

УДК 581.112.4

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ДВИЖУЩЕЙ СИЛЫ ПЛАЧА РАСТЕНИЙ КОМПЕНСАЦИОННЫМ И ДИНАМИЧЕСКИМ МЕТОДАМИ

Л. В. МОЖАЕВА, Н. В. ПИЛЬЩИКОВА, В. И. КУЗИНА

(Кафедра физиологии растений)

В поддержании и регулировании водообмена растений существенная роль принадлежит нагнетательной деятельности корневой системы [2—4]. В связи с этим важно знать природу и способы определения сил, создающих корневое давление (движущую силу плача растений). Исходя из представления об осмотической природе плача Д. А. Сабинин [11, 12] предложил простой динамический метод определения движущей силы, основанный на сравнении скорости плача в воде и растворе с известным осмотическим давлением, и высказал предположение, что ее можно определить и другим способом — по величине осмотического давления наружного раствора, останавливающего плач. На такую возможность указывал также Н. А. Максимов [4]. Предполагалось, что движущая сила плача корневой системы, находящейся в воде, соответствует осмотическому давлению пасоки [11].

Однако экспериментальная проверка второго способа, получившего название компенсационного метода [17], не дала ожидаемых результатов. Оказалось, что осмотическое давление раствора, останавливающего плач (компенсационное давление), значительно превышает осмотическое давление пасоки [5, 14, 17]. Было показано, что избыточное давление, названное активным давлением [17], энергозависимо [5, 14] и что вода может поступать в сосуды из растворов, гипертонических по отношению к пасоке [5, 7, 8, 14].

Было найдено также, что скорость плача коррелирует с величиной активного давления и не связана с изменениями осмотического давления пасоки [8—10]. На основании этих данных высказано предположение, что движущая сила плача имеет неосмотическую природу и определяется величиной активного давления [9, 10].

В связи с этим представлялось интересным сравнить данные, получаемые обоими методами в одинаковых условиях. Целью нашей работы было параллельное определение движущей силы плача компенсационным и динамическим методами при разных значениях осмотической силы среды и воздействии на корни химических веществ.

Методика

Опыты проводили с подсолнечником (*Helianthus annuus* L.) сорта Саратовский 10 в возрасте 40—45 дней, выращенным в лаборатории искусственного климата Тимирязевской академии на $\frac{1}{2}$ нормы смеси Кюппа. Интенсивность освещения на уровне растений 10—12 тыс. люкс, длина дня 16 ч, температура круглосуточно 20°.

В опытах определяли скорость плача по объему пасоки, выделенной за единицу времени одной корневой системой, и движущую силу плача компенсационным и динамическим методами. Как и в предыдущих опытах [8, 9], при использовании компенсационного метода определяли осмотическое давление

наружного раствора, останавливающего плач, осмотическое давление пасоки и по разнице между ними — активное давление, которое принимали соответствующим значению движущей силы плача. При определении последней динамическим методом Д. А. Сабинина [11] расчеты вели по форму-

ле $P_x = \frac{AP_e}{A - B}$, где P_x — величина движущей силы плача в атмосферах, P_e — осмотическое давление наружного раствора, A и B — соответственно скорость плача в воде и растворе. Значение движущей силы плача рассчитывали по средней скорости плача за

1 мин для интервалов в 1, 5, 10 и 15 мин после переноса корней на раствор.

Рассматриваемые ниже данные являются средними из трех опытов. В пределах одного опыта для каждого варианта использовали 12—15 растений, для которых определяли среднюю скорость плача, а собранную пасоку соединяли в одну порцию, служившую для определения осмотического давления и содержания калия. Осмотическое дав-

ление определяли криоскопическим методом, содержание калия — с помощью пламенного фотометра. Компенсационное давление находили у трех растений каждого варианта в каждом опыте. Скорость плача, компенсационное давление и движущую силу плача определяли в той же теплице, где выращивали растения, при температуре 20°. Подробности методики будут приведены при описании отдельных опытов.

Результаты и обсуждение

В 1-й серии опытов корневые системы после 2-часового пребывания в воде переносили в 0,5 н. раствор KCl с осмотическим давлением 2,29 атм на 2 ч, а затем снова переносили на воду. Как видно на рис. 1, в этом случае наблюдались характерные для таких условий изменения скорости плача, неоднократно отмечавшиеся другими исследователями [12, 15, 16]. Так, при переносе корней на раствор скорость плача вначале резко снижалась, а при возвращении на воду также резко повышалась до уровня, превышающего исходный, после чего постепенно снижалась. Сторонники осмотической гипотезы плача объясняют постепенное увеличение скорости плача в растворе повышением осмотического давления пасоки. Однако данные табл. 1 не подтверждают этого. В таблице приведены средние значения скорости плача в воде за 2-часовой период наблюдений и в растворе KCl за последние полчаса наблюдений. Значения осмотического давления относятся к пасоке, собранной за это время.

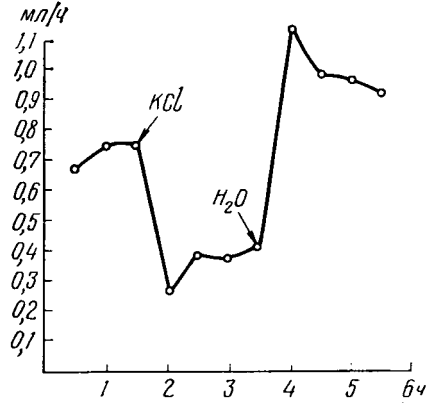


Рис. 1. Влияние изменений осмотической силы среды на скорость плача.

Компенсационное давление определяли в конце периода пребывания корней в воде и в растворе KCl и через 1 ч после переноса на воду.

Как видно из табл. 1, снижение скорости плача в растворе KCl сопровождалось некоторым повышением осмотического давления пасоки, что обуславливалось, по крайней мере частично, усилением поступления в сосуды калия. Однако это увеличение было недостаточным для создания осмотического градиента между пасокой и раствором. Следо-

Таблица 1
Скорость и движущая сила плача при воздействии KCl

Корнеобитаемая среда	Скорость плача, 10 ⁻¹ мл/ч	Компенсационное давление, атм	Осмотическое давление пасоки, атм	Активное давление, атм	Доля активного давления в компенсационном, %	Содержание калия в пасоке, мг
H ₂ O	7,0±0,5	2,43±0,21	0,90±0,07	1,53±0,13	63,0	206
KCl	<u>3,8±0,3</u> 54,3	<u>3,41±0,18</u> 140,3	<u>1,23±0,11</u> 136,7	<u>2,18±0,17</u> 142,5	<u>69,9</u> 101,3	<u>415</u> 201,9
H ₂ O после KCl	<u>9,0±0,6</u> 128,6	<u>2,70±0,12</u> 111,1	<u>0,88±0,08</u> 97,8	<u>1,82±0,16</u> 112,4	<u>67,4</u> 107,0	<u>219</u> 106,3

Примечание. В числителе — абсолютные величины, в знаменателе — % к контролю.

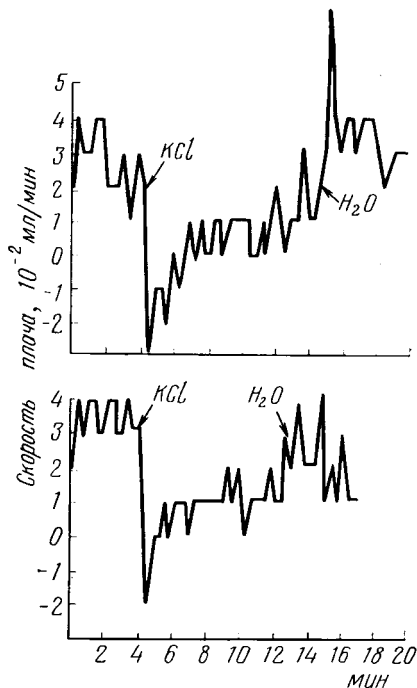


Рис. 2. Импульсная ритмичность плача (индивидуальные кривые двух растений).

Рассмотрим результаты определения движущей силы динамическим методом. Прежде всего нужно отметить, что при учете плача через минутные интервалы, который применялся в этом случае, обнаруживались характерные колебания скорости плача, причем в первую минуту после переноса корней на раствор KCl обычно наблюдался отрицательный плач (рис. 2). Это показывает, что раствор KCl был не только гипертоническим по отношению к пасоке, но его осмотическое давление превышало значение компенсационного давления контрольных растений, находящихся на воде, или, по крайней мере, было близко к нему. Можно было ожидать, что движущая сила плача, рассчитанная по формуле Д. А. Сабинина, будет близка к осмотическому давлению раствора KCl. В действительности ее значение оказалось выше. Так, для интервалов 1, 5, 10 и 15 мин оно составляло соответственно 3,71; 3,63; 4,54 и 3,58 атм. Сравнение с данными табл. 1 показало, что эти значения заметно выше осмотического и активного давления пасоки растений как во время пребывания их на воде, так и после переноса на KCl и приближаются к уровню компенсационного давления в конце 2-часового периода пребывания корней на растворе KCl.

Д. А. Сабинин [12] и Л. С. Литвинов [3] с помощью динамического метода установили, что движущая сила плача возрастает под влиянием концентрированных растворов, причем в некоторых случаях очень быстро, в течение 5—10 мин [12]. Поэтому можно было предполагать, что большие значения движущей силы плача в нашем опыте обусловлены применением довольно концентрированного раствора KCl.

Во 2-й серии опытов сравнивали получаемые обоими методами значения движущей силы плача при воздействии на корни химических веществ и низкой осмотической силы среды. Опыты проводили по следующей схеме. Растения делили на 3 группы. Корневые системы 1-й группы (контроль) оставляли на дистиллированной воде, 2-й —

вательно, поступление воды из раствора KCl происходило против осмотического градиента и постепенное усиление плача в этих условиях нельзя объяснить действием осмотических сил. Как видно из табл. 1, под влиянием KCl возрастало активное давление, которое и могло быть достаточным для обеспечения радиального передвижения воды. В связи с этим более вероятной причиной постепенного усиления плача в растворе KCl, по-видимому, было повышение активного давления, а не осмотического давления пасоки.

При обратном переносе корней на воду осмотическое давление снижалось до исходной величины. Активное давление при этом хотя и было ниже, чем на растворе KCl, но продолжало оставаться выше исходного уровня в воде. Поэтому более высокую скорость плача при возвращении корней на воду можно объяснить именно повышением активного давления.

Таким образом, изменения скорости плача в большой степени зависели от величины активного давления.

помещали на 10^{-3} М раствор аденина, 3-й — на 10^{-4} М раствор 2,4-динитрофенола (ДНФ); рН воды и растворов предварительно доводили до 5,8. Спустя 2 ч корневые системы переносили в другие сосуды, содержавшие соответственно воду, аденин и ДНФ, но с добавлением полиэтиленгликоля (ПЭГ) с осмотическим давлением 0,5 атм на 3 ч, после этого корни возвращали на исходные растворы без ПЭГ.

Как видно на рис. 3, аденин с самого начала стимулировал, а ДНФ снижал скорость плача, что характерно для действия этих веществ [10, 15]. Это наблюдалось как в отсутствие ПЭГ, так и после переноса корней на растворы с добавлением ПЭГ. Вместе с тем при воздействии на корни растворов с добавлением ПЭГ во всех вариантах скорость плача сначала снижалась, а затем повышалась.

Однако в отличие от предыдущих в этом опыте снижение происходило более плавно. Кроме того, в присутствии аденина оно было несколько меньше, а в случае с ДНФ, наоборот, больше, чем в воде, а через 1 ч составляло соответственно 27,7 и 53,8 % против 44,6 % в воде. В варианте с аденином скорость плача в последующем повышалась до уровня более высокого, чем в контроле (вода), в то время как при действии ДНФ повышение было выражено очень слабо, и скорость плача продолжала снижаться даже после устранения действия ПЭГ. Таким образом, снижение скорости плача при увеличе-

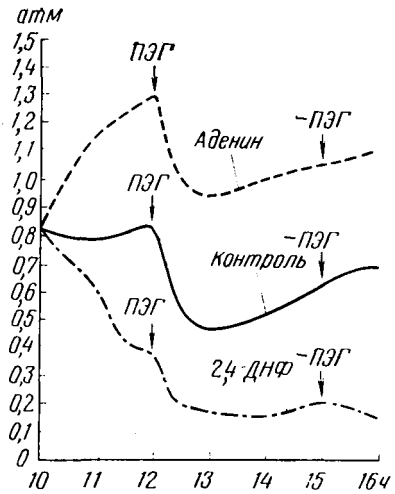


Рис. 3. Влияние химических воздействий и осмотической силы среды на скорость плача.

Таблица 2

Скорость и движущая сила плача при разных химических воздействиях. Определение компенсационным методом

Вариант	Скорость плача, мл/ч	Компенсационное давление, атм	Осмотическое давление, атм	Активное давление, атм	Доля активного давления в компенсационном, %
До переноса на ПЭГ					
Контроль	$0,87 \pm 0,07$	$1,66 \pm 0,13$	$0,80 \pm 0,10$	$0,86 \pm 0,05$	51,8
Аденин	$1,22 \pm 0,11$	$1,96 \pm 0,20$	$0,56 \pm 0,05$	$1,40 \pm 0,12$	71,4
2,4-ДНФ	$0,50 \pm 0,06$	$1,54 \pm 0,11$	$1,22 \pm 0,11$	$0,32 \pm 0,04$	20,8
3-часовое пребывание на ПЭГ					
Контроль	$0,56 \pm 0,04$	$1,82 \pm 0,17$	$0,85 \pm 0,06$	$0,97 \pm 0,08$	53,3
Аденин	$1,00 \pm 0,10$	$2,30 \pm 0,21$	$0,67 \pm 0,05$	$1,63 \pm 0,14$	70,9
2,4-ДНФ	$0,17 \pm 0,04$	$1,64 \pm 0,12$	$1,42 \pm 0,11$	$0,22 \pm 0,09$	13,4

Таблица 3

Движущая сила плача при разных химических воздействиях. Определение динамическим методом

Вариант	Продолжительность определения, мин			
	1	5	10	15
Контроль	$0,67 \pm 0,11$	$0,81 \pm 0,16$	$0,88 \pm 0,12$	$0,91 \pm 0,15$
Аденин	$0,86 \pm 0,14$	$1,03 \pm 0,13$	$1,14 \pm 0,11$	$1,21 \pm 0,15$
ДНФ	$0,69 \pm 0,13$	$0,79 \pm 0,12$	$0,81 \pm 0,16$	$0,79 \pm 0,10$

нии осмотической силы раствора ослаблялось под влиянием аденина и усиливалось под действием ДНФ.

При измерении через минутные интервалы во всех вариантах отмечались колебания скорости плача, характер которых, как и в предыдущих опытах, был неодинаковым не только в разных вариантах, но и у отдельных растений одного и того же варианта.

При использовании компенсационного метода (табл. 2) движущая сила плача в ходе опыта определялась дважды: в конце экспозиции до переноса на ПЭГ и через 3 ч после пребывания на растворе ПЭГ. Аденин в обоих случаях вызывал снижение осмотического давления пасоки и повышение компенсационного и активного давления, а ДНФ оказывал противоположное действие. Подобные изменения уже были отмечены ранее [5, 10]. В рассматриваемых опытах было показано также, что влияние аденина и ДНФ сохраняется и в условиях повышения осмотической силы среды. Противоположность действия этих веществ на величину активного давления является новым доказательством его зависимости от энергии АТФ, образующейся в клетках корня в процессе дыхания.

На основании приведенных данных отмеченные выше различия в скорости плача можно объяснить изменениями величины активного давления. Тем самым подтверждается сделанный ранее вывод, что активное давление фактически отражает значение движущей силы плача [9, 10].

В опытах, где движущую силу плача определяли динамическим методом (табл. 3), ее значения были значительно меньше, чем при определении компенсационным методом, и мало различались как в пределах каждого варианта, так и между вариантами. В контроле и в варианте с аденином при увеличении времени пребывания корней в растворе с добавлением ПЭГ они несколько повышались, а в случае с ДНФ оставались примерно на одном уровне. В варианте с аденином они несколько превышали контроль, а с ДНФ, по крайней мере в первые 5—10 мин, практически не отличались от него. Несколько меньшее значение движущей силы плача в этом варианте по сравнению с контролем при экспозиции 15 мин находилось в пределах ошибки определений.

Сопоставление этих данных со значениями, полученными компенсационным методом до переноса на растворы с добавлением ПЭГ, показывает, что в контроле значения движущей силы плача, найденные динамическим методом, близки к осмотическому и к активному давлению, в варианте с аденином они значительно отличаются от осмотического давления и приближаются к активному, особенно при экспозиции 10 и 15 мин, а в варианте с ДНФ резко отличаются как от осмотического, так и от активного.

Таким образом, динамический метод, по крайней мере при использовании гипотонического раствора ПЭГ, не позволяет выявить различий по величине движущей силы плача между вариантами с аденином и ДНФ, а компенсационный метод обнаруживает их. Возможно, что эти различия могут проявиться при более высоких концентрациях внешнего раствора. Однако применение более высоких концентраций, как показали предыдущие опыты, ведет к завышению величины движущей силы плача. Эти несоответствия обусловлены тем, что при переносе корней в раствор скорость плача изменяется непропорционально осмотической силе среды. Отсутствие такой пропорциональности, которую предполагал Д. А. Сабинин, можно объяснить действием неосмотических сил, способных ослаблять сопротивление току воды в сосудах из наружного раствора. Нужно также отметить, что динамический метод дает значительный разброс значений при параллельных определениях движущей силы, что, вероятно, связано с колебаниями

скорости плача. В связи с этим компенсационный метод, позволяющий быстро уравновесить действие как осмотических, так и неосмотических сил и вычленив действие последних, по-видимому, является более подходящим для определения движущей силы плача. Следует, однако, учесть, что и при использовании компенсационного метода применение концентрированных растворов для остановки плача также может привести к некоторому завышению значений движущей силы плача, поэтому время определения должно быть возможно более коротким. В частности, длительным временем определения (7 мин) можно объяснить получение нами в 1-й серии опытов более высоких величин движущей силы плача, чем во 2-й серии, где время определения было короче (5 мин).

В рассматриваемой работе получены новые доказательства участия неосмотических сил в нагнетании воды, однако механизм этого процесса пока остается невыясненным. На основании литературных и наших данных [10] можно предполагать, что этот механизм основывается на создании в корне не осмотического, а гидростатического градиента для радиального передвижения воды и включает сокращение протопластов клеток корня и изменения проницаемости мембран, связанных с участием сократительных белков [6]. На возможное участие сократительных белков в регулировании проницаемости мембран указывают и другие авторы [1, 13]. Однако для построения законченной схемы необходимо продолжение исследований.

Выводы

1. Параллельные определения движущей силы плача компенсационным и динамическим методами показали, что первый позволяет полнее выявить различия в значениях движущей силы плача при воздействии на корни аденина и ДНФ.

2. Изменения скорости плача коррелируют с величиной активного давления корневой системы, определяемого компенсационным методом, что указывает на неосмотическую природу движущей силы плача растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вахмистров Д. Б. Возможная регуляторная роль сократительных белков в проницаемости растительных клеточных мембран. — Биофизика, 1967, т. 12, № 2, с. 253—261. — 2. Карманов В. Г., Мелешенко С. Н. Физиологический механизм прямой и обратной связи в системе водного обмена растения. — Физиол. растений, 1971, т. 18, вып. 5, с. 959—965. — 3. Литвинов Л. С. Изменение силы осмотического сосания корневой системы в зависимости от концентрации питательного раствора. — Изв. Биол. НИИ при Пермском гос. ун-те, 1926, т. IV, вып. 10, с. 447—469. — 4. Максимов Н. А. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Л., Всесоюз. ин-т прикл. бот., 1926. — 5. Можаяева Л. В., Пильщикова Н. В. О природе процесса нагнетания воды корнями растений. — Изв. ТСХА, 1972, вып. 3, с. 3—15. — 6. 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. 3—13. — 7. Можаяева Л. В., Пильщикова Н. В. О неосмотическом поступлении воды в сосуды корня. — Изв. ТСХА, 1976, вып. 6, с. 3—11. — 8. Можаяева Л. В., Пильщикова Н. В. Соотношение между величиной компонентов корневого давления и скоростью нагнетания воды корнями. — Докл. АН СССР, 1978, т. 239, с. 1005—1008. — 9. Можаяева Л. В., Пильщикова Н. В., Кузина В. И. Изучение природы движущей силы плача растений с использованием химических воздействий. — Изв. ТСХА, 1979, вып. 1, с. 3—9. — 10. Можаяева Л. В., Пильщикова Н. В. О движущей силе плача растений. — Физиол. растений, 1979, т. 26, вып. 5. — 11. Сабинин Д. А. О способе определения величины движущей силы плача растений. — Изв. Биол. НИИ и Биол. станции при Пермском гос. ун-те, 1923, т. 2, с. 195, 206. — 12. Сабинин Д. А. О корневой системе как осмотическом аппарате. — Изв. Биол. НИИ при Пермском гос. ун-те, 1925, т. 4, прилож. 2, с. 3—128. — 13. Салеев Р. К. Поглощение веществ растительной клеткой. — М., «Наука», 1969. — 14. Синицына З. А., Пей-

сахзон Б. И., Жолкевич В. Н. О не-
осмотическом компоненте корневого давле-
ния. — Докл. АН СССР, 1977, т. 232,
с. 252—255. — 15. Трубецкова О. М.
Корневая система как орган снабжения
надземных органов питательными вещества-

ми и водой. — Физиол. раст., 1965, т. 12,
вып. 5, с. 775—783. — 16. Arisz W. H.,
Helder R. J., Van Nie R. — J. Exp.
Bot., 1951, vol. 2, N 6, p. 257—297. — 17.
Van Overbeek J. Am. J. Bot., 1942, vol.
29, N 8, p. 677—682.

Статья поступила 29 июня 1979 г.

SUMMARY

The trials were conducted with the 40-45-day-old sunflower grown in water culture on 1/2 Knop's solution.

Parallel estimations of the moving force of exudation by compensatory and dynamic methods have shown that the former allows to find out more completely the differences in the value of exudation moving force under the effect of adenine and DNP on the roots.

Variations in the exudation rate correlate with the value of the active (depending on metabolic energy) root system pressure determined by the compensatory method, which indicates the non-osmotic nature of the moving force of plant exudation.