

УДК 581.112.6

ЗНАЧЕНИЕ НЕОСМОТИЧЕСКОГО КОМПОНЕНТА КОРНЕВОГО ДАВЛЕНИЯ ДЛЯ НАГНЕТАНИЯ ВОДЫ КОРНЯМИ

МОЖАЕВА Л. В., ПИЛЬЩИКОВА Н. В., КУЗИНА В. И.
(Кафедра физиологии растений)

В ряде работ [11, 12, 18, 25] показано, что корневое давление (движущая сила плача растений) имеет двойственную природу и включает осмотический и неосмотический компоненты. Величина осмотического компонента определяется осмотическим потенциалом (ОП) пасоки и обуславливает пассивное поступление воды в сосуды ксилемы корня по градиенту ее активности. Неосмотический компонент зависит от энергии дыхания [11, 18, 25], величина его уменьшается под влиянием ингибиторов окислительного фосфорилирования — KCN [25] и 2,4-ДНФ [18] — и возрастает при усилении фосфорилирования [10, 11]. Показано, что увеличение неосмотического компонента сопровождается повышением скорости плача, причем нагнетание воды в сосуды может происходить против градиента ее активности, т. е. из растворов с более высоким ОП, чем у пасоки. Возможность нагнетания воды корнями против осмотического градиента показана также в опытах с помещением корней в растворы солей, гипертонические по отношению к пасоке [12].

Таким образом, полученные данные позволяют говорить о процессе активного нагнетания воды в сосуды. Имеются сведения [11] о том, что с увеличением неосмотического компонента усиливается плач и возрастает нагнетание воды против градиента ОП. Однако это наблюдалось в кратковременных опытах продолжительностью 1 ч. Кроме того, для повышения ОП среды в них использовался инулин как индифферентное вещество, не проникающее в корни.

В связи с этим нами ставилась задача проследить, как изменяется соотношение между скоростью нагнетания воды и величиной осмотического и неосмотического компонентов корневого давления при длительном пребывании корней в питательном растворе с повышенной концентрацией солей.

Кроме того, выяснялась природа активного компонента корневого давления. Ранее нами было высказано предположение, что нагнетание воды может происходить в результате обратимого сокращения клеток корня при участии актомиозиноподобных белков [12, 13], присутствие которых показано в корне [8, 9]. С помощью этих белков, обладающих АТФ-азной активностью, энергия АТФ может использоваться на процесс активного нагнетания воды. В связи с этим изучалось влияние NaF и Pb(NO₃)₂ как веществ, способных подавлять АТФ-азную активность [3, 16, 17], на скорость нагнетания воды и компоненты корневого давления. Изучалось также влияние камфоры, которая в медицине используется в качестве стимулятора сердечных сокращений [6] и, по наблюдениям Боса [1], усиливает проталкивание воды живыми клетками стебля.

Материал и методика

Объектом опытов был подсолнечник (*Heliathus annuus* L.) сорта Саратовский 10 в возрасте 45 дней, выращенный в теплице лаборатории искусственного климата на разбавленной вдвое питательной смеси Кнопа под люминесцентными лампами. Интенсивность освещения на уровне растений составляла 10—12 тыс. люкс, длина дня — 16 ч.

Изучалось влияние трех концентраций питательного раствора. В 1-м варианте (контроль) растения помещали на свежую исходную смесь Кнопа (1/2 N), во 2-м — на раствор с 2 нормами (2 N) и в 3-м — на раствор с 4 нормами (4 N) смеси Кнопа. Через 4, 24, 72 и 120 ч растения переносили на свежую смесь соответствующей концентрации, декапитировали на уровне корневой шейки и определяли скорость плача, которая служила показателем скорости нагнетания воды корнями, движущую силу плача, осмотический и неосмотический компонент корневого давления.

При изучении действия химических веществ часть растений после декапитации на 4—5 ч помещали на дистиллированную воду, часть — на растворы соответствующих веществ. В течение этого времени учитывали скорость плача, а в конце экспозиции — движущую силу, осмотический и неосмотический компоненты корневого давления. рН растворов или воды доводили до 5,6—5,8.

Для определения скорости плача на корневую шейку надевали каучковую трубку, которую присоединяли к дугообразно изогнутой стеклянной трубке с капиллярным каналом. Пасоку собирали в градуированные пробирки. Скорость плача учитывали по объему пасоки, выделенной за 1 ч. Движущую силу плача определяли методом, предложенным Д. А. Сабининым [15], по величине ОР внешнего раствора (P_e), останавливающего плач. В качестве осмотически действующего вещества использовали полиэтиленгликоль с молекулярным весом около 30 000. Измерение плача проводили при 17°. Осмотический компонент корневого давления определяли по величине ОР пасоки (P_i). Величину ОР в обоих случаях измеряли криоскопическим методом. Неосмотический компонент корневого давления, условно называемый метаболическим давлением, находили по разнице $P_e - P_i$.

Приведенные ниже данные о скорости плача являются средними для группы из 12—14 растений. Осмотические величины являются средними для трех аналогичных групп растений по 4—5 растений в каждой. В обоих опытах определяли скорость поступления в пасоку осмотически действующих веществ, которую рассчитывали как произведение объема выделенной пасоки и величины ее ОР [11]. Определяли также концентрацию калия в пасоке с помощью пламенного фотометра. Статистическая обработка показала достоверность различий между вариантами.

Величина компонентов корневого давления и скорость нагнетания воды корнями при различной концентрации питательного раствора

Как видно из табл. 1 и 2, у растений на растворах более высокой концентрации (с увеличением ОР раствора и времени воздействия) скорость плача, как и следовало ожидать, была меньше. В то же время показатели, характеризующие движущую силу плача, менялись в противоположном направлении — с увеличением концентрации внешнего раствора они повышались. Следует отметить, что ОР внешнего раствора, останавливавшего плач, в зависимости от варианта примерно в 1,5—2,5 раза превышал ОР пасоки. Следовательно, в соответствии с литературными данными [11, 12, 18, 25] он во всех случаях включал

Таблица 1

Скорость и движущая сила плача при различных концентрациях питательного раствора

Экспозиция, ч	Скорость плача, 10^{-1} мл/ч	Корневое давление, атм	Осмотическое давление пасоки, атм	Метаболическое давление, атм	Доля метаболического в корневом давлении, %	Скорость секреции солей с пасокой, $\text{атм} \cdot 10^{-1}$ мл	Содержание калия в пасоке, $\mu\text{мг}$	Скорость секреции калия, $\mu\text{г}/\text{ч}$
1/2N смеси Кнопа (0,29 атм)								
3	4,7±0,38	1,92±0,18	0,82±0,05	1,10±0,08	57,3	3,85	280	136,1
24	6,0±0,42	2,05±0,21	0,69±0,03	1,36±0,11	66,3	4,14	212	127,2
72	6,8±0,37	1,74±0,18	0,65±0,04	1,09±0,09	62,6	4,42	228	155,0
120	5,5±0,28	1,88±0,16	0,78±0,06	1,10±0,12	58,5	4,29	257	141,4
2N смеси Кнопа (1,16 атм)								
3	2,3±0,12	3,01±0,28	1,01±0,06	2,00±0,11	66,4	2,32	318	73,1
24	3,4±0,18	3,74±0,32	1,09±0,07	2,65±0,13	70,8	3,71	301	102,3
72	2,0±0,15	3,84±0,31	1,31±0,09	2,53±0,18	65,9	2,62	370	74,0
120	1,2±0,19	4,14±0,37	1,40±0,12	2,74±0,14	66,2	1,68	391	46,9
4N смеси Кнопа (2,32 атм)								
3	1,8±0,21	3,63±0,29	1,35±0,11	2,28±0,18	62,8	2,43	335	60,3
24	1,5±0,16	4,58±0,39	1,92±0,17	2,66±0,16	58,1	2,88	359	53,9
72	1,4±0,12	4,56±0,41	2,01±0,19	2,55±0,21	55,9	2,81	415	58,1
120	0,7±0,10	5,15±0,40	2,36±0,22	2,79±0,12	54,2	1,65	438	30,7

как осмотический, так и неосмотический компоненты. Величина и соотношение их при увеличении ОР среды менялись по-разному.

ОР пасоки был довольно высоким (табл. 1). В пасоке содержалось большое количество калия, вклад которого в общий ОР составлял около 25—30%. Остальная часть ОР создавалась за счет других осмотически действующих веществ как минеральных, так и органических. По литературным данным, пасока подсолнечника в фазу, предшествующую бутонизации растений, содержит значительное количество аминокислот [4]. С повышением концентрации внешнего раствора ОР пасоки увеличивался более равномерно, чем метаболическое давление, и при этом значительно в вариантах с 4N смеси Кнопа. Тем не менее

Таблица 2

Относительные величины скорости и движущей силы плача при различных концентрациях питательного раствора (% к варианту 1/2N смеси Кнопа)

Экспозиция, ч	Скорость плача	Корневое давление	Осмотическое давление	Метаболическое давление	Доля метаболического в корневом давлении	Скорость секреции солей с пасокой	Содержание калия в пасоке	Скорость секреции калия
2N смеси Кнопа								
3	48,9	156,8	123,2	181,8	115,9	60,2	113,6	53,7
24	56,7	182,4	158,0	194,8	106,8	89,6	156,1	80,4
72	29,4	220,7	201,5	232,1	105,3	69,3	162,3	47,7
120	21,8	220,2	179,5	249,1	113,2	39,2	152,1	33,2
4N смеси Кнопа								
3	38,3	189,1	164,6	207,3	109,6	63,1	119,6	44,3
24	25,0	223,4	278,3	195,5	87,6	69,6	169,3	34,8
72	20,6	262,1	309,2	233,0	89,3	63,6	182,0	37,5
120	12,7	273,9	302,6	253,7	92,6	38,5	170,4	21,7

ОР пасоки в опытных вариантах некоторое время оставался ниже ОР внешнего раствора. Так, в варианте с 2 N смеси Кнопа ОР раствора и пасоки выравнивались примерно через день, а при более высокой концентрации 4 N — только спустя 5 дней.

Повышение ОР пасоки было обусловлено тем, что поступление воды с пасокой снижалось значительно, чем поступление осмотически действующих веществ, в частности калия (табл. 2). Увеличение ОР пасоки обусловливалось как повышением содержания в ней калия, так и других осмотически действующих веществ. При повышении ОР пасоки в конце опыта в варианте с 4 N на 302% концентрация калия была выше на 170%.

Метаболическое давление возрастало с повышением концентрации внешнего раствора быстрее, чем ОР пасоки. Уже через 3 ч оно примерно в 2 раза превосходило контроль. Интересно, что метаболическое давление в отличие от ОР пасоки в вариантах с 2 N и 4 N смеси Кнопа повышалось почти до одного и того же уровня — около 2,8 атм. Это в 2—2,5 раза превышало метаболическое давление у растений контрольного варианта, находившихся в нормальных условиях, и соответствовало максимальным величинам корневого давления, полученным для травянистых растений при измерении манометрическим методом [15, 23]. Общая величина компенсационного ОР, останавливающего плач, оказалась более высокой и достигала 5 атм.

Метаболическое давление во всех вариантах превосходило ОР пасоки (табл. 1). Относительная его доля в общем корневом давлении также была больше, она несколько увеличивалась в варианте с 2 N смеси Кнопа и уменьшалась при длительном действии высокой концентрации внешнего раствора в варианте с 4 N смеси Кнопа вследствие повышения ОР пасоки.

Повышение ОР пасоки и метаболического давления в ответ на увеличение концентрации внешнего раствора, очевидно, является активной приспособительной реакцией корня, направленной на преодоление возросшей водоудерживающей силы среды. Из приведенных данных следует, что метаболическое давление — более лабильный и регулируемый компонент корневого давления, чем ОР пасоки, и обеспечивает более быстрое приспособление корня к меняющимся условиям, на что указывают быстрые изменения и некоторые колебания этой величины в ходе опыта.

Рассмотрим теперь соотношения между скоростью нагнетания воды и величинами движущих сил плача. Если передвижение воды осуществляется осмотически, то поступление ее в сосуды корня может происходить только в том случае, когда ОР пасоки будет выше, чем ОР внешнего раствора. Данные, приведенные в табл. 2, показывают, что в контрольном варианте эта разница была непропорциональна скорости плача, а в опытных вариантах была даже отрицательной. В последнем случае вода могла поступать в сосуды лишь в результате ее передвижения против градиента активности под влиянием неосмотических сил. Следовательно, причиной поступления воды могло быть только метаболическое давление. Как отмечалось выше, в вариантах с помещением корней в более концентрированные растворы оно возрастало до величин, превышающих ОР внешнего раствора, и могло обеспечить поступление воды даже при наличии отрицательного градиента для осмотического передвижения воды. Однако скорость плача в опытных вариантах была значительно ниже, чем в контрольном, и со времени продолжала уменьшаться. Это могло быть связано с частичным оттоком воды из клеток корня под действием осмотических сил внешнего раствора и постепенным их обезвоживанием.

Скорость секреции солей и особенно поступления калия с пасокой коррелировала со скоростью плача — снижение скорости плача в ва-

риантах с 2N и 4N смеси Кнопа сопровождалось уменьшением скорости поступления солей в сосуды. В известной мере это может служить указанием на передвижение ионов, в частности калия, вместе с водой в сосуды ксилемы. Меньшее подавление поступления в пасоку солей и калия, чем воды в вариантах с 2N и 4N смеси Кнопа, возможно, связано с более значительным проникновением их в клетки корня из растворов более высокой концентрации, а также с изменением десорбирующей способности клеток.

Величина компонентов корневого давления и скорость нагнетания воды корнями при химических воздействиях

Данные табл. 3 показывают, что NaF в концентрации $2 \cdot 10^{-2}$ M и Pb(NO₃)₂ в концентрации 10^{-3} M снижали скорость плача. Сильным было действие NaF, что, по-видимому, обуславливалось более высокой концентрацией этого ингибитора. Камфора в концентрации $5 \cdot 10^{-4}$ M

Т а б л и ц а 3

Влияние химических воздействий на скорость и движущую силу плача

Вариант	Скорость плача, 10^{-1} мл/ч	Корневое давление, атм	Осмотическое давление пасоки, атм	Метаболическое давление, атм	Доля метаболического в корневом давлении, %	Скорость секреции солей с пасокой, атм · 10^{-1} мл ч	Содержание калия в пасоке, у/мл	Скорость секреции калия, у/ч
Контроль	$4,8 \pm 0,29$ 100	$2,25 \pm 0,12$ 100	$1,11 \pm 0,06$ 100	$1,14 \pm 0,13$ 100	50,6 100	4,85 100	2,47 100	118,6 100
NaF 10^{-2} M	$1,7 \pm 0,18$ 35,4	$1,85 \pm 0,10$ 82,2	$1,45 \pm 0,10$ 143,5	$0,40 \pm 0,03$ 35,1	21,6 42,6	2,46 50,7	318 127,8	54,1 45,6
Pb(NO ₃) ₂ 10^{-3} M	$2,8 \pm 0,21$ 58,3	$2,10 \pm 0,13$ 93,3	$1,24 \pm 0,12$ 128,8	$0,86 \pm 0,09$ 75,4	40,9 80,8	3,47 71,5	284 114,9	79,5 67,0
Камфора $5 \cdot 10^{-3}$ M	$3,1 \pm 0,28$ 64,5	$1,97 \pm 0,11$ 87,0	$1,28 \pm 0,09$ 126,7	$0,69 \pm 0,08$ 60,5	35,0 69,1	3,97 81,8	302 122,2	9,36 78,6
Камфора $5 \cdot 10^{-4}$ M	$7,6 \pm 0,33$ 158,3	$2,58 \pm 0,18$ 114,7	$0,66 \pm 0,05$ 62,4	$1,92 \pm 0,21$ 168,4	74,4 147,0	5,02 103,5	163,0 66,0	123,9 104,4

Пр и м е ч а н и е. В числителе—абсолютные величины, в знаменателе—% к контролю.

стимулировала плач, а в более высокой концентрации ($5 \cdot 10^{-3}$ M) оказывала угнетающее действие. Следует отметить, что величина компенсационного ОР, останавливающего плач, во всех вариантах данного опыта, как и в проводившихся ранее, была выше ОР пасоки. Это позволило выделить в корневом давлении осмотический и неосмотический компоненты. Под влиянием указанных выше веществ они изменялись неодинаково. Изменения величины осмотического компонента, представленного ОР пасоки, были противоположны изменениям скорости плача, они возрастали с уменьшением последней. Аналогично осмотическому потенциалу пасоки менялась концентрация в ней калия. В то же время метаболическое давление строго коррелировало со скоростью плача: уменьшение или увеличение метаболического давления и его относительной доли в общем корневом давлении сопровождалось таким же уменьшением или увеличением скорости плача. Величина ме-

табалического компонента определяла изменение и общую величину корневого давления.

Полученные результаты говорят об отсутствии зависимости между скоростью плача и величиной ОР пасоки и о наличии тесной взаимосвязи между величиной метаболического давления и скоростью плача. Они свидетельствуют о том, что в нагнетании воды корнем ведущую роль играет неосмотический компонент корневого давления и действие указанных химических веществ на плач обуславливалось влиянием их именно на этот активный компонент. Изменения ОР пасоки не были непосредственно связаны со скоростью плача. Однако в этих опытах, как и в предыдущих, наблюдался параллелизм между скоростью плача и скоростью секреции солей, в частности ионов калия, с пасокой. При этом, как и в предыдущих опытах, скорость подачи солей изменялась менее значительно, чем скорость плача, благодаря чему при замедлении последнего пасока становилась более, а при ускорении менее концентрированной. Поскольку в данном опыте не происходило поступления осмотически действующих веществ извне, то изменения в поступлении веществ с пасокой, по-видимому, могли быть обусловлены различиями в десорбирующей способности протоплазмы клеток корня. Что касается параллелизма в скорости поступления воды и солей с пасокой, то он, как и в предыдущих опытах, мог обуславливаться поступлением солей в сосуды вместе с выталкиваемой в них водой.

Обсуждение результатов

Осмотический потенциал внешнего раствора, останавливающего плач, во всех вариантах опытов был выше ОР пасоки, что согласуется с результатами, полученными ранее нами и другими исследователями [11, 12, 18, 25]. Тем самым еще раз подтверждается, что для нагнетания воды корнем необходимо участие как осмотических, так и неосмотических сил. Вместе с тем функциональное значение этих сил в процессе нагнетания воды, по-видимому, различно. Об этом свидетельствуют соотношения скорости плача и величины указанных сил.

В рассмотренных выше опытах величина ОР пасоки и скорость плача менялись в противоположном направлении: чем больше увеличивался ОР пасоки, тем меньше становилась скорость плача. Подобные данные получены и другими исследователями. В частности, показано, что усиление плача, как правило, сопровождается разбавлением пасоки [11, 12, 24].

О несоответствии между ОР пасоки и скоростью нагнетания воды свидетельствует и то, что в ряде случаев она может поступать в сосуды против градиента ОР. Так, в опытах с высокой концентрацией солей во внешней среде поступление воды происходило против осмотического градиента примерно в 1 атм. Аналогичную картину наблюдали и другие исследователи [11, 12]. Против подобной интерпретации результатов обычно выдвигается возражение, заключающееся в том, что в поглощающей зоне корней ОР пасоки может быть выше, чем на уровне пенька или корневой шейки, где обычно собирается пасока, и фактически движение воды происходит в соответствии с осмотическим градиентом. Однако наши опыты с переносом корней на концентрированные растворы солей показывают, что хотя выравнивание ОР пасоки с ОР среды и наблюдается, но оно идет довольно медленно и различия сохраняются длительное время — от одного до нескольких дней. Подобные данные имеются и в литературе [7]. Поэтому мало вероятно, что такое выравнивание происходит намного быстрее в поглощающей зоне корней, поскольку вещества, поступающие в сосуды, передвигаются дальше с током пасоки. Кроме того, недавно в опытах, проведенных с подсолнечником сорта Саратовский 10, показано, что в средней части корневой системы, непосредственно участвующей в поглощении воды,

пасока имеет более низкий ОР, чем в расположенных выше участках, и что наибольший ОР имеет пасока в зоне корневой шейки [18].

Согласно осмотической теории плача, которая в настоящее время является наиболее признанной [19, 20, 22], величина ОР пасоки имеет решающее значение для поступления воды в сосуды и движущая сила плача определяется разницей между ОР пасоки и внешнего раствора. Теоретически именно эта величина должна соответствовать величине корневого давления, которое измеряется манометрическим методом или по ОР внешнего раствора, останавливающего плач. Фактически ни то, ни другое не имеет места, так как разница между ОР пасоки и окружающего раствора в ряде случаев оказывается меньше этих величин или даже может быть отрицательной.

Вместе с тем известно, что изменения ОР внешнего раствора отражаются на скорости плача очень быстро — в течение 30 с [20].

Это подтверждает сделанный ранее [11] вывод, что величина ОР пасоки служит не столько для нагнетания воды, сколько для удержания ее в сосудах ксилемы.

Вместе с тем, как отмечено выше, определение компенсационного давления позволяет обнаружить присутствие в корнях неосмотического компонента или метаболического давления клеток корня. Рассмотрим, какова роль этого компонента в процессе нагнетания воды.

Приводимые в настоящей работе литературные данные [11, 12] показывают, что плач может наблюдаться только при наличии метаболического давления. Усиление плача обычно связано с повышением метаболического давления [11]. Что касается снижения скорости плача, то оно может происходить как на фоне снижения, так и на фоне повышения метаболического давления. В случае повышения ОР среды скорость плача снижалась при увеличении метаболического давления, которое возрастало в ответ на увеличение водоудерживающих сил среды. На основании литературных данных можно предположить, что метаболическое давление могло увеличиваться вследствие изменений энергетического обмена клеток, в частности усиления образования богатых энергией фосфорных соединений. Подобная реакция растений отмечена в условиях засоления почвы [5]. Имеются также данные, указывающие на увеличение потребления кислорода на единицу объема поглощенной растениями воды при повышении концентрации внешнего раствора [21]. Очевидно, при повышении ОР среды активное нагнетание воды корнем достигается ценой больших энергетических затрат и снижением эффективности использования энергии в этом процессе, так как количество воды, выделяемое с пасокой на 1 атм метаболического давления, уменьшается.

При действии NaF и $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ снижение скорости плача было сопряжено с уменьшением метаболического давления, причем степень снижения названных показателей была примерно одинакова. Количество воды, выделенное на единицу давления, при использовании обоих веществ также было близким. Это показывает, что оба они скорее всего действовали на одно и то же звено в механизме процесса нагнетания воды. Таким звеном могла быть АТФ-аза, локализованная на плазмалемме. Известно, что фторид может быть также ингибитором гликолиза [17]. Однако у подсолнечника он вызывает лишь небольшое снижение дыхания корней [2], которое не может сильно подавлять плач. Более вероятной причиной его подавляющего действия как на плач, так и на метаболическое давление, по-видимому, является торможение магнийзависимой АТФ-азы, отмеченное и другими исследователями [16].

Показано, что действие ионов свинца локализовано на плазматической мембране и, вероятно, включает подавление АТФ-азы, локализованной в плазмалемме [3].

Полученные данные свидетельствуют об участии белков, обладающих АТФ-азной активностью, в процессе нагнетания воды, что согласуется с результатами наших предыдущих исследований [9, 11, 12, 13]. Кроме того, они указывают на возможное участие в этом процессе АТФ-азы поверхностной плазматической мембраны.

В опытах с камфорой установлено, что действие этого вещества на плач и метаболический компонент в зависимости от концентрации может быть стимулирующим или угнетающим. Подобное действие оказывает камфора и на амплитуду систолических сокращений сердца животных организмов [6]. Однако чувствительность тканей корня к этому веществу много ниже чувствительности тканей животных: если сократительная деятельность сердца кролика стимулируется камфорой в разведении 1 : 10 000 000 000 и 1 : 50 000 000 000, то для клеток корня стимулирующая концентрация составляет 5×10^{-4} М. Но сам факт в принципе сходной ответной реакции указывает на наличие в животных и растительных клетках сходных акцепторных механизмов, которые могут иметь отношение к близким по своей природе процессам сокращения. Полученные данные косвенно подтверждают предположение об участии подобного механизма в нагнетании воды. Необходимость наличия для этого процесса АТФ-азы указывает на вероятное участие в нем сократительных белков.

Приведенные данные свидетельствуют о тесной зависимости процесса нагнетания воды от метаболического давления. Абсолютная величина метаболического давления близка к величинам, измеренным манометрическим методом, соответствующим у взрослых травянистых растений 0,5—3 атм [15, 23]. Как указывает А. П. Петров [14], давление, которое при этом развивается в каждой отдельной клетке, должно быть очень небольшим. Но величина корневого давления является аддитивной и будет тем больше, чем больше клеток участвует в ее создании, т. е. чем сильнее развита корневая система. Результаты его опытов и данные других исследователей [26] подтверждают это положение.

Согласно нашим данным, основным компонентом корневого давления, по-видимому, является метаболическое давление. Что касается ОР пасоки, то его роль, как уже отмечалось выше, состоит главным образом не в нагнетании, а в удержании воды в сосудах.

Полученные данные подтверждают зависимость метаболического давления от энергии дыхания. Они свидетельствуют также в пользу ранее высказанного мнения, что метаболическое давление в корне создается в результате обратимого сокращения клеток поглощающей зоны при участии актомиозиноподобных белков.

Выводы

1. Корневое давление, измеренное по величине осмотического потенциала внешнего раствора, останавливающего плач, состоит из осмотического и неосмотического компонентов.

2. Процесс нагнетания воды корнями находится в тесной зависимости от величины неосмотического компонента корневого давления. Соответствия между скоростью нагнетания воды и величиной осмотического компонента не наблюдается.

3. Повышение осмотического потенциала питательного раствора приводит к увеличению неосмотического компонента корневого давления, что создает возможность для поступления воды в сосуды корня против градиента осмотического потенциала.

4. NaF в концентрации $2 \cdot 10^{-2}$ М и $Pb(NO_3)_2$ в концентрации 10^{-3} М уменьшают величину неосмотического компонента, что ведет к

снижению скорости плача. Камфора в концентрации $5 \cdot 10^{-4}$ М повышает величину неосмотического компонента и скорость плача, а в более высокой концентрации $5 \cdot 10^{-3}$ М вызывает их снижение.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бос Д. Ч. Избранные произведения по раздражимости растений. М., «Наука», 1964. — 2. Владимирцева С. В., Можаяева Л. В. Суточные изменения дыхательного метаболизма корней подсолнечника. «Изв. ТСХА», 1969, вып. 2, с. 3—12. — 3. Гордон Л. Х. Дыхание и водно-солевой обмен растительных тканей. М., «Наука», 1976. — 4. Гунар И. И., Крастина Е. Е., Брюшкова К. А., Беликова Е. М. О суточной периодичности в синтетической деятельности корней. «Изв. ТСХА», 1960, вып. 5, с. 19—34. — 5. Жуковская Н. В. Влияние засоления почвы на дыхание и фосфорный обмен растений. Автореф. докт. дис. М., 1973. — 6. Калмыков С. Т. Действие камфоры на сердце. Фармакология. Тр. Моск. вет. акад., т. IX. М., Сельхозгиз, 1955, с. 62—68. — 7. Литвинов Л. С. Изменение силы осмотического сосания корневой системы в зависимости от концентрации питательного раствора. Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Пермском университете, 1926, т. IV, вып. 10, с. 447—469. — 8. Можаяева Л. В., Булычева Е. М. Выделение сократительного белка из корней тыквы. «Докл. ТСХА», 1970, вып. 160, с. 148—151. — 9. Можаяева Л. В., Булычева Е. М. Свойства сократительного белка, выделенного из корней тыквы. «Изв. ТСХА», 1971, вып. 2, с. 3—9. — 10. Можаяева Л. В., Пильщикова Н. В. Изучение дыхания и некоторых показателей энергетического обмена корней в связи со скоростью плача. «Изв. ТСХА», 1968, вып. 6, с. 3—21. — 11. Можаяева Л. В., Пильщикова Н. В. О природе нагнетания воды корнями растений. «Изв. ТСХА», 1972, вып. 3, с. 3—15. — 12. Можаяева Л. В., Пильщикова Н. В. О неосмотическом поступлении воды в сосуды корня. «Изв. ТСХА», 1976, вып. 6, с. 3—11. — 13. Можаяева Л. В., Пильщикова Н. В., Зайцева Н. В. Изучение сократительных свойств клеток корня в связи с ритмичностью плача растений. «Изв. ТСХА», 1975, вып. 1, с. 8—13. — 14. Петров А. П. Биоэнергетические аспекты водного обмена и засухоустойчивости растений. Казань, Казанский ветеринарный институт, 1974. — 15. Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1955. — 16. Саламатова Т. С., Балаян Е. Н. Аденозинтрифосфатаза клеточных фракций зон роста корней люпина. Физиология растений, 1966, т. 13, вып. 1, с. 76—81. — 17. Семихатова О. А. Смена дыхательных путей. Л., «Наука», 1969. — 18. Сеницына З. А., Пейсахзон Б. И., Жолкевич В. Н. О неосмотическом компоненте корневого давления. «Докл. АН СССР», 1977, т. 232, № 1, с. 252—255. — 19. Слейчер Р. Водный режим растений. М., «Мир», 1970. — 20. Arisz W. H., Helder R. T., Van Nie R. «J. of Exp. Bot.», 1951, vol. 2, N 6, p. 257—297. — 21. Henderson L. «Plant Physiol.», 1934, vol. 9, p. 283—300. — 22. House C. R. Water transport in cells and tissues. L., 1974. — 23. Kramer P. T. Plant and soil water relationships: a modern synthesis. Mc Grow-Hill Book Company, New York, St. Louis, San Francisco, London, Sydney, Toronto, Mexico, Panama, 1969. — 24. Vaadia V. «Physiol. Plant.», 1960, vol. 13, N 4, p. 701—717. — 25. Van Overbeek T. «Am. J. Bot.», 1942, vol. 29, N 8, p. 677—682. — 26. Wiegler A. «Beitr. Biol. Pflanzen», 1893, Bd 6, S 1—211.

Статья поступила 8 июля 1977 г.

SUMMARY

It has been shown that root pressure in plants (sunflower) estimated by the value of osmotic potential of the outer solution which stops exudation consists of osmotic and non-osmotic components. The process of forcing water by roots depends on the value of non-osmotic component of root pressure. No conformity has been found between the water forcing rate and the value of osmotic component. Higher osmotic potential in nutrient solution results in greater non-osmotic component of root pressure, which allows water to get into root vessels against the osmotic potential gradient. NaF in concentration $2 \cdot 10^{-2}$ M and $Pb(NO_3)_2$ in concentration 10^{-3} M reduce the value of non-osmotic component, which results in lower exudation rate. Camphor in concentration $5 \cdot 10^{-4}$ M increases the value of non-osmotic component and the exudation rate, while that in concentration $5 \cdot 10^{-3}$ M reduces them.