

НЕОСМОТИЧЕСКАЯ ПРИРОДА КОРНЕВОГО ДАВЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Л. В. МОЖАЕВА

(Кафедра физиологии растений)

Обобщены результаты экспериментального изучения закономерностей процесса эксудации корней декапитированных растений и литературные данные по этому вопросу. На основании этого обобщения дано представление о неосмотической природе корневого давления. Последнее создается в живых клетках корня, зависит от энергии дыхания, структурной целостности и избирательной проницаемости мембран, связано с участием сократительных белков и приводит к активному передвижению воды в сосуды ксилемы по симпласту. Рассматривается значение нагнетающей деятельности корня в поддержании водного режима растений.

Феномен корневого давления, вызывающего эксудацию срезанного корня, до сих пор остается загадкой. Нет пока единого представления о его природе, что мешает изучению механизма этого явления и пониманию его роли в общем водообмене растения.

Наибольшим признанием пользуется осмотическая гипотеза Пристли [18, 56], уточненная Блекменом [47], согласно которой корневое давление возникает вследствие осмотического насасывания воды раствором, находящимся в сосудах ксилемы. Вода движется через клетки корня по осмотическому градиенту и не может поступать в сосуды из растворов, гипертонических по отношению к пасоке. Д. А. Сабинин [36, 37] дополнил эту гипотезу представлением о необходимости метаболизма, особенно дыхания

клеток корня для поддержания осмотического давлений (ОД) в сосудах путем секреции в них ионов и других веществ, связанный с полярностью клеток. Это представление, поддержанное другими исследователями [43, 46, 59], сохраняет свое значение до настоящего времени [51, 53]. Между тем уже давно отмечались факты, находящиеся в противоречии с осмотической гипотезой. Как указывал Блекмен [47], в соответствии с этой гипотезой следует ожидать некоторой связи между концентрацией содержимого сосудов корня и давлением, под которым выделяется экссудат. Однако, например, у виноградной лозы высокое давление может быть при низкой концентрации раствора. Такое же соотношение наблюдается у березы [53]. В природных условиях в растениях не всегда отмечается указан-

ный выше осмотический градиент. Так, у некоторых растений из группы мангровых поступление воды в ксилему постоянно происходит против осмотического градиента примерно в 20 атм (2026 кПа) [58]. Наконец, в корне нет непрерывного радиального осмотического градиента для передвижения воды [4, 5, 11, 57].

Недостаточность осмотических сил для обеспечения экссудации отмечалась рядом исследователей [50, 55]. В связи с этим делались попытки несколько иначе объяснить этот феномен. Наиболее разработанным является представление Боса [6]. На основании результатов измерения электрических сигналов в стебле с помощью специально сконструированного зонда он пришел к выводу, что поглощение воды корнем и нагнетание ее вверх по стеблю идет благодаря перистальтической волновой пульсации клеток коры корня. По данным Боса, вещества, стимулирующие или подавляющие деятельность сердца у животных (камфора, хлороформ), оказывают аналогичное влияние на пульсацию живых клеток и скорость передвижения воды по растению. Ученый пришел к выводу о сходности пульсирующего механизма у растений и животных. Представления Боса и других авторов были сочтены малообоснованными и в дальнейшем не получили поддержки.

Экспериментальные доказательства участия неосмотических сил в экссудации впервые были получены Овербеком [60], который применил компенсационный метод для определения корневого давления, основанный на подборе осмотического давления (ОД) наружного раствора, останавливающего экссудацию. Следует отметить, что принцип этого метода был предложен ранее Д. А. Сабининым [36, 37],

а затем Н. А. Максимовым [18], но не был ими апробирован. Определения Овербека показали, что ОД раствора, останавливающего экссудацию примерно вдвое, превышало ОД экссудата, т. е. полученный результат не соответствовал осмотической гипотезе. Было установлено также, что избыточный компонент на 70 % подавлялся цианидом. Это указывало на зависимость данного явления от дыхания. На основании экспериментальных данных Овербек пришел к выводу, что корневое давление имеет двойственную природу и состоит из 2 компонентов — осмотического, создаваемого ОД пасоки, и неосмотического, или активного, давления, зависящего от дыхания. Результаты опытов Овербека и других исследователей [49, 50, 55] свидетельствовали о возможности поступления воды в сосуды против осмотического градиента и встретили возражения сторонников осмотической гипотезы. Возражения сводились главным образом к тому, что концентрация экссудата в местах его сбора могла быть ниже, чем в местах поступления, и что для остановки экссудации применяли вещества (маннит, сахарозу), проникающие в корни, что могло повысить концентрацию пасоки [43, 46]. Чтобы снять эти возражения, в дальнейшем в опытах, в том числе и наших, применялись осмотически действующие вещества, не проникающие в корни, — инулин [23, 24] и полиэтиленгликоль [11].

К настоящему времени гипотеза двойственной природы корневого давления получила поддержку в ряде работ [5, 11, 12, 15]. Вместе с тем применение компенсационного метода позволяло выявить ряд особенностей активного давления и показать непосредственную связь именно этого компонента с экссудацией, что не согласуется ни с

осмотической гипотезой, ни с гипотезой двойственной природы корневого давления и указывает на его неосмотическую природу. Рассмотрим эти особенности и то, что они определяют.

1. Активное давление непосредственно зависит от обеспечения энергией. Оно возрастает при воздействии на корни аденина [24] и высокой температуры [23, 25], вызывающих повышение содержания АТФ в корнях. При этом доля активного давления в компенсационном давлении увеличивает до 70—80 %. Наоборот, воздействие 2,4-ДНФ, разобщающего окисление и фосфорилирование, других ингибиторов энергетического обмена — NaF [25, 28, 29], ротенона и антимицина А [11, 12] — и низкой температуры, снижающей содержание АТФ [23], уменьшает активное давление и его долю в компенсационном давлении. В такой же зависимости от обеспечения энергией находится скорость экссудации. Значения ОД экссудата не находятся в прямой зависимости от снабжения энергией, причем их изменения противоположны изменениям скорости экссудации. Надо отметить, что суточная динамика корневого давления и скорости экссудации, отмеченная в литературе [59], также сходна с динамикой энергетического обмена [8].

2. Активное давление, как и экссудация, характеризуется аддитивностью: оба показателя возрастают с увеличением размеров молодой всасывающей части корневой системы. Таким же свойством обладает и корневое давление, измеренное монометрическим методом. Наименьшие значения корневого давления, составляющие сотые и десятые доли 1 атм (101,3 кПа), получены у травянистых растений, наибольшие — у древесных, у которых они достигают 5,8 атм (500—

800 кПа) и более [31, 37, 53]. Имеются данные о том, что повреждение корней подсолнечника при культивации вызывает немедленное снижение корневого давления, но обычно оно довольно быстро восстанавливается — в пределах недели [54]. Исходя из этого в качестве показателя повреждения корневой системы предлагалось использовать снижение корневого давления [54], а также скорость экссудации. Указывалось на возможность судить по значению экссудации о мощности развития корневой системы [40, 41]. Экссудация усиливается с увеличением числа боковых корней [39].

Вывод об аддитивности корневого давления сделал А. П. Петров [31], показавший, что оно возрастает по мере увеличения длины корня. Об аддитивности активного давления и экссудации свидетельствуют опыты с частичной обрезкой корневой системы яблони [34]. Так, при удалении третьей части корневой системы активное давление и экссудация уменьшились на 30 %, а ОД пасоки повышалось. По мере регенерации корневой системы, спустя 1 мес деятельность ее восстанавливалась, причем активное давление и экссудация возрастали в точном соответствии с размерами корневой системы, приближаясь к исходному уровню и даже превышая его, в то время как ОД пасоки, наоборот, снижалось.

3. При увеличении концентрации наружного раствора активное давление возрастает быстрее, чем ОД пасоки.

В наших опытах при воздействии на корни питательных растворов, гипертонических по отношению к экссудату, отмечалось увеличение обоих компонентов компенсационного давления. Но ОД пасоки возрастало довольно медленно, и выравнивание концентрации пасоки с наружным раствором происходило лишь через

1—5 дней в зависимости от силы воздействия [25, 28, 32]. Сходные результаты были получены ранее Л. С. Литвиновым [16]. Что касается активного давления, то оно, наоборот, уже после 3-часового воздействия на растения значительно превышает ОД наружного раствора. Максимальное его значение в конце опыта (через 5—10 дней) составляло около 3 атм (303 кПа). Интересно, что это значение соответствует максимальной водоудерживающей силе почвы, из которой еще может поглощать воду корень, отделенный от растения [38]. В отсутствие осмотического градиента именно активное давление могло создавать движущую силу, необходимую для нагнетания воды в сосуды. Действительно, в таких условиях продолжалась экссудация, хотя размеры ее снижались, что можно объяснить всего лишь частичным участием активного давления в этом процессе, так как реальная движущая сила уменьшалась на значение ОД наружного раствора, определяющее сопротивление поступлению воды в сосуды. Кроме того, на поступление воды могло влиять изменение состояния цитоплазмы под влиянием повышенной концентрации солей. По-видимому, ту долю корневого давления, которая непосредственно участвует в экссудации, можно более точно определить с помощью мембранного манометра. В этом случае при действии на корни раствора гипертонического по отношению к экссудату корневого давления оказывается меньше величины, измеренной компенсационным методом, и соответствует скорости экссудации [32].

В доказательство осмотической гипотезы обычно приводят ход изменений скорости экссудации при переносе корней из воды в раствор: в начале она резко снижается, а затем постепенно увеличивается. Та-

кое увеличение объясняют повышением ОД пасоки [43]. Но определения, проведенные с помощью компенсационного метода, показали, что повышение экссудации в этих условиях связано с увеличением активного давления [30].

4. Активное давление зависит от структурной целостности и избирательной проницаемости мембран. Химические агенты, нарушающие структуру мембран и снижающие водоудерживающую способность клеток, такие, как $Pb(NO_3)_2$ (осаждающий белки мембран [9, 25, 28]), пипольфен и этилендиаминтетраацетат (вытесняющие ионы Ca^{2+} из мембран [9, 29]), приводят к снижению активного давления и соответственно ослабляют экссудацию; ОД экссудата при этих воздействиях возрастает. Наоборот, хлористый кальций, стабилизирующий клеточные мембраны, повышает активное давление и экссудацию и снижает ОД экссудата [11].

5. Активное давление зависит от сократительных белков, присутствующих в клетках корня. Установлено, что активное давление и экссудация, подобно деятельности сердца животных, увеличиваются или снижаются под влиянием камфоры в зависимости от ее концентрации [25, 28]. Из корней *Cucurbita pepo* L. был экстрагирован актомиозиноподобный белок и показано, что скорость экссудации изменяется с возрастом растений пропорционально содержанию и АТФазной активности этого белка [21]. В опытах с корнями проростков *Zea mays* L. наблюдалось сокращение клеток корня под влиянием стрессовых воздействий, причем клетки коры сокращались сильнее, чем клетки центрального цилиндра. Процесс сокращения сопровождался выталкиванием экссудата в сосуды ксилемы и подавлялся парахлормеркурибензоатом — ингибитором АТФ-

азной активности сократительных белков [27, 33]. На основании этих и некоторых других данных нами было высказано предположение об участии сократительных белков в нагнетании воды корнем [19—21, 23—30], которое нашло подтверждение в исследованиях В. Н. Жолкевича и др. ими был выделен актомиозиноподобный белок из корней *Helianthus annuus* L. [1, 2]. Показано, что ацетилхолин, медиатор нервного возбуждения, образующийся в окончаниях двигательных нервов у животных, найденный в корнях растений, повышает активное давление [5, 11]. Воздействие тубокурарином, антагонистом ацетилхолина, вызывающим расслабление мышц и обездвиживание вследствие блокирования передачи возбуждения с двигательного нерва на мышцу, а также блокирование сократительных белков цитохалазином, разрушающим микрофиламенты, и колхицином, разрушающим микротрубочки, приводило к снижению активного давления и замедлению экссудации при одновременном повышении ОД пасоки [5, 11].

Приведенные результаты позволяют полагать, что скорость экссудации зависит от уровня активного давления, который, видимо, соответствует корневному давлению, возникающему в живых клетках корня при участии сократительных белков.

Становится понятным, почему манометрические значения корневого давления у ряда растений могут быть выше значений ОД пасоки. Ведь они отражают уровень активного давления корня. Получается, что ОД экссудата не участвует в создании корневого давления. Как отмечалось нами ранее, этот компонент компенсационного давления скорее выполняет вспомогательную функцию водоудерживающей силы содержимого сосудов корня и тем облегчает неосмотическое нагнета-

ние воды [25, 26, 29].

Все сказанное позволяет понять некоторые особенности радиального транспорта воды в корне, которые нельзя объяснить исходя из осмотической гипотезы.

В отличие от осмотических процессов, имеющих температурный коэффициент (Q_{10}) около 1, Q_{10} скорости экссудации меняется в зависимости от интервалов температуры и воздействия химических агентов. По нашим данным, Q_{10} у подсолнечника в интервале от 5 до 35 °С находился в пределах 2—2,5. При дальнейшем повышении температуры, в интервале 30—40 °С, он сильно снижался и после часового воздействия составлял 0,9, а через 4 и 6 ч — соответственно 0,5 и 0,3. При резком повышении температуры от 12 до 27 °С Q_{10} возрастал до 8—10 [23]. Увеличение Q_{10} экссудации до 5—7 в пределах температур от 10 до 25 °С отмечено также О. М. Трубецковой [42]. В опытах В. Н. Жолкевича и др. Q_{10} скорости экссудации менялся при действии на корни стимуляторов и ингибиторов соответственно от значений, близких к единице, и до 5—6 [5, 11, 15]. Приведенные выше данные об особенностях активного давления позволяют полагать, что причиной снижения или повышения Q_{10} экссудации является изменение внутренних условий, а именно изменений энергетического обмена, состояния мембран и сократительных белков клеток корня. Этот вывод находится в соответствии с литературными данными о влиянии температуры на физиологические процессы. Как указывал Б. А. Рубин [35], значение Q_{10} не является постоянным, оно сильно варьирует в зависимости от вида растения, типа ткани, стадии развития и т. д. Q_{10} не остается также одним и тем же в разных интервалах температуры. В частности, имеются различия в значении

Q_{10} у оксидаз. Так, цитохромоксидаза имеет высокие Q_{10} , достигающие 4—5, в то время как у флавопротеидов Q_{10} равно 2—3, еще более низкие значения этого показателя у полифенолоксидаз [35]. Поэтому возможно, что высокие значения Q_{10} экссудации связаны с усилением активности цитохромоксидазы в процессе дыхания, на что указывает тесная зависимость скорости экссудации от активности митохондрий [8, 22].

Под действием корневого давления ток воды преодолевает так называемый эндодермальный скачок, связанный с движением ее против осмотического градиента от коры к сосудам ксилемы. По данным Уршпрунга [57] и В. Н. Жолкевича и др. [4, 11], водный потенциал (Ψ) снижается от эпидермиса до последнего перед эндодермой слоя коровой паренхимы. В эндодерме Ψ резко возрастает и продолжает увеличиваться вплоть до сосудов. Таким образом, в клетках центрального цилиндра возникает обратный градиент Ψ , направленный от сосудов в сторону клеток коры. Из этих данных можно сделать вывод, что преодоление отрицательного градиента Ψ на этом участке возможно только путем неосмотического транспорта воды от коры к сосудам. Следовательно, передвижение ее может определяться действием положительного давления, создаваемого в клетках корня при участии сократительных белков.

Данные о распределении Ψ в корне позволяют понять причину возникновения эндодермального скачка, физиологическое значение этого явления и роль эндодермы в транспорте воды. Из них следует, что оводненность клеток центрального цилиндра возрастает в направлении к сосудам. Этот факт указывает на то, что наряду с поступлением воды в сосуды происходит обратный ее

отток из них по градиенту Ψ . Оттоку способствует также повышение проницаемости сосудов ксилемы по мере их созревания и положительное давление, возникающее в них вследствие неосмотического поступления воды. Вызванное обратным оттоком повышение содержания воды в центральном цилиндре, по-видимому, является причиной эндодермального скачка. Дальнейшему оттоку воды в клетки коры препятствуют эндодерма вследствие наличия в ней пояска Каспари, плотно прилегающего к цитоплазме, и градиент Ψ , направленный от эпидермиса к клеткам коры.

На роль эндодермы как препятствия на пути обратного оттока осмотических веществ из сосудов указывал еще Пристли [23, 56]. В последнее время снова обращается внимание на эту функцию эндодермы. Так, М. Ф. Данилова [48], отмечая, что поясок Каспари формируется в клетках эндодермы одновременно или даже несколько раньше появления первых полностью дифференцированных сосудов протоксилемы, объясняет это необходимостью формирования барьера в свободном пространстве между корой и стелью к тому времени, когда возможность вытекания ионов из проводящих элементов становится совершенно очевидной. Благодаря пояску Каспари та часть ионов, которая может вытекать из утративших цитоплазму сосудов, оказывается вновь поглощенной живыми клетками стели. Это положение в такой же мере можно отнести к воде, проницаемость сосудов для которой также увеличивается по мере их созревания.

Барьерная функция эндодермы может быть нарушена воздействием метаболитических ядов. Как показали опыты В. Н. Жолкевича и др. [5], эндодермальный скачок исчезает под влиянием ингибиторов метабо-

лизма. При этом происходит повышение Ψ клеток коры. Следовательно, вода не задерживается больше в центральном цилиндре и распространяется дальше в клетки коры. Естественно, ингибиторы снижают тем самым неосмотический транспорт воды. По-видимому, влияние изменения условий транспорта воды в центральном цилиндре настолько значительно, что отражается на скорости водного тока в корне. На это указывает тот факт, что скорость экссудации целого корня примерно в 2 раза ниже, чем скорость экссудации «рукавчиков» корней, лишенных центрального цилиндра [11, 12, 15], причем Q_{10} экссудации целых корней соответственно снижается с 5 до 3. Найдено также, что экссудация рукавчиков может происходить в пустую полость в отсутствие присасывающего раствора, что подтверждает неосмотическую природу корневого давления. Возможно, высокой скорости экссудации рукавчиков способствует градиент Ψ в клетках коры.

Отток воды из сосудов, видимо, снижает потенциальный уровень корневого давления, о чем свидетельствуют низкие его значения, полученные с помощью мембранного манометра [32]. В то же время отток воды является шунтом, устраняющим возможности создания давления в сосудах за счет осмотического насыщения воды. Следует отметить, что именно по этой причине отвергается также электроосмос как механизм корневого давления [38]. Следовательно, по крайней мере в зрелых сосудах, нет условий для возникновения ОД, и оно не может участвовать в создании корневого давления, которое, таким образом, зависит только от активного давления.

Можно ли считать отток воды из сосудов только отрицательным явлением, ослабляющим экссуда-

цию? По-видимому, нет. Физиологическое значение его видится в том, что возникающая в результате его высокая оводненность клеток центрального цилиндра благоприятствует протеканию в них синтетических процессов. На это указывает насыщенность клеток центрального цилиндра органеллами [20, 33]. Кроме того, часть воды может передвигаться по симпласту в расположенные выше клетки корня.

Два различных по природе процесса — неосмотическое нагнетание воды и осмотический отток ее из сосудов ксилемы — идут, видимо, по разным транспортным путям. Неосмотический транспорт воды происходит по живым клеткам и, надо думать, связан с симпластом, на что указывают литературные данные [11]. В частности, в пользу такого представления свидетельствуют данные о поступлении меченой воды в отделенные корни. Установлено, что уравнивание меченой воды с пасокой идет быстрее, чем с тканью [45, 52]. Следовательно, вода попадает в сосуды раньше, чем в окружающие ткани.

В связи с вопросом о путях транспорта воды большой интерес представляют сведения о распределении плазмодесм (ПД) в корне. По данным Д. Б. Вахмистрова и др. [7], ПД в эндодерме встречаются главным образом на тангентальных стенках и почти отсутствуют на радиальных стенках, в то время как в перикле они находятся преимущественно на наружных тангентальных и радиальных стенках. Авторы считают, что такое распределение ПД способствует транспорту веществ кратчайшим путем по дуге в направлении сосудов ксилемы. Указанные особенности ультраструктуры клеток корня, а также наличие пропускных клеток в эндодерме, имеющих тонкие стенки [44], могут благоприятствовать не-

осмотическому транспорту воды в ксилему. В этой связи надо отметить, что симпластические связи между клетками центрального цилиндра сохраняются и при их сокращении под влиянием стрессовых воздействий, ведущих к выталкиванию воды из клеток в сосуды [33]. Интересно отметить также складчатое строение поясков Капары, что может быть связано со способностью клеток эндодермы менять свои размеры в процессе функционирования.

Примечательно также, что оболочки клеток эндодермы утолщаются у многих растений со стороны радиальной и особенно тангентальной стенки, обращенной к центральному цилиндру [44]. Возможно, эта особенность связана с задержкой оттока из него воды и растворенных веществ. По-видимому, обратный отток воды из сосудов происходит по более доступным апопластическим путям. Этим можно объяснить быстрый отток воды из сосудов и уменьшение скорости экссудации при помещении отдельных корней в растворы, гипертонические по отношению к пасоке. Наоборот, в целом растению апопласт служит путем массового восходящего тока воды, обусловленного транспирацией.

Изучение кинетики экссудации в условиях резкого повышения температуры показало [24], что транспорт воды через корень имеет две фазы — выталкивание ее в сосуды и поглощение, — которые чередуются друг с другом [24]. Пульсирующая колебания в скорости экссудации с периодом в 2—3 мин отмечены также у корней, находящихся в нормальных физиологических условиях [11]. Нами установлено, что только фаза выталкивания воды имеет неосмотическую природу — она энергозависима, связана с участием контрактивных белков и, следовательно, осуществляется за счет

корневого давления. Фаза поглощения, видимо, осуществляется с участием осмотических сил [25, 26, 29]. Контрактивные белки и ферменты метаболизма обуславливают пульсацию клеток корня и возникновение ритма колебаний положительного корневого давления, способствующего проталкиванию воды и растворенных в ней веществ в направлении сосудов ксилемы. Возможно, оно происходит в результате распространения по корню волн сокращения. В свою очередь, периодические изменения значений корневого давления в клетках корня приводят к возникновению местных изменений Ψ на пути водного тока и создают условия для поглощения воды клетками по градиенту ее активности. Способность к сокращению и, следовательно, выталкиванию воды обнаруживают все живые клетки корня, а также молодые формирующиеся сосуды ксилемы, которые имеют живую протоплазму [19, 20, 45, 48]. Показано, что способность отделенных корней поглощать воду уменьшается при продвижении от кончика к базипетальной части по мере уменьшения количества сосудов ксилемы с живой протоплазмой [45], а экссудация возрастает с увеличением числа сосудов при образовании боковых корней [10]. Эти данные подтверждают аддитивность корневого давления. Мы наблюдали под микроскопом волну сокращения у живого корневого волоска, но это явление не удалось зафиксировать.

Из изложенного выше можно заключить, что энергетической основой механизма корневого давления является расщепление АТФ сократительными белками, обладающими АТФазной активностью. В этом отношении механизм нагнетания воды в сосуды корня имеет определенные черты сходства с различными проявлениями движения у немышечных

растительных и животных клеток, а также с процессом сокращения мышц у животных.

Процесс сокращения клеток корня, по крайней мере при стрессовых воздействиях, во многом напоминает изменения, происходящие в моторных клетках мимозы (*Mimosa pudica*) при сникании ее листьев [17]. В обоих случаях происходит циторриз, т. е. сокращение цитоплазмы, ведущее к уменьшению объема клеток, так как эластичная клеточная стенка следует за сокращающейся цитоплазмой. Сокращение связано с участием актомиозиноподобных белков и сопровождается выходом из клеток значительного количества воды и калия. Механизм сокращения остается пока невыясненным.

В настоящее время известно, что невышечные клетки содержат аппарат, ответственный за сократительные процессы, в который входят микрофибриллы, состоящие из актомиозиноподобных белков, и микротрубочки, построенные из белка тубулина. Эти структуры образуют цитоскелет клетки; от динамических изменений каждой из них зависит подвижность последней. Во всех клетках, обладающих способностью к движению, есть сеть микрофибрилл, расположенных непосредственно под плазматической оболочкой, и возможно, интимно с ней связанных. Они прикрепляются к мембране, и по-видимому, даже встроены в нее. От них зависит, в частности, образование морщин и складок на плазматической мембране. Микрофибриллы содержатся и в самой цитоплазме [3]. Можно предполагать, что указанные структуры участвуют в создании механизма корневого давления. Для дальнейшего изучения этого вопроса нужны более полные данные об ультраструктуре клеток корня, полученные не только на фиксированных, но и на

живых клетках. В частности, к транспорту воды могут иметь отношение такие структуры, как элементы эндоплазматического ретикула, а также видимые в световой микроскоп в плазмоллизированных клетках многочисленные нити Гехта, которые обладают значительной устойчивостью и подвижностью и обычно переходят в плазмадесмы и эктодесмы.

Способность к автономным колебаниям, связанным с транспортом воды, обнаружена и у стебля [13], клетки которого также могут выталкивать воду в ксилем [31]. Ритмическое выделение воды отмечено у клеток листьев. По-видимому, способность к сокращению, ведущему к выталкиванию воды, свойственна всем тонкостенным растительным клеткам и имеет значение в транспорте воды в растении. В корне она особенно важна, поскольку способствует в дополнение к транспирации передвижению тока воды и растворимых веществ в надземные части.

Существует мнение, что корневое давление вносит незначительный вклад в водообеспеченность растений [53]. Но при этом не учитывается ее регуляторная роль в общем водообмене растений. Данные, полученные в последние годы, позволяют считать, что корневое давление является основой корневой регуляции транспирации, на существование которой указывал Н. А. Максимов [18]. В опытах с яблоней было выявлено, что уже через 30 мин после снижения активного давления в результате обрезки корней происходит закрытие устьиц и снижение транспирации [34]. Последовательность происходящих при этом процессов можно представить следующим образом: снижение корневого давления — повышение натяжения воды в сосудах ксилемы — снижение со-

держания воды в листьях — повышение водоудерживающей способности листьев — уменьшение открытости устьиц — снижение транспирации (рисунок). При повышении активного давления возрастает и транспирация [34]. О важной регуляторной роли корневого давления в процессе транспирации неоднократно писал В. Г. Карманов и др. [14].

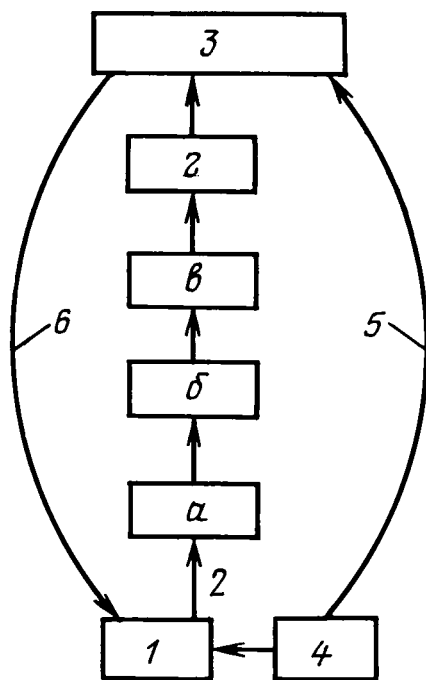
В свою очередь, транспирация также влияет на корневое давление, что подтверждают данные

П. А. Генкеля о том, что повышение транспирации под воздействием солнечного света вызывает усиление гуттации.

Таким образом, два двигателя водного тока, разные по природе, тесно взаимодействуют друг с другом в общем процессе водообмена. Также тесно они связаны с другими физиологическими и биохимическими процессами, протекающими в корнях и надземных частях растений.

Заключение

Приведенные в статье материалы показывают, что целый ряд фактов, принимающихся за доказательство осмотической гипотезы и гипотезы о двойственной природе корневого давления, фактически свидетельствуют в пользу неосмотической гипотезы. К числу подобных фактов относятся быстрый отток воды из сосудов в гипертонические растворы и усиление экссудации при переносе корней в воду, данные о двух компонентах компенсационного давления, о снижении значений Q_{10} экссудации под влиянием неблагоприятных воздействий на корни, более низкая скорость экссудации в целых корнях, нежели в их «рукавчиках». Указывается также на участие калия в создании корневого давления [39]. Действительно, калий является одним из основных компонентов экссудата у многих, но особенно у травянистых растений. Кроме того, неоднократно отмечалось, в том числе и нами, сходство в скорости поступления калия и экссудата в сосуды ксилемы корня. Но в этом соотношении не наблюдалось того постоянства, которое установлено для скорости экссудации и уровня активного давления. Более того, в ряде опытов показаны отсутствие какой-либо зависимости поступления воды в кси-



Место и регуляторная роль корневого давления в общем водообмене растения. 1 — корневое давление; 2 — активное нагнетание воды; 3 — транспирация; 4 — осмотическое поглощение воды клетками корня; 5 — передвижение воды под действием транспирации; 6 — влияние транспирации на корневое давление; а — натяжение воды в сосудах ксилемы; б — содержание воды в листьях; в — водоудерживающая способность листьев; з — состояние устьиц.

лему отделенного корня от поступления калия [50] или даже противоположные изменения концентрации калия и скорости экссудации.

Таким образом, процесс нагнетания воды не обнаруживает зависимости от ОД экссудата и от скорости поступления в ксилему по крайней мере калия. В то же время он энергозависим, требует структурной целостности клеточных мембран и связан с участием сократительных белков. Все это позволяет полагать, что в корне существует специальный механизм активного неосмотического транспорта воды в сосуды ксилемы. По своим особенностям он удовлетворяет критериям активного транспорта воды, принятым в литературе [51].

Процесс нагнетания воды может идти против осмотического градиента между наружным раствором и содержимым сосудов ксилемы. Правда, в природных условиях обычно такой градиент имеется и он, как мы полагаем, облегчает неосмотическое поступление воды. Повышение ОД наружного раствора оказывает сопротивление активному транспорту воды и замедляет или прекращает его и даже может вызвать обратный отток воды из сосудов в том случае, когда водоудерживающая сила раствора в сосудах, определяемая суммарной величиной компенсационного давления, окажется ниже, чем у наружного раствора. В корне, отделенном от надземной части, вода движется против осмотического градиента также на участке от последних перед эндодермой клеток коры до сосудов ксилемы.

Движущей силой экссудации как при наличии, так и в отсутствие осмотического градиента для передвижения воды является положительное гидростатическое давление, возникающее в клетках корня при участии сократительных белков, ко-

торое и является корневым давлением. Возможно, в корне создается градиент такого давления, на что указывается и в литературе [11].

Значение корневого давления в общем водообмене растений можно представить следующим образом. При достаточном содержании воды в корнеобитаемой зоне корневое давление облегчает поступление воды по градиенту активности, создаваемому транспирацией, дополняя работу последней. В отсутствие или при резком ограничении транспирации, что наблюдается у растений во время повышенной влажности воздуха и при отсутствии листьев весной и в осенне-зимний период, а также у проростков корневое давление является основным или даже единственным двигателем тока воды и растворенных веществ, подаваемых в надземные органы. Вследствие высокой чувствительности и лабильности по отношению к внешним и внутренним воздействиям корневое давление, помимо участия в транспорте воды, оказывает регуляторное влияние на оводненность растений и транспирацию, а тем самым и на другие физиологические процессы, в том числе на фотосинтез, обеспечивающий корень ассимилятами, необходимыми для его функционирования (см. рисунок). Под действием корневого давления, по-видимому, возможно в известных пределах поступление воды в корень против осмотического градиента, что способствует некоторому выполнению в них водного дефицита в условиях затрудненного водоснабжения. Как было показано Л. С. Литвиновым (1928 г.), начало нарастания водного дефицита листьев во время бездождевого периода приурочено примерно к моменту прекращения экссудации растений.

Таким образом, нагнетание воды корнем под действием корневого

давления является необходимым для растений жизненным процессом, который наряду с другими физиологическими процессами обеспечивает их нормальную жизнедеятельность.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абугалыбов В. Ф., Жолкевич В. Н. Выделение актомиозиноподобного белка из корней подсолнечника.— Докл. АН СССР, 1979, т. 244, № 5, с. 1275—1277.
2. Абугалыбов В. Ф., Жолкевич В. Н. Влияние ионов Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ на активность актомиозиноподобной АТФазы, выделенной из корней подсолнечника.— Физиол. растений, 1981, т. 28, вып. 2, с. 442—443.
3. Аспыз М. Е., Старосветская Н. А. Микрогрубочки и микрофибриллы. Движение немышечных клеток и их компонентов.— Л.: Наука, Ленингр. отд., 1977, с. 45—55.
4. Борисова Т. А., Жолкевич В. Н. Об эндодермальном скачке водного потенциала в корневой системе.— Физиол. растений, 1982, т. 29, вып. 4, с. 737—743.
5. Борисова Т. А., Лазарева Н. Н., Жолкевич В. Н. Влияние химических агентов на эндодермальныи скачок водного потенциала и экссудацию корней *Zea mays* L.— Докл. АН СССР, 1982, т. 267, № 3, с. 766—768.
6. Бос Д. Г. Автографы растений и их содержание.— Избр. произвед. по раздражимости растений.— М.: Наука, 1964, т. 2, с. 171—340.
7. Вахмистров Д. Б., Куркова Е. Б., Соловьев В. А. Некоторые характеристики плазмодесм и ламасоподобных образований в корнях ячменя в связи с транспортом веществ.— Физиол. растений, 1972, т. 19, вып. 5, с. 951—960.
8. Владимирцева С. В., Можая Л. В. Энергетическая эффективность дыхания корней на протяжении суток.— Изв. ТСХА, 1970, вып. 2, с. 15—24.
9. Гордон Л. Х. Дыхание и водно-солевой обмен растительных тканей.— М.: Наука, 1976.
10. Гринева Г. М., Борисова Т. А., Гаркавенкова А. Ф., Ахрив Г. М., Брагина Т. В. Влияние длительности затопления на экссудацию, дыхание и анатомическое строение корней кукурузы.— Физиол. растений, 1986, т. 33, вып. 5, с. 987—996.
11. Жолкевич В. Н. Транспорт воды и его регуляция.— В кн.: Водный обмен растений.— М.: Наука, 1989, с. 116—136.
12. Жолкевич В. Н., Чугунова Т. В. Об участии паренхимных клеток в нагнетающей деятельности корня.— Докл. АН СССР, 1987, т. 297, № 3, с. 758—761.
13. Зялалов А. А. Физиолого-термодинамический аспект транспорта воды по растению.— М.: Наука, 1984.
14. Карманов В. Г., Мелешенко С. Н. Физиологический механизм прямой и обратной связей в системе водного обмена растения.— Физиол. растений, 1971, т. 18, вып. 5, с. 959—965.
15. Королев А. В., Жолкевич В. Н. Влияние метаболических регуляторов на нагнетающую деятельность корня.— Докл. АН СССР, 1990, т. 310, № 2, с. 507—511.
16. Литвинов Л. С. Изменение осмотической силы сосания корневой системы в зависимости от концентрации питательного раствора.— Изв. биол. науч.-исслед. ин-та при Пермском университете, 1926, т. 4, вып. 10, с. 447—469.
17. Любимова-Энгельгард М. Н., Штейн-Марголина В. А. Механизмы настических движений высших растений.— В кн.: Движение немышечных клеток и их компонентов.— Л.: Наука, Ленингр. отд., 1977, с. 191—200.
18. Максимов Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. Т. 1. В кн.: Водный режим и засухоустойчивость растений.— М.: Изд-во АН СССР, 1952.
19. Можая Л. В., Боева Т. Г. Изучение аденозинтрифосфатазной активности и сократительных свойств клеток корня.— Изв. ТСХА, 1970, вып. 3, с. 16—24.
20. Можая Л. В., Боева Т. Г. Электронно-микроскопическое изучение структуры клеток поглощающей зоны корня и локализация в них АТФазы.— Изв. ТСХА, 1971, вып. 1, с. 6—13.
21. Можая Л. В., Бульчева Е. М. Свойства сократительного белка, выделенного из корней тыквы.— Изв. ТСХА, 1971, вып. 2, с. 3—9.
22. Можая Л. В., Никитина А. А. Влияние гетероауксина на биохимическую активность митохондрий клеток корня и скорость плача.— Изв. ТСХА, 1969, вып. 6, с. 8—17.
23. Можая Л. В., Пильщикова Н. В. Влияние температурных воздействий на скорость плача и некоторые стороны энергетического обмена корней подсолнечника.— Изв. ТСХА, 1969, вып. 4, с. 14—30.
24. Можая Л. В., Пильщикова Н. В. О природе процесса нагне-

тания воды корнями растений.— Изв. ТСХА, 1972, вып. 3, с. 3—15.— 25. *Можаяева О. В., Пильщикова Н. В.* Соотношение между величиной компонентов корневого давления и скоростью нагнетания воды корнями.— Докл. АН СССР, 1978, т. 239, № 4, с. 255—258.— 26. *Можаяева Л. В., Пильщикова Н. В.* О движущей силе плача растений.— Физиол. растений, 1979, т. 26, вып. 5, с. 994—1000.— 27. *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.— 28. *Можаяева Л. В., Пильщикова Н. В., Кузина В. И.* Значение неосмотического компонента корневого давления для нагнетания воды корнями.— Изв. ТСХА, 1978, вып. 1, с. 3—11.— 29. *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.— 30. *Можаяева Л. В., Пильщикова Н. В., Кузина В. И.* Сравнительное определение движущей силы плача растений компенсационным и динамическим методом.— Изв. ТСХА, 1980, вып. 1, с. 8—14.— 31. *Петров А. П.* Биоэнергетические аспекты водного обмена и засухоустойчивости растений.— Учеб. пособие для студентов зоотехнич. и ветеринарн. фак-тов. Казань, 1974.— 32. *Пильщикова Н. В.* Адаптация нагнетательной деятельности корня к повышению концентрации окружающего раствора.— В сб.: Морфофизиологические основы устойчивости растений.— М.: ТСХА, 1985, с. 70—75.— 33. *Пильщикова Н. В.* Ультраструктура клеток стелярной паренхимы в связи с нагнетательной деятельностью корня.— Изв. ТСХА, 1988, вып. 4, с. 66—73.— 34. *Пильщикова Н. В., Пильщиков Ф. Н.* Рост и водообмен яблони при частичной подрезке корней.— Изв. ТСХА, 1982, вып. 2, с. 126—131.— 35. *Рубин Б. А.* Курс физиологии растений.— М.: Высшая школа, 1971.— 36. *Сабинин Д. А.* О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. / 9-е Тимирязев. чтение.— М.: Изд-во АН СССР, 1949.— 37. *Сабинин Д. А.* Физиологические основы питания растений.— М.: Изд-во АН СССР, 1955.— 38. *Слейчер Р.* Водный режим расте-

ний.— М.: Мир, 1970.— 39. *Соловьев В. А., Веренчиков С. П.* Характеристика ксилемного экссудата, получаемого без отделения корня от побега.— Физиол. растений, 1987, т. 34, вып. 3, с. 554—563.— 40. *Сус Н. Н.* Использование интенсивности плача растений для оценки мощности корневой системы.— Физиол. растений, 1957, т. 4, вып. 3, с. 259—265.— 41. *Тавадзе П. Т.* Сравнительное определение мощности развития корневой системы виноградных лоз по величине плача растений.— Докл. АН СССР, 1949, т. 59, № 5, с. 727—730.— 42. *Трубецкова О. М.* Влияние температуры на активное и пассивное поглощение воды корневой системой растения.— Физиол. древесных растений.— М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 32—41.— 43. *Трубецкова О. М.* Корневая система как орган снабжения наземных органов питательными веществами и водой.— Физиол. растений, 1965, т. 12, вып. 5, с. 776—783.— 44. *Эсау К.* Анатомия растений.— М.: Мир, 1969.— 45. *Anderson W. P., House C. R.*— J. Exp. Bot., 1967, vol. 18, N 56, p. 544—555.— 46. *Arisz W. H., Helder R. I., Van Nie R.*— J. of Exp. Bot., 1951, vol. 2, N 6, p. 257—297.— 47. *Bleckman V. H.*— New Phytologist, 1921, vol. 20, N 3, p. 106—115.— 48. *Danilova M. F.*— Structure and Function of Plant Roots. 1981, p. 27.— 49. *Ginsburg H.*— J. of Theoretical Biol., 1971, vol. 32, N 1, p. 147—158.— Ginsburg H., Ginzburg B. Z.— J. Membran. Biol., 1971, vol. 4, N 1, p. 29—41.— 51. *House C. R.*— Water transport in cells and tissues. L.: Arnold, 1974.— 52. *Hodges T. K., Vaadia Y.*— Plant Physiology, 1964, vol. 39, p. 104—108.— 53. *Kramer P. J.*— Water relations of plants. N. 8, Acad. press., 1983.— 54. *Leonard O. A.*— Plant Physiol., 1944, vol. 19, N 1, p. 157—163.— 55. *Oerte J. J.*— Physiol. Plantarum, 1966, vol. 19, N 3, p. 809—817.— 56. *Priestley J. H.*— New Phytol., 1920, vol. 19, p. 189—200.— 57. *Ursprung A., Blum G.*— Ber. dtsh. Bot. Ges., 1921, Bd. 39, S. 70—79.— 58. *Scholander P. F., Hammel H. T., Hemmingsen E. A., Garey W.*— Plant Physiol., 1962, vol. 37, N 6, p. 722—729.— 59. *Vaadia V.*— Physiol. plantarum, 1960, vol. 13, N 4, p. 701—717.— 60. *Van Overbeek J.*— Am. J., Bot., 1942, vol. 29, N 8, p. 677—682.

Статья поступила 25 февраля 1991 г.