasmalemme + tonoplaste). Nos résultats indiquent que dans les cellules de *Nitellopsis obtusa* la quantité de  $^{137}\text{Cs}$  et de  $^{90}\text{Sr}$  qui migre à travers le tonoplaste est deux fois moindre que dans *Nitella* et *Chara*, c'est-à-dire que le tonoplaste des cellules de cet organisme est moins perméable que celui d'autres espèces de Characées. McROBBIE [12] a noté que chez *Nitellopsis obtusa*, présente dans les eaux saumâtres de la mer Baltique, le tonoplaste était la principale barrière de perméabilité. Ainsi, l'analyse des niveaux d'incorporation de radionucléides dans le compartiment cellulaire montre que l'adsorption de  $^{144}\text{Ce}$  dans la paroi cellulaire est la phase première et principale de son accumulation par une cellule végétale. Par ailleurs, durant l'accumulation de  $^{137}\text{Cs}$  et de  $^{90}\text{Sr}$  dans la paroi cellulaire, il se produit une migration à travers les membranes cytoplasmiques internes et externes sous la dépendance des potentiels membranaires, fonctions des gradients de concentration en potassium et des transferts bio-électriques dépendant du métabolisme qui constituent des fonctions importantes de régulation [3].

### RÉGULATION DE LA PERMÉABILITÉ DU SYSTÈME MEMBRANAIRE DE LA CELLULE VÉGÉTALE

Le résultat des recherches sur le rôle régulateur des ions  $K^+$  indique que l'augmentation de la concentration en potassium dans le milieu aquatique a un effet différent sur les niveaux de concentration de  $^{137}\text{Cs}$  dans les compartiments cellulaires de *N. syncarpa* pris isolément (tableau II). A un accroissement d'un facteur 10 de la concentration en potassium correspond une diminution d'un facteur 2 du facteur de concentration de  $^{137}\text{Cs}$ , dans le protoplasme uniquement, ce qui signifie une diminution

de la pénétration de  $^{137}\text{Cs}$  à travers le plasmalemme. Si l'on augmente 50 fois la concentration du potassium dans l'eau, le  $FC$  de  $^{137}\text{Cs}$  décroît d'un facteur 4 dans le protoplasme, et d'un facteur 2 dans le suc vacuolaire. La diminution du niveau de concentration de  $^{137}\text{Cs}$  dans la paroi cellulaire de *N. syncarpa* correspondant à une augmentation de la concentration du potassium dans le milieu apparaît, de toute évidence, comme le résultat de la diminution de la densité des sites d'adsorption accessibles à ce radio-

TABLEAU II

FACTEURS DE CONCENTRATION DE  $^{137}\text{Cs}$  ET DE  $^{90}\text{Sr}$  (SUR DES MATÉRIAUX BRUTS)  
DANS LES CELLULES DES CHARACÉES  
ET INFLUENCE DE LA CONCENTRATION DE  $\text{K}^+$  ET  $\text{Ca}^{+2}$  DANS L'EAU

| Espèce                  | Compartiment cellulaire | Concentration de $\text{K}^+$ |                   |                   | Concentration de $\text{Ca}^{2+}$ |                    |                     |
|-------------------------|-------------------------|-------------------------------|-------------------|-------------------|-----------------------------------|--------------------|---------------------|
|                         |                         | naturelle<br>(1,5 mg/l)       | x 10<br>(15 mg/l) | x 50<br>(75 mg/l) | naturelle<br>(60 mg/l)            | x 10<br>(600 mg/l) | x 50<br>(3000 mg/l) |
| <i>Nitella syncarpa</i> | paroi cellulaire        | 5,3 ± 2,3                     | 6,3 ± 2,0         | 3,1 ± 1,2         | 88                                | 9,0                | 3,1                 |
|                         | protoplasme             | 8,4 ± 0,3                     | 4,0 ± 1,5         | 2,4 ± 0,2         | 16                                | 1,1                | 0,6                 |
|                         | suc vacuolaire          | 1,8 ± 0,5                     | 1,2 ± 0,3         | 0,8 ± 0,1         | 2,4                               | 0,3                | 0,2                 |
| <i>Chara fragilis</i>   | paroi cellulaire        | --                            | --                | --                | 56                                | 25                 | 3,4                 |
|                         | protoplasme             | --                            | --                | --                | 12                                | 3,3                | 0,9                 |
|                         | suc vacuolaire          | --                            | --                | --                | 1,7                               | 0,3                | 0,2                 |

nucléide. Le coefficient médian de perméabilité relative  $P_{\text{Cs}}/P_{\text{K}} = 0,12$  indique que le plasmalemme des cellules de *N. syncarpa* est nettement plus perméable aux ions  $\text{K}^+$  qu'aux ions  $\text{Cs}^+$ . Ce n'est qu'au niveau des fortes concentrations en  $\text{K}^+$  et  $\text{Cs}^+$  (100 à 1 000 fois supérieures à celles de la solution nutritive) que la sélectivité du plasmalemme diminue [2]. Il est donc possible, à partir de la comparaison des paramètres biophysiques du transport ionique, d'admettre qu'une forte perméabilité du plasmalemme pour les ions potassium ainsi qu'une diminution du gradient du champ électrique liée à l'augmentation de sa concentration dans le milieu inhibent la pénétration de  $^{137}\text{Cs}$  dans la cellule. Dans les cellules des Characées, la compétition des ions potassium et calcium, dans les conditions naturelles (niveau de potassium très faible) commence, non sur la paroi cellulaire, mais lors de la diffusion du potassium et de  $^{137}\text{Cs}$  à travers le plasmalemme. Avec une concentration en calcium dans l'eau 10 fois supérieure, le facteur de concentration pour le  $^{90}\text{Sr}$  décroît un peu plus dans le protoplasme que dans la paroi cellulaire (tableau II). Dans les cellules de *N. syncarpa* le facteur de concentration de  $^{90}\text{Sr}$  décroît, dans la paroi cellulaire, d'un facteur 10, dans le protoplasme d'un facteur 15, alors que dans les cellules de *Ch. fragilis*, il décroît d'un facteur 2 dans la paroi cellulaire et d'un facteur 4 dans le protoplasme. Dans le suc vacuolaire de ces organismes, le facteur de concentration décroît d'un facteur 6. Il apparaît que, dans ces conditions expérimentales, durant le processus d'accumulation de  $^{90}\text{Sr}$  par les cellules, non seulement le calcium entre en

compétition avec le radionucléide, mais que, en diminuant la conductivité du plasmalemme pour le strontium, il limite la perméabilité de  $^{90}\text{Sr}$  à l'intérieur de la cellule. L'étude de l'influence de  $\text{Ca}^{2+}$  et de  $\text{Sr}^{2+}$  sur le potentiel membranaire de *N. syncarpa* montre que, tout en diminuant la conductivité des membranes cellulaires, ces ions, en général, diminuent parallèlement l'incidence de la concentration en  $\text{K}^+$  sur les potentiels bio-électriques.

Si l'on augmente 50 fois la concentration en calcium de l'eau, on observe le même effet sur l'accumulation du strontium dans la paroi cellulaire et dans le protoplasme. Dans ce cas, le facteur de concentration de  $^{90}\text{Sr}$  dans la paroi cellulaire et dans le protoplasme de *N. syncarpa* et de *Ch. fragilis* décroît respectivement d'un facteur 24 ou 15. Si l'on augmente la concentration en calcium de l'eau, la quantité des sites d'échange cationique dans la paroi cellulaire décroît en même temps que décroît l'absorption de  $^{90}\text{Sr}$ . L'influence du calcium sur l'accumulation du strontium dans la paroi cellulaire et dans le protoplasme des cellules de *Ch. fragilis* est moindre; peut-être, est-ce lié à la plus faible quantité de calcium échangeable présent dans ces cellules étant donné que, dans ces organismes, le calcium est surtout présent sous la forme de composés carbonés. Des résultats analogues apparaissent lorsque l'on étudie la relation entre les potentiels membranaires de *Nitella* et de *Chara* et la concentration de l'eau en calcium : une concentration en calcium 10 fois supérieure diminue de 20 mV le potentiel membranaire des cellules de *Nitella*, mais il est sans effet sur les cellules de *Chara*.

#### INFLUENCE DU NIVEAU DU MÉTABOLISME CELLULAIRE SUR L'ACCUMULATION DES RADIONUCLÉIDES

Il se produit, au cours de la période végétative, une diminution de l'intensité d'accumulation de  $^{137}\text{Cs}$  et de  $^{90}\text{Sr}$  dans les compartiments cellulaires de *N. syncarpa* (tableau I). En hiver, dans la paroi cellulaire de *N. syncarpa*, les facteurs de concentration de  $^{137}\text{Cs}$  et de  $^{90}\text{Sr}$  sont, respectivement, 5 et 10 fois moindres qu'en été. Ce processus est apparemment lié à la modification, avec l'âge, de la composition chimique de la paroi cellulaire [13] et à la diminution de la quantité de calcium échangeable dans une « membrane épaisse » par suite de son transfert sous la forme de composés carbonés. La pénétration des radionucléides dans le protoplasme de *N. syncarpa* est plus forte en hiver qu'en été ( $^{137}\text{Cs}$  : 52 p. cent;  $^{90}\text{Sr}$  : 17 p. cent;  $^{144}\text{Ce}$  : 12 p. cent). Ce processus est, dans doute, associé à l'accroissement de la perméabilité du plasmalemme et à la diminution de sa sélectivité.

Néanmoins, les valeurs du facteur d'accumulation de  $^{137}\text{Cs}$  dans le protoplasme des cellules de *N. syncarpa* observées après 16 jours en été ne se retrouvent qu'après 30 jours en hiver, tandis que, dans le suc vacuolaire, elles sont deux fois plus faibles qu'en été. Pour le strontium dans le protoplasme et les vacuoles des mêmes cellules, le facteur d'accumulation

est 3 fois plus faible qu'en été. Il se peut que ces facteurs d'accumulation plus faibles dans le protoplasme et dans les vacuoles soient la conséquence d'une diminution de l'activité métabolique et des processus de biosynthèse de la cellule. En outre, en hiver, on observe une diminution des potentiels membranaires de même que des forces qui retiennent les ions dans la cellule.

Les niveaux d'accumulation de  $^{144}\text{Ce}$  dans la paroi cellulaire de *N. Syn-carpa* diffèrent peu en hiver et en été, alors que, dans le protoplasme et le suc vacuolaire, on trouve un facteur de concentration respectivement 8 et 12 fois plus élevé en hiver qu'en été. Ceci est évident en raison de l'augmentation de la perméabilité des membranes cellulaires et du dépôt de  $^{144}\text{Ce}$  sur les colloïdes intra-cellulaires.

Si l'on compare l'accumulation des radionucléides dans les compartiments des Characées pris isolément aux paramètres de perméabilité bio-électrique des membranes cytoplasmiques, on voit que la pénétration et le niveau d'accumulation de  $^{137}\text{Cs}$ ,  $^{90}\text{Sr}$  et  $\text{Ce}^{144}$  par les organismes aquatiques dépendent, en grande partie, de la perméabilité sélective de la paroi cellulaire et du plasmalemme, perméabilité gouvernée à la fois dans le milieu, par des phénomènes de dilution chimique des radionucléides par des éléments stables voisins, et par le niveau du métabolisme cellulaire.

#### BIBLIOGRAPHIE

- [1] VOROB'EV L. N., GOSHTAUTAJTE L. P., LITVINOV A., MEL'NIKOV P. V., MOTYUNENE E. B., FEDULOV Yu. P. Biofizika membran, II (Biophysique des membranes). Kaunas, 1972 (en russe).
- [2] MOTYUNENE E. B., VOROB'EV L. N., ZHILYUKAS R. Yu., MAGOMEDOVA N. P. Kharovje vodorosli i ikh ispol'zovanie v issledovaniyakh biologicheskikh protsessov kletki (Les Characées et leur culture dans l'étude des phénomènes cellulaires). Vilnius, Institut de botanique, 1973 (en russe).
- [3] MOTYUNENE E. B., TRAJNAUSKAJTE I. Yu., VOROB'EV L. N. Osobennosti elektro-fiziologicheskij svojstv razlichny vidov charovy vodorosley (Caractéristiques électrophysiologiques de diverses espèces de Characées). *Botanical J. (U.S.S.R.)*, 1975, **60**, 7, 1011-1016 (en russe).
- [4] RYNDINA D. D., ZESENKO A. Ya. Morskaya radioekologiya (Radioécologie marine). Kiev, Naukova Dumka, 1970 (en russe).
- [5] FEDULOV Yu. P. Autor kand. diss., iz-vo Moskovskogo Yuniversiteta (Résumé de thèse), Université de Moscou, 1974 (en russe).
- [6] KITROV Yu. A. Autor kand. diss. iz-vo Moskovskogo Yuniversiteta (Résumé de thèse), Université de Moscou, 1973 (en russe).
- [7] KITROV Yu. A., VOROB'EV L. N. Opredelenie aktivnosti ionov kalija v zitoplazme i vakuoli kletok *Nitella*  $\text{K}^+$ -chuvstvitel'nymi mikroelectrodami novogo tipa (Détermination de l'activité des ions potassium dans le cytoplasme et les vacuoles de cellules de *Nitella* avec des micro-électrodes d'un type nouveau. *Physiology of plants (U.S.S.R.)*, 1971, **18**, 6, 1169-1173 (en russe).
- [8] CHIBIRAJTE N. A., MARCHYULENENE D. P., POLIKARPOV G. G. Karovye vodorosli i ikh ispol'zovanie v issledovanii biologicheskikh protsessov kletki (Les Characées et leur culture dans l'étude des phénomènes cellulaires) Vilnius, Institut de botanique, 1973 (en russe).

- [9] DAINTY J. Ion transport and electrical potentials in plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1962, **13**, 379-402.
- [10] HAMPSON M. A. Uptake of radioactivity by aquatic plants and location in the cells. *J. exp. Bot.*, 1967, **18**, 18-53.
- [11] HIGINBOTHAM N. Electropotentials of plant cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1973, **24**, 25-46.
- [12] MCROBBIE E. A. C. Ionic relation of *Nitella translucens*. *J. Sen. Physiol.*, 1962, **45**, 861-878.
- [13] NEVINS D. J. ENGLISH P. D., ALBERSHEIM P. Changes in cell wall polysaccharides associated with growth. *Plant Physiol.*, 1968, **43**, 914-922.
- [14] OSTERHOUT W. J. V. Ion transport and membranes biophysical outline. 1957.
- [15] RADENVIČ Č., VOROBEV L. N., PEVIČIČ M., KITROV YU. A., VUCINIČ Ž. Bioelectric properties of the *Nitella* cell wall. *Studia Biophys.*, 1974, **44**, 57-65.
- [16] SPANSWICK R. M. Electrophysiological techniques and the magnitudes of the membrane potential and resistance of *Nitella translucens*. *J. exp. Bot.*, 1970, **21**, 617-627.