

ПРОНИЦАЕМОСТЬ И ЭЛЕКТРОПРОВОДНОСТЬ ЛИСТЬЕВ РАЗНЫХ ЯРУСОВ ФАСОЛИ ПРИ ПОДВЯДАНИИ

В. Г. ЗЕМСКИЙ, Т. В. КАРНАУХОВА, Л. А. ПАНИЧКИН

(Кафедра физиологии растений)

Согласно теории Д. Н. Насонова и В. Я. Александрова [10], объективными показателями повреждения клеток могут быть уменьшение степени дисперсности биокolloидов цитоплазмы, повышение ее вязкости, сродства к красителям, увеличение проницаемости, смещение рН внутриклеточной среды в кислую сторону, генерация и распространение биоэлектрических потенциалов. Отмеченные изменения имеют общебиологический характер, поскольку в их основе лежат изменения нативной структуры белка, общие для всех живых организмов.

В связи с физиологической разнокачественностью листьев разных ярусов было интересно проследить за их реакцией на подвядание. С этой целью мы воспользовались таким показателем, как проницаемость тканей, которую учитывали по выделению электролитов в бидистиллированную воду.

Способность растительных тканей выделять вещества известна уже давно и теперь признана нормальным физиологическим процессом, который зависит от возраста, этапов развития, внешних и внутренних условий [4, 12, 14]. Во многих работах выявлена возможность использования суммарного выделения веществ как показателя устойчивости к неблагоприятным факторам внешней среды — морозу [8, 13], жаре [2, 11], засухе [6, 7, 9] и др.

Усиление выхода веществ из растительных тканей при повреждающих воздействиях связано, по-видимому, как с деструкцией цитоплазматических мембран, так и с изменением общего состояния цитоплазмы. Поэтому в случае резкого повышения проницаемости можно говорить о слабой устойчивости растительного объекта к данному фактору, а при более стабильном уровне выхода веществ — о способности противостоять ему.

В качестве показателя, характеризующего функциональное состояние растительных тканей, мы использовали также их электропроводность.

Методика

Объектом исследования служила фасоль сорта Мотольская белая. Растения выращивали в песчаной культуре на полной питательной смеси Кнопа с добавлением микроэлементов. Влажность в сосудах поддерживали на уровне 70% от полной влагоемкости песка путем ежедневного полива по массе. Опыт проведен в факторостатных условиях лаборатории искусственного климата при 16-часовом освещении и круглосуточной температуре 20°. В качестве источника освещения использовали люминесцентные лампы (освещенность около 10 000 люкс).

После разветвления пары простых листьев у части растений удаляли все последующие листья, верхушечную точку роста не удаляли. В результате мы имели две группы растений: контрольные — со всеми функционирующими листьями и подопытные, имеющие только пару простых листьев.

В соответствующие моменты вегетации листья обрывали и подвергали подвяданию на воздухе при температуре 20° в течение 30 мин, 1, 2, 3 и 4 ч. Часть листьев не обезвоживали.

Для определения проницаемости тканей из средней части каждого простого листа или дольки тройчатого листа металлическим сверлом выбивали диск диаметром 19 мм, который помещали в бюкс и заливали 10 мл бидистиллированной воды. Бюкс закрывали крышкой и оставляли на 30 мин при температуре 20°. После этого диски извлекали из бюкса и определяли электропроводность раствора.

Регистрацию электропроводности растворов на переменном токе (400 Гц) осуществляли с помощью универсального прибора для химических анализов ОМ-1 (Япония). При этом использовали ячейку с неполяризующи-

мися платиновыми электродами и постоянной, равной 1. Электропроводность тканей листа определяли на том же приборе, используя игольчатые электроды из нержавеющей стали, отстоящие друг от друга на расстоянии 3 мм. Электроды вводили в лист на всю толщину между жилками в средней

его части. Так как сопротивление клеточных мембран и симпласта очень велико, то, по-видимому, регистрируемая электропроводность отражает электропроводность апопласта. Все определения проводили в 3-кратной повторности.

Результаты и обсуждение

На рис. 1—6 представлены данные, характеризующие выход электролитов из тканей листьев определенного яруса, но подвядующих в разном возрастном и онтогенетическом состоянии.

При длительном подвядании у листьев всех ярусов фасоли обнаруживается волнообразный ход выделения веществ. В начальные сроки подвядания возрастание выхода веществ часто сменяется спадом, за которым вновь следует усиление этого процесса. Волнообразный характер изменения проницаемости тканей при длительном воздействии повреждающего агента, отмеченный ранее в литературе [3], по-видимому, надо рассматривать как закономерную ответную реакцию клеток (включая репарационные изменения) [1]. При сильном подвядании интенсивность выделения веществ, как правило, необратимо нарастает.

Если сопоставить динамики выделения веществ из листьев одного и того же яруса, но разного возраста, то нетрудно заметить, что у молодых листьев при подвядании проницаемость повышается в меньшей степени, чем у старых. Это особенно отчетливо проявляется у 1, 2 и 3-го тройчатых листьев, причем по мере старения длительное подсуши-

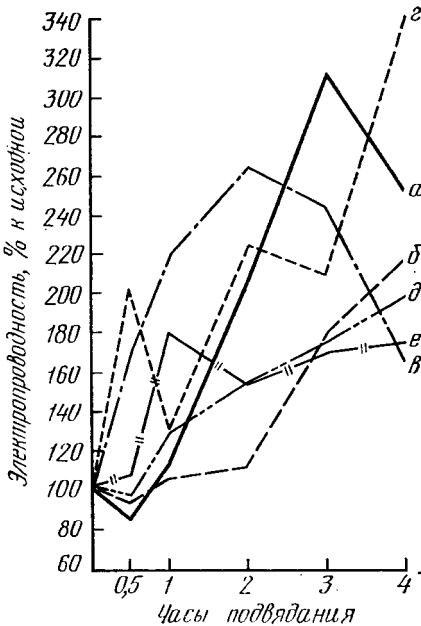


Рис. 1. Динамика выделения электролитов из тканей простых листьев контрольных растений при подвядании. а — начало разворачивания 1-го тройчатого листа (13 апреля); б — разворачивание 2-го тройчатого листа (17 апреля); в — разворачивание 3-го тройчатого листа (21 апреля); г — начало бутонизации (25 апреля); д — цветение — начало завязывания бобов (3 мая); е — формирование семян (19 мая).

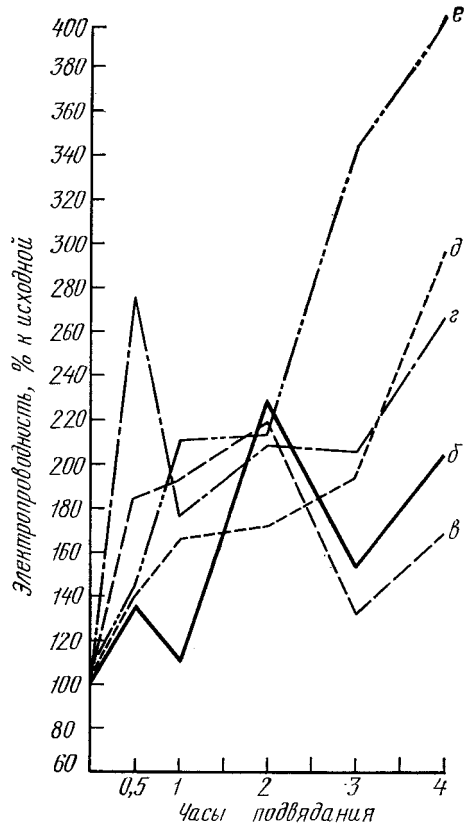


Рис. 2. Динамика выделения электролитов из тканей 1-го тройчатого листа контрольных растений при подвядании.

Обозначения те же, что на рис. 1.

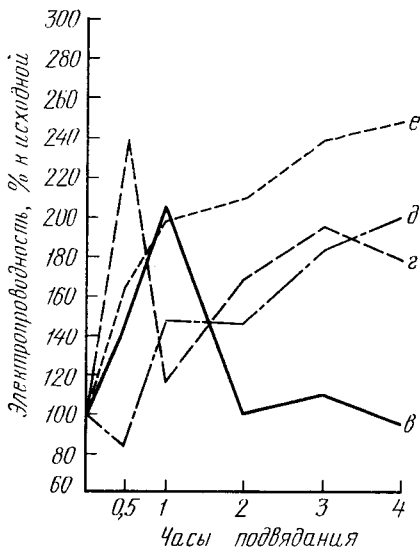


Рис. 3. Динамика выделения электролитов из тканей 2-го тройчатого листа контрольных растений при подвядании.

Обозначения те же, что на рис. 1.

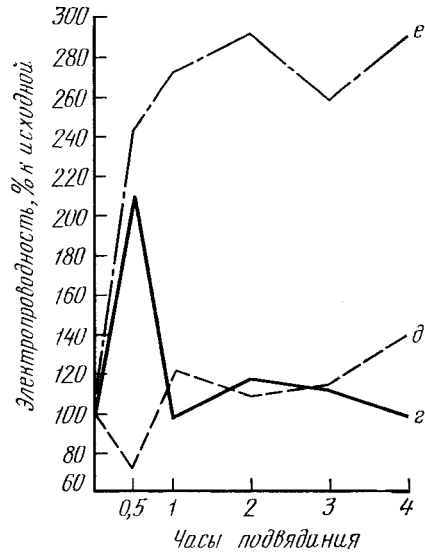


Рис. 4. Динамика выделения электролитов из ткани 3-го тройчатого листа контрольных растений при подвядании.

Обозначения те же, что на рис. 1.

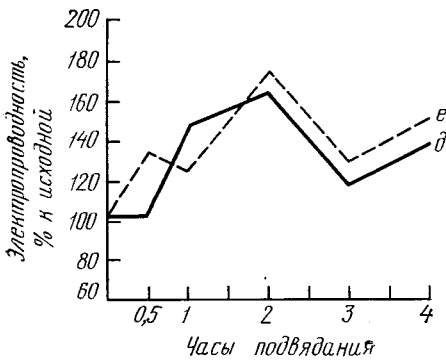


Рис. 5. Динамика выделения электролитов из тканей 4-го тройчатого листа контрольных растений при подвядании.

Обозначения те же, что на рис. 1.

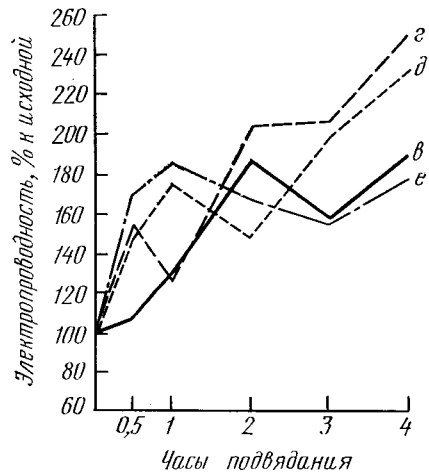


Рис. 6. Динамика выделения электролитов из тканей простых листьев опытных растений при подвядании. а — 21/IV — развертывание 3-го тройчатого листа; б — 25/IV — начало бутонизации; в — 3/V — цветение — начало завязывания бобов; г — 19/V — формирование семян.

вание вызывает все более резкое и необратимое возрастание проницаемости.

Самый верхний тройчатый лист, находящийся рядом с соцветием, оставался относительно молодым до конца опыта, и вследствие этого кривые выделения веществ у этого листа существенно отличались от аналогичных кривых нижерасположенных ярусов. В самом деле, выход электролитов из тканей четвертого яруса при подвядании происходит более плавно и, что особенно важно подчеркнуть, без резкого увеличения к концу воздействия.

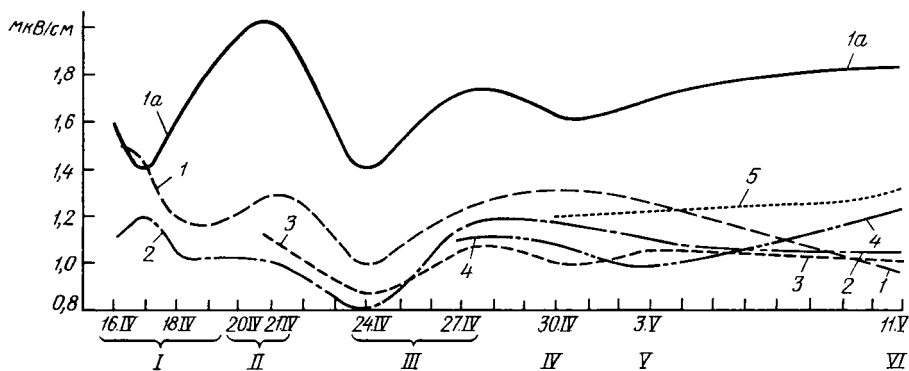


Рис. 7. Изменение электропроводности тканей листьев контрольных и опытных растений фасоли в онтогенезе.

1 — простые листья, 2, 3, 4 и 5 — 1, 2, 3 и 4-й тройчатые листья; 1a — простые листья опытных растений.

I — разворачивание 2-го тройчатого листа; II — разворачивание 3-го тройчатого листа; III — разворачивание 4-го тройчатого листа — начало бутонизации; IV — цветение; V — цветение — начало завязывания бобов; VI — формирование семян.

Таким образом, независимо от положения листьев на растении подвядание вызывает у них волнообразное изменение проницаемости тканей. Однако отмечаются и некоторые различия. Так, каждый последующий лист отличается более стабильным и относительно меньшим выходом веществ. Так как плавный и стабильный характер изменения проницаемости при воздействии повреждающего агента свойствен устойчивым тканям, можно думать, что верхние, физиологически деятельные листья активнее противостоят обезвоживанию. Последнее обусловлено и биологически: поскольку указанные ярусы играют важную роль в обеспечении пластическими веществами формирующегося соцветия, они должны располагать большими адаптационными возможностями к неблагоприятным условиям внешней среды.

Динамика выделения веществ из тканей простых листьев опытного варианта (рис. 6) при подвядании очень сходна с динамикой выделения их из тройчатых листьев (рис. 2, 3, 4, 5), особенно самого верхнего яруса. Необходимо при этом отметить, что кривые, характеризующие выход электролитов в разные сроки определения мало различались, т. е. были относительно плавными и не показывали резкого повышения интенсивности названного процесса при длительном подвядании. В то же время сглаженный характер динамики выхода веществ совсем не соответствовал их содержанию в тканях этих листьев. Так, содержание сухого вещества (г на 1 дм² листовой поверхности) в фазу цветение — начало завязывания бобов составило в контроле по ярусам (считая снизу): в простых листьях — 0,153, в 1-м тройчатом — 0,171, во 2-м — 0,169, в 3-м — 0,172, в 4-м тройчатом — 0,184. В простых листьях опытных растений оно было значительно выше — 0,225.

Итак, простые листья контрольного и опытного вариантов существенно различались по способности регулировать выход веществ в условиях подвядания. Другими словами, клетки тканей простых листьев опытных растений обладали повышенной способностью удерживать мембранные структуры в деятельном состоянии при нарастающем обезвоживании. Это приводит нас к выводу о том, что увеличение физиологической нагрузки на листья (вследствие удаления других ярусов) является положительным фактором. В нашем опыте оно способствовало повышению устойчивости к подвяданию.

Электропроводность тканей заметно изменялась с возрастом листа (рис. 7). Так, у простых листьев нормальных растений она вначале уменьшалась, а затем возрастала к разворачиванию 3-го тройчатого лис-

та. В бутонизацию снова наблюдалось ее падение, после чего следовал подъем, сменяющийся снижением.

Сходной была динамика электропроводности тканей у 1-го и 2-го тройчатых листьев; отличие от простого листа состояло лишь в том, что этот показатель снижался только в фазу бутонизации. Кроме того, для этих листьев были характерны меньший размах колебаний электропроводности и очень слабое понижение ее к концу опыта.

В листьях самых верхних ярусов (3-го и 4-го), которые разворачиваются в период бутонизации, подобных колебаний электропроводности не было; более того, она продолжала возрастать и в период формирования бобов.

На основании всего сказанного можно заключить, что возрастные изменения электропроводности листьев тесно связаны и с ярусным положением листа и с общим ходом развития растения.

Определенного внимания заслуживают данные об электропроводности тканей простых листьев опытных растений. Из рис. 7 видно, что электропроводность этих листьев вначале падает, а затем резко возрастает. В фазу бутонизации снова наблюдается сильное падение кривой. Подобное, но менее отчетливое изменение электропроводности отмечалось ранее и для простых листьев нормальных растений. Но в дальнейшем положение заметно менялось: если в тканях листьев опытного варианта после снижения электропроводность увеличивалась до конца наблюдений, то у контрольных она возрастала к началу цветения, а потом уменьшалась.

В целом же простые листья опытных растений на протяжении всей своей жизни отличались большей электропроводностью тканей от листьев всех ярусов контрольных. Вопрос о том, чем обусловлено подобное явление, требует дальнейшего изучения. Возможно, резкое повышение уровня электропроводности свидетельствует о внутренних перестройках мембран, приводящих к более интенсивному обмену ионов между цитоплазмой клеток и апопластом. Как известно, в оптимальных условиях водного режима и минерального питания, когда активность физиологических процессов высока, отмечается максимальная электропроводность тканей листьев [5].

На высокую функциональную активность простых листьев опытных растений указывает и повышенное содержание в них сухих веществ, а также сохранение ими на протяжении всего опыта тургесцентности и темно-зеленой окраски.

На основании рассмотренных в статье данных можно заключить, что проницаемость и электропроводность тканей служат достаточно объективными и тонкими показателями для характеристики как ярусной и возрастной изменчивости, так и ответной реакции на экспериментальные воздействия (подвядание, удаление отдельных листьев и пр.).

Выводы

1. Независимо от положения листьев на растении подвядание вызывает у них волнообразное изменение проницаемости тканей. Различие же состоит в том, что у каждого последующего листа выход веществ стабильнее и несколько ниже. Это позволяет говорить о большей устойчивости листьев верхних ярусов фасоли к воздействию повреждающего фактора.

2. По мере старения листьев интенсивность выделения электролитов при подвядании возрастает, однако в наименьшей степени у листьев верхних ярусов.

3. Характер изменения электропроводности тканей у листьев фасоли тесно связан как с их ярусным положением, так и с общим ходом развития растений.

4. Удаление большей части листового аппарата повышает устойчивость оставшихся листьев к подвяданию. При этом временной ход выделения электролитов из их тканей близок к таковому у верхних ярусов нормальных растений. Оставшимся после удаления листьям свойственна и наибольшая электропроводность тканей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В. Я. Проблема авторегуляции в цитологии. Репараторная способность клеток.—Цитология, 1964, т. 6, № 2, с. 133—151.—2. Беликов П. С., Карнаухова Т. В. Исследование теплоустойчивости отдельных растений пшеницы в связи с проблемой индивидуально-го отбора.—Докл. ТСХА, 1965, вып. 115, с. 159—164.—3. Беликов П. С., Кириллова Т. В. Интенсивность выделения веществ как показатель функционального состояния растительной клетки.—Изв. ТСХА, 1958, вып. 2, с. 21—38.—4. Гринева Г. М. О выделении веществ корнями растений при кратковременном анаэробозе.—Физиол. раст., 1961, т. 8, вып. 6, с. 686—691.—5. Гунар И. И., Паничкин Л. А., Х. Эль Кенани. Электропроводность тканей листа пшеницы в зависимости от условий минерального питания и водного режима.—Изв. ТСХА, 1974, вып. 2, с. 3—7.—6. Кожушко Н. Н. Выход электролитов как критерий оценки засухоустойчивости и особенности его использования для зерновых культур.—В кн.: Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л., «Колос», 1976, с. 32—43.—7. Максимов Н. А. О повышении проницаемости протоплазмы при завядании растений.—Докл. АН СССР, 1938, т. 21, № 4, с. 182—185.—8. Максимов Н. А., Комизерко Е. И. Влияние влажности почвы на рост и физиологические процессы у растений.—В сб.: Памяти Д. Н. Прянишникова. М., Изд-во АН СССР, 1950, с. 7—19.—9. Максимов Н. А., Сойкина Г. С. О влиянии засухи на проницаемость протоплазмы растительных клеток. Уч. зап. Саратов. гос. ун-та, 1940, т. 15, вып. 1, с. 229—248.—10. Насонов Д. Н., Александров В. Я. Реакция живого вещества на внешние воздействия. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1940.—11. Олейникова Т. В. Влияние высокой температуры и света на проницаемость протоплазмы клеток листьев яровых злаков.—В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.-Л., 1964, с. 70—81.—12. Сойкина Г. С. Возрастные изменения проницаемости протоплазмы. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1948, т. 6, вып. 1, с. 103—107.—13. Emmert F. M., Howlett F. S.—Proceedings of the American Society for Horticultural Science, 1953, vol. 62, p. 311.—14. Tukey H. B., Wittwer S. H., Tukey H. B.—Sci., 1957, vol. 126, N 3264, p. 120—121.

Статья поступила 4 июля 1979 г.

SUMMARY

Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) was grown in sand culture on complete Knop's solution at of 20° and the photoperiod of 16 hours. In the vessels moisture was kept at 70 % of the total moisture capacity of sand. Fluorescent lamps were used as the source of illumination. Under continuous wilting, undulatory excretion of electrolytes was observed in all bean leaves. The intensity of this process in leaves increased with age. The extent of electric conductivity in tissues is closely correlated with the leaf storiness and general development of plants. The temporal course of electrolyte excretion from the tissues of simple leaves (all the other stories being removed) corresponds to that in upper stories of normal plants. These leaves also have the highest electric conductivity of tissues.