

УДК 581.112.6.04.036.1:581.18

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ НАГНЕТАЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ КОРНЯ

Л. В. МОЖАЕВА

(Кафедра физиологии растений)

Обобщены результаты экспериментального изучения взаимосвязи нагнетающей деятельности корня с энергетическим обменом и литературные данные по этому вопросу. Рассматривается значение АТФ как источника энергии для активного нагнетания воды и участие сократительных белков, обладающих АТФазными свойствами, в использовании энергии АТФ на процесс сокращения клеток корня, ведущий к экссудации.

Проблемы, касающиеся обеспечения нагнетающей деятельности корня энергией дыхания, начали изучать экспериментально только в последние 20—30 лет, хотя необходимость аэробного дыхания для поддержания процесса экссудации отмечалась уже давно. Было показано, что при воздействии дыхательных ядов на корни и прекращении доступа к ним кислорода снижаются как экссудация [4, 32], так и корневое давление [48].

Выявлена зависимость экссудации от содержания в корнях дыхательного материала в виде сахаров, составляющих главную массу поступающих в корни ассимилятов [11]. Установлено, что снижение содержания в них сахаров приводит к постепенному затуханию и со временем прекращению экссудации

[2, 9, 30, 46]. Кольцевание стеблей растений, прекращающее приток пластических веществ в корни, также ведет к снижению экссудации [2, 31, 51]. Наоборот, последняя усиливается при повышении содержания сахаров в корнях [24] и при искусственном их обогащении сахарами [2, 51].

Данные о зависимости экссудации от аэрации привели Д. А. Сабина к выводу о необходимости энергии дыхания для поддержания этого процесса [26]. Такой вывод подтверждали опыты, в которых наблюдалось снижение скорости экссудации при ингибировании металлосодержащих оксидаз окисью углерода [25], KCN [45, 48—50] и 2,4-ДНФ (ДНФ), разобщающего окисление и фосфорилирование [10, 16, 24, 29, 38, 48, 49].

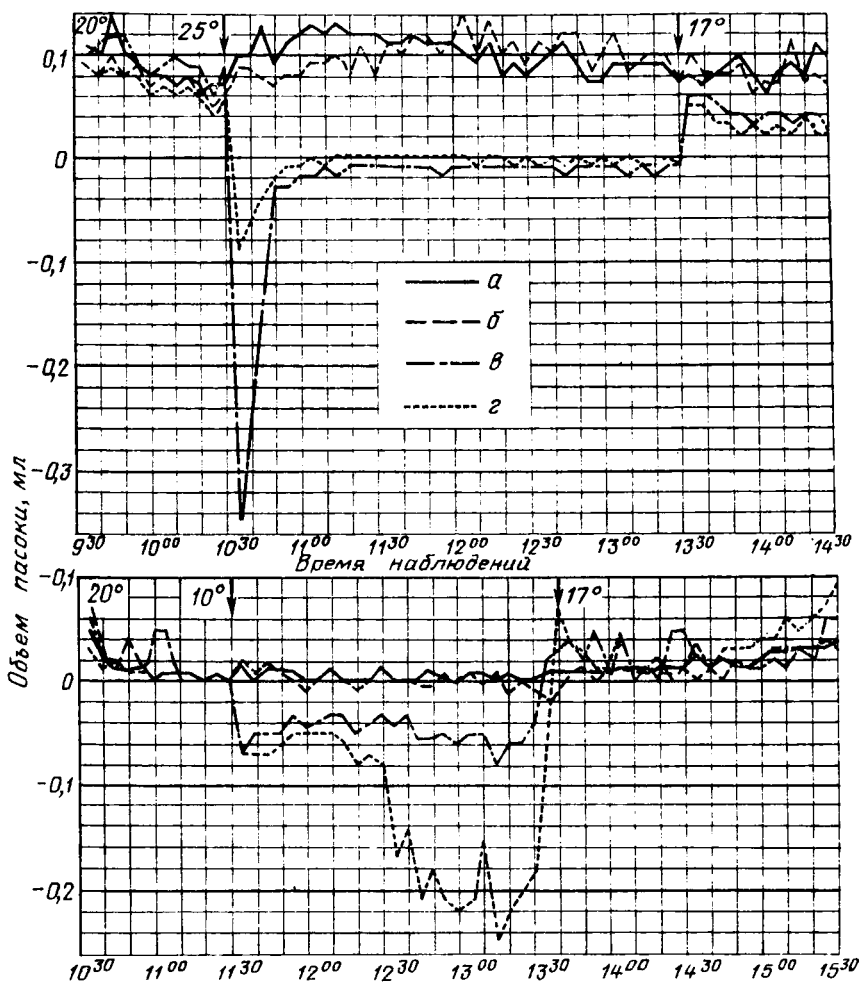


Рис. 1. Скорость эксудации у корней подсолнечника (фаза 7—9 листьев) в зависимости от температуры и помещения их в раствор сахаразы. *a, б* — контрольные в воде; *в, г* — растения в растворе сахаразы 0,2 М соответственно для контролей *a* и *б*. Стрелки указывают время изменения температуры.

Д. А. Сабинин, исходя из осмотической гипотезы корневого давления, полагал, что энергия дыхания расходуется на секрецию ионов и других веществ, связанную с полярностью клеток, в ксилему корня, за которыми пассивно следует ток

воды. Это представление было поддержано другими исследователями [29, 35, 48] и является наиболее признанным в настоящее время [28, 36, 41, 42, 44].

С другой стороны, Овербек [50] на основании результатов своих

опытов пришел к выводу, что существуют 2 компонента корневого давления — осмотический и неосмотический и что от дыхания зависит только последний. Такое представление о данном явлении также находит поддержку исследователей [52]. Наконец, ряд экспериментальных данных позволяет предположить, что корневое давление имеет неосмотическую природу [13]. В частности, показано, что при помещении корней растений в гипертонический по отношению к экссудату (0,2 М) раствор сахарозы при температурах 10 и 17—25 °С экссудация прекращается вследствие оттока воды из корня. Но при высокой температуре примерно через 30 мин отток прекращается и экссудация постепенно восстанавливается, а при низкой она не восстанавливается и наблюдается только после повышения температуры [23] (рис. 1). Отсюда можно предположить, что экссудация связана с неосмотическим процессом, зависящим от температуры и, следовательно, от доступа энергии дыхания, под действием которой возможно активное нагнетание воды клетками корня в сосуды даже из гипертонического по отношению к экссудату раствора.

Таким образом, до сих пор исследователи не пришли к единому мнению о природе корневого давления. Поэтому дальнейшее изучение роли отдельных сторон энергетического обмена в экссудации, безусловно, будет способствовать выяснению этого вопроса.

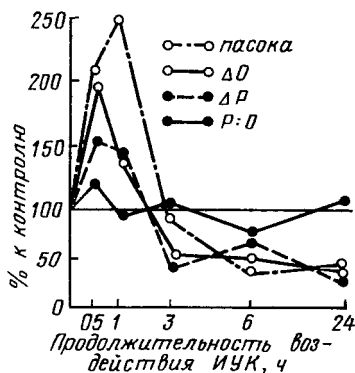
АТФ — источник энергии для экссудации

Для выяснения роли энергетического обмена в нагнетающей деятельности корня изучались изменения некоторых показателей дыхательного метаболизма и энергетического

обмена в связи со скоростью экссудации. Целые растения или отдельные корни подвергались различным воздействиям. С этой целью использовали изменения температур, физиологически активные вещества, ингибиторы метаболизма, смену дня и ночи. Реакцию корней изучали в динамике. опыты проводили с подсолнечником (*Helianthus annuus* L.) в возрасте от 2 нед до 1 мес, выращенным в теплице в водной культуре.

В этих опытах важно было выяснить значение митохондрий для экссудации, поскольку установлена их энергетическая роль как источника АТФ для осуществления других функций корня [11]. Было показано, что при воздействии на корни β -индолилуксусной кислотой (ИУК) окислительная и фосфорилирующая активность митохондрий, так же как и скорость экссудации, менялась 2-фазно: сначала наблюдалась стимуляция, а затем наступало торможение. Таким же образом изменялся и коэффициент Р/О, характеризующий сопряженность окисления и фосфорилирования в митохондриях. При этом изменения биохимической активности мито-

Рис. 2. Изменение биохимической активности митохондрий и скорость экссудации при действии ИУК на корни растений.



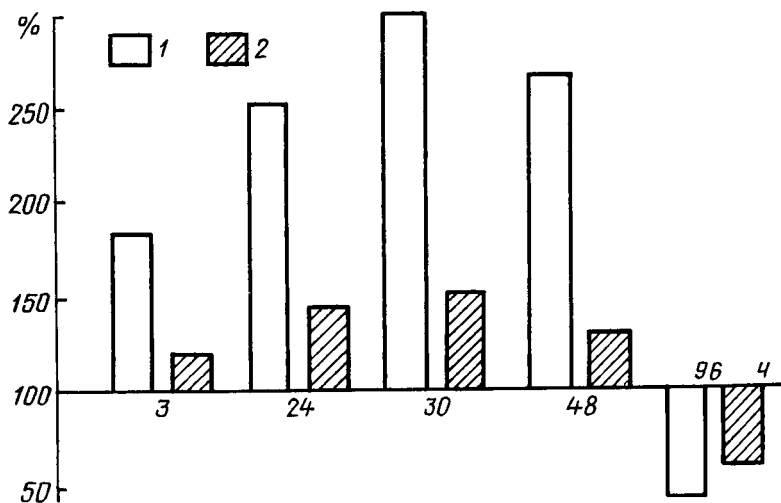


Рис. 3. Скорость экссудации (1) и содержание легкогидролизуемых нуклеотидфосфатов (2) в корнях при воздействии на них 2,4-Д. (Контроль — обработка водой).

хондрий по времени предшествовали изменениям экссудации [15] (рис. 2). Полученные в опыте результаты позволяют полагать, что экссудация зависит от энергии АТФ, образующейся в митохондриях клеток корня. Надо отметить, что повышение биохимической активности митохондрий под действием ИУК ранее было показано другими исследователями в опытах с отрезками проростков гороха [34].

Сходные результаты получены при опрыскивании растений 0,02 % раствором 2,4-Д. И в данном случае наблюдалась 2-фазная ответная реакция корней: вначале повышение содержания легкогидролизуемых нуклеотидфосфатов (включающих АТФ и АДФ) и скорости экссудации, а затем их снижение. При этом скорость экссудации не зависела от интенсивности дыхания (рис. 3). Если корни растений находились несколько часов в растворе 2,4-Д (10^{-4} М), экссудация прекращалась и в них почти

полностью отсутствовали легкогидролизуемые нуклеотидфосфаты. Эти опыты говорят о том, что в отсутствие макроэргических фосфорных соединений экссудации не происходит.

Подтверждение тесной взаимосвязи скорости экссудации с биохимической деятельностью митохондрий получено при изучении суточной ритмичности этих показателей у подсолнечника, который выращивали при светотемновом режиме 12 : 12 (свет с 8 до 20 ч).

Литературные данные о зависимости суточной ритмичности нагнетающей деятельности корней от интенсивности дыхания противоречивы. Одни исследователи не обнаружили параллелизма дыхания и цикла экссудации [46], корневого давления [40]. В других опытах у растений, обладающих суточной ритмичностью экссудации, наблюдалась также и ритмичность интенсивности дыхания корней [3, 30]. Вместе с тем было показано, что

суточная ритмичность ослабевает и со временем почти совсем прекращается под действием ДНФ и KCN [48], что указывает на необходимость для ее поддержания притока энергии, генерируемой в митохондриях.

В подтверждение последних из приведенных выше данных в наших опытах с подсолнечником было установлено, что биохимическая активность митохондрий клеток корня имеет суточный ритм, максимум и минимум которого предшествуют таковому экссудации. Так, окислительная и фосфорилирующая активность митохондрий усиливалась в предутренние и утренние часы, т. е. предшествовала полуденному максимуму экссудации. Сопряжено: окисления и фосфорилирования судя по коэффициенту Р/О достигает максимума в утренние часы и остается высокой до полудня. При этом повышенное образование и содержание макроэргического фосфора в корнях приходится на середину светлого периода суток. Следовательно, максимальная функциональная активность корневой системы в первую половину светлого периода суток сопровождается

увеличением скорости образования АТФ в результате частичного разобщения процессов окисления и фосфорилирования.

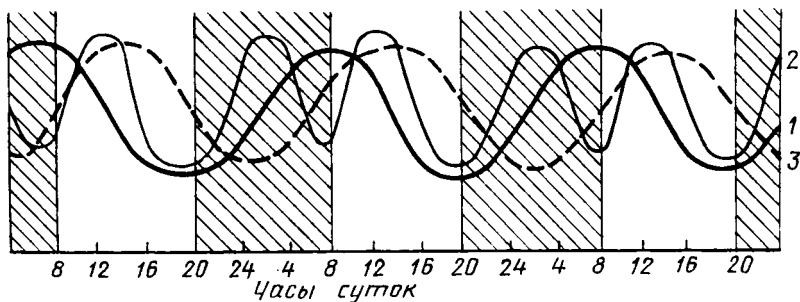
Во второй половине дня начинается спад биохимической активности митохондрий с минимальными значениями Р/О на границе свет — темнота, предшествующий ночному снижению экссудации [3] (рис. 4). Эти данные подтверждаются результатами суточных опытов с кукурузой, свидетельствующими о высокой скорости образования АТФ в корнях в полуденные часы [37].

Надо отметить, что максимально-му сопряжению окисления и фосфорилирования в утренние часы соответствует также интенсивный приток сахаров и фитогормонов в корни [3]. Подъем окислительной и фосфорилирующей активности митохондрий в предутренние часы, по-видимому, связан с усилением в этот период ростовых процессов, на что указывает и более выраженный восстановительный характер дыхательного метаболизма в ночные часы, чем в дневные [3].

Необходимость энергии АТФ для поддержания определенной скоро-

Рис. 4. Схема суточной ритмичности изменений значения коэффициента Р/О (1), скорости образования макроэргических соединений фосфора в корнях (2) и скорости экссудации (3).

Штриховкой обозначен ночной период суток.



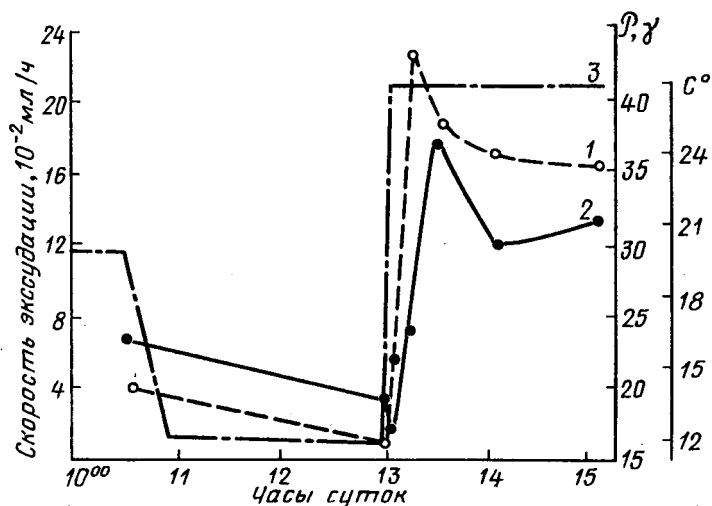


Рис. 5. Скорость эксудации (1) и содержание кислотолабильного фосфора (2) в корнях при резком повышении температуры (3).

сти эксудации выявлена и при изучении воздействия резкой смены температуры на отделенные корни [17]. В этих опытах корни, находившиеся в воде при 20°C , перенесли в термостатированную камеру, где температуру за 30 мин снижали до 12°C . Через различные интервалы после установления указанной температуры часть сосудов с корнями перенесли в комнату с высокой температурой, и корни быстро помещали в сосуды с водой, нагретой до 27°C . В ходе опытов параллельно учитывали содержание легкогидролизуемых нуклеотидфосфатов в корнях, фиксированных жидким азотом, и скорость эксудации.

При снижении температуры до 12°C содержание легкогидролизуемого фосфора АТФ и АДФ уменьшалось через 2 ч на 42 %, а через 4 ч — на 66 %. Одновременно снижалось содержание АТФ, что, видимо, и было причиной сокращения в этих условиях эксудации (рис. 5).

Через 30 с после переноса кор-

ней в воду с температурой 27°C содержание макроэргического фосфора продолжало снижаться. Это значит, что в первый момент после повышения температуры потребление легкогидролизуемого фосфора превышало его образование, причем убыль лабильного фосфора определялась уменьшением содержания АТФ. Следовательно, повышение температуры приводит к усилению потребления АТФ, а поскольку одновременно возрастает скорость эксудации, убыль АТФ можно объяснить расходом ее на этот процесс.

Последующее увеличение содержания лабильного фосфора свидетельствует об усилении образования нуклеотидфосфатов. Одновременно усиливалось и образование АТФ. Скорость эксудации также возрастала до максимума, после чего значения обоих показателей снижались.

Резкий подъем эксудации, вызванный повышением температуры, сильно подавлялся ДНФ, азидом

натрия, ингибиторами гликолиза моноиодацетатом и NaF, что также указывает на необходимость для экссудации энергии дыхания, вырабатываемой в митохондриях. В частности, азид натрия подавляет активность цитохромоксидазы, локализованной в митохондриях [27].

Приведенные в этом разделе результаты исследований свидетельствуют о том, что нагнетающая деятельность корня, подобно происходящим в нем другим физиологическим процессам, осуществляется за счет энергии АТФ, вырабатываемой в митохондриях.

На что расходуется энергия дыхания в процессе экссудации?

Изучению этого вопроса способствовало использование компенсационного метода корневого давления, позволяющего разделить осмотический и неосмотический компоненты компенсационного давления внешнего раствора, останавливающего экссудацию [50].

Уже в первых опытах был подтвержден вывод Овербека [50] о том, что неосмотический компонент, названный им активным давлением, зависит от дыхания. Активное давление увеличивалось при обработке корней аденином, повышающим содержание АТФ в корнях [16, 17], и снижалось при их обработке ДНФ [7, 20, 22]. Аналогично изменялась и скорость экссудации, которая повышалась под действием аденина и снижалась под действием ДНФ. В то же время осмотическое давление (ОД) экссудата менялось в противоположном направлении и не коррелировало со скоростью экссудации [16, 20, 22] (рис. 6). Оказалось, что аденин ослабляет действие на корни наружного раствора, гипертонического по отношению к экссудату, и способствует поступ-

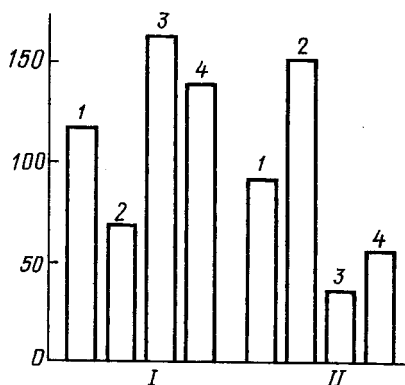


Рис. 6. Изменение движущей силы и скорости экссудации под влиянием аденина (I) и 2,4-ДНФ (II) (контроль — дистиллированная вода).

1 — компенсационное давление среды; 2 — осмотическое давление экссудата; 3 — активное давление; 4 — скорость экссудации.

лению воды в сосуды ксилемы против осмотического градиента [18], что не согласуется с представлением об осмотической природе корневого давления. Поступление воды в сосуды против осмотического градиента показано и другими исследователями [39, 41, 43].

Соответствие изменений уровня активного давления и скорости экссудации было затем подтверждено в опытах, где изучалось влияние на корни различных химических агентов, являющихся стимуляторами или ингибиторами дыхания или отдельных реакций энергетического обмена. Во всех случаях стимуляторы вызывали повышение активного давления и усиление экссудации, в то время как ингибиторы их снижали. Изменения ОД экссудата были противоположны изменениям скорости экссудации [9, 13, 19, 20, 22].

При изучении действия на корни резкой смены температуры также было показано сходство изменений уровня активного давления и скорости экссудации, которые умень-

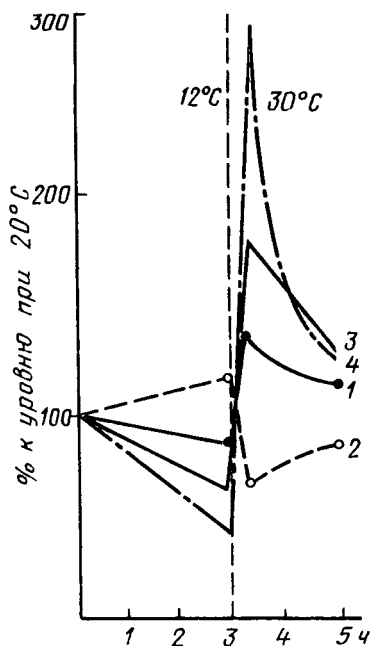
шались при снижении температуры в зоне корней и резко увеличивались при ее повышении. Изменения ОД эксудата и в этом случае носили противоположный характер [20, рис. 7].

Удаление части корневой системы у подвоев яблони приводило к снижению активного давления и экссудации и к повышению ОД эксудата [13].

Таким образом, результаты опытов с различными воздействиями на корни убедительно показывают, что существует тесная корреляция между уровнем активного давления и скоростью экссудации. В то же время обнаруживается несоответствие

Рис. 7. Движущая сила и скорость экссудации при изменениях температуры (% к уровню при 20 °С).

1 — компенсационное давление среды; 2 — осмотическое давление эксудата; 3 — активное давление; 4 — скорость экссудации.



этой величины и ОД эксудата. Как показано выше, именно активное давление зависит от энергии дыхания [7, 13, 18—20, 22]. Отсюда можно сделать вывод, что энергия дыхания расходуется на поддержание активного давления, а не на создание осмотического потенциала эксудата. В свою очередь, активное давление определяет скорость нагнетания воды и, по-видимому, именно оно отражает уровень корневого давления (движущую силу экссудации), возникающего в живых клетках корня. ОД эксудата и, следовательно, поступление в него осмотически действующих веществ прямого отношения к возникновению корневого давления не имеют. Как мы полагаем, ОД создает водоудерживающую силу в сосудах, облегчающую активное нагнетание воды. Осмотические силы, видимо, участвуют также в поглощении воды клетками корня [13, 19, 20, 22].

Каким же образом создается активное давление в корнях? Первые подходы к выяснению этого вопроса связаны с опытами, в которых изучалось совместное действие ингибиторов энергетического обмена и высокой температуры на скорость экссудации [17]. Было отмечено, что NaF по своему действию отличается от ряда других ингибиторов (ДНФ, азида натрия и моноiodацетата) некоторыми особенностями. Известно, что NaF, являющийся ингибитором эполазы, не обладает строгой специфичностью действия и подавляет также АТФазу [27]. В наших опытах он слабо снижал дыхание, но подавлял экссудацию сильнее, чем другие ингибиторы [17], и, кроме того, его действие на экссудацию не ослаблялось высокой температурой, усиливающей образование АТФ в корнях. Причину этих различий можно было видеть в том, что NaF ингибирует специфическую АТФазу,

предотвращая тем самым использование энергии АТФ на экссудацию. Было предположено, что роль такой АТФазы могут играть сократительные белки, присутствие которых предполагалось в корне [17].

Последующие опыты свидетельствуют в пользу этого предположения. Было найдено, что NaF и п-хлормеркурибензоат (ПХМБ), подавляющий АТФазную активность актомиозиноподобных белков, снижают активное давление и скорость экссудации [19, 22], а камфора, являющаяся регулятором работы сократительных белков, в зависимости от концентрации повышает или снижает значения этих показателей [13, 19]. Активное давление снижается под действием d-тубокурарина (препарата, расслабляющего мышцы) и повышается под действием ацетилхолина, участвующего в передаче нервного возбуждения на мышцу у животных и найденного также в растениях [47].

Нами из корней тыквы (*Cucurbita pepo* L.) экстрагирован актомиозиноподобный белок, обладающий АТФазной активностью с оптимумом при рН 5—6. Найдена корреляция между содержанием и АТФазной активностью актомиозиноподобного белка и скоростью экссудации [14]. В. Н. Жолкевич с сотрудниками выделил актиноподобный белок из корней подсолнечника [7]. Отсюда можно считать весьма вероятным предположение об участии сократительных белков в использовании энергии АТФ на создание корневого давления и, следовательно, на процесс нагнетания воды клетками корня [13, 14].

Сокращение клеток корня и нагнетание воды

Установлено, что у корней взрослых растений в ходе экссудации,

кроме суточных ритмов, имеются импульсные ритмы (пульсации) с коротким периодом в 15—30 мин [5]. У корней 6—8-дневных проростков кукурузы (*Zea mays* L.) обнаружены автоколебания экссудации с периодом около 3 мин, которые ослаблялись под влиянием ДНФ, ПХМБ, а также цитохалазина Б и колхицина, блокирующих работу сократительных белков [7]. У корней 3-дневных проростков кукурузы выявлены при действии резкого повышения температуры затухающие колебания скорости экссудации с периодом в 1 мин, которые сопровождалась обратимыми изменениями площади поперечного сечения корня, указывающими на сокращение и расслабление его клеток в процессе экссудации. Сокращение клеток так же, как и выброс экссудата, подавлялся ДНФ и ПХМБ. Было обнаружено, что клетки коры корня сокращаются сильнее, чем клетки центрального цилиндра [13, 21]. Последний факт нашел подтверждение в опытах В. Н. Жолкевича и др. [7], показавших, что интенсивность экссудации корней, лишенных центрального цилиндра (рукавчиков), вдвое выше, чем у целых корней, причем экссудация может происходить даже в отсутствие осмотически действующего раствора в полости корня.

Приведенные результаты свидетельствуют в пользу предположения о том, что корневое давление, следствием которого являются импульсные ритмы нагнетания воды, создается в результате сокращения клеток корня при участии сократительных белков и, таким образом, имеет неосмотическую природу [13, 21].

Надо отметить, что значение пульсации клеток корня и стебля для передвижения воды по растению предполагал еще Бос [1]. М. Н. Любимовой-Энгельгардт и др. [12] по-

казано участие Ca^{2+} , Mg^{2+} , стимулируемой АТФазой, сходной с АТФазой мышц и немышечных подвижных клеток, в сокращении цитоплазмы моторных клеток подушек листа мимозы, ведущем к его сниканию. Приведенные в настоящей работе данные указывают на общность механизмов сокращения клеток листа мимозы и клеток корня.

Исходя из литературных данных можно предположить, что сократительные белки клеток корня имеют отношение к механизму биологических часов, регулирующих ритмы экссудации. Такая возможность подтверждается опытами С. Э. Шноля [33], который установил существование спонтанных синхронных колебаний АТФазной активности и числа титруемых SH-групп в растворах сократительного белка актомиозина и аналогичных колебаний в растворах составляющих его белков актина и миозина. По мнению автора, конформационные колебания белков актомиозинового комплекса могут служить в клетке механизмом отсчета времени, выполнять роль «маятника» в биологических часах.

В основе ритмов экссудации могут лежать короткопериодные процессы сокращения, подобные тем, которые имеют место у сократительных белков. Так, время сокращения клеток корня, ведущего к выталкиванию воды при действии высокой температуры, находилось в пределах 10 с. Наблюдалась синхронизация ритмов сокращения многих клеток корня под влиянием указанного воздействия [21], а также синхронизация ритмов экссудации у взрослых растений под влиянием ИУК [24] и резкого повышения температуры [17]. Сокращение клеток корня зависело от pH и происходило при pH 5,5, оптимальной для АТФазной активности

автомиозиноподобного белка [14, 21]. Установлено, что суточная ритмичность корневого давления и экссудации является эндогенной [9], следовательно, также регулируется внутренними факторами.

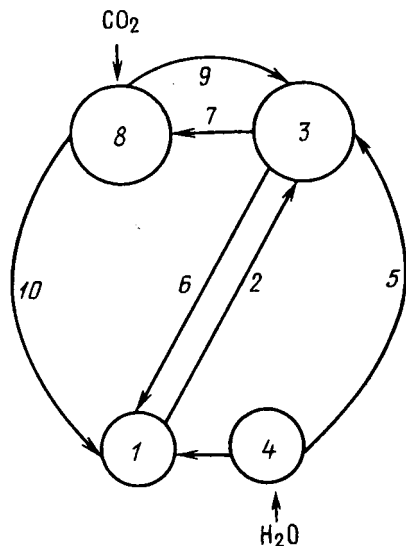
Можно предположить, что механизм корневого давления включает короткопериодную пульсацию клеток корня, ведущую к проталкиванию воды к сосудам. В деталях он подлежит дальнейшему изучению.

Заключение

Соответствие скорости экссудации величине активного давления и отсутствие такового ОД экссудата указывают на то, что в корне су-

Рис. 8. Схема взаимосвязи фотосинтеза и водного обмена растений.

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; 7 — влияние транспирации на фотосинтез; 8 — фотосинтез; 9 — влияние фотосинтеза на транспирацию; 10 — поступление ассимилятов в корень.



ществует специальный механизм активного нагнетания воды (водная помпа), не зависящей от поступления ионов [13, 18]. Механизм корневого давления, по-видимому, основывается на деятельности сократительных белков. Нагнетание воды как энергозависимый процесс нуждается в притоке ассимилятов, который, по современным представлениям, зависит от энергетического обмена флэзмы (ее дыхания), тоже поддерживается энергией АТФ и, видимо, связан с участием сократительных белков, функцию которых предположительно выполняют микрофибриллы так называемых Ф-белков [11].

Процессы, происходящие в корне, в свою очередь, оказывают влияние на фотосинтез, транспирацию и оводненность надземных частей растений через потоки воды, которым сопутствуют потоки ионов, продуктов синтеза органических веществ и биоэлектрические реакции [6, 11]. Взаимосвязь фотосинтеза и водного обмена растений можно представить схемой (рис. 8).

ЛИТЕРАТУРА

1. Бос Д. Ч. Автографы растений и их содержание.— Избр. произв. по раздражимости растений. Т. 2.— М.: Наука, 1964, с. 171—340. 2. Вахмистров Д. Б., Али-Заде В. М. Переходные процессы при выделении пасоки корневой системой подсолнечника. Физиологический анализ.— Физиол. растений, 1973, т. 20, вып. 4, с. 773—784.— 3. Владимирцева С. В., Можаяева Л. В. Энергетическая эффективность дыхания корней на протяжении суток.— Изв. ТСХА, 1970, вып. 2, с. 15—24.— 4. Войтенко Н. В. О влиянии аэрации на поглотительную способность корневой системы растения.— В сб. н.-и. работ Азово-Черноморского с.-х. ин-та. Новочеркасск, 1948, т. XII, с. 24—36. 5. Гунар И. И., Красина Е. Е., Петров-Спиридонов А. Е. Ритмичность поглощающей и выделительной

деятельности корней.— Изв. ТСХА, 1957, вып. 4, с. 181—206.— 6. Гунар И. И., Паничкин Л. А. Водно-ионные потоки и передача возбуждения у растений.— Изв. ТСХА, 1969, вып. 4, с. 3—13.— 7. Жолкевич В. Н. Транспорт воды и его регуляция.— В кн.: Водный обмен растений.— М.: Наука, 1989, с. 116—136.— 8. Королев А. В., Жолкевич В. Н. Влияние метаболитических регуляторов на нагнетающую деятельность корня.— Докл. АН СССР, 1990, т. 310, № 2, с. 507—511.— 9. Красина Е. Е. Ритмичность физиологических процессов у растений.— Автореф. докт. дис. М., 1965.— 10. Красина Е. Е., Гунар И. И. Влияние теплового раздражения на выделение пасоки корнями подсолнечника.— Изв. ТСХА, 1964, вып. 3, с. 71—81.— 11. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении.— М.: Наука, 1976.— 12. Любимова-Энгельгардт М. Н., Бурнашева, Файн Ф. С., Митина Н. А., Попрыкина Я. М. Исследование аденозинтрифосфатаз *Mimosa pudica*.— Биохимия, 1978, т. 43, вып. 4, с. 748—768.— 13. Можаяева Л. В. Неосмотическая природа корневого давления растений.— Изв. ТСХА, 1991, вып. 5, с. 69—81.— 14. Можаяева Л. В., Булычева Е. М. Свойства сократительного белка, выделенного из корневой тыквы.— Изв. ТСХА, 1971, вып. 2, с. 3—9.— 15. Можаяева Л. В., Никитина А. А. Влияние гетероауксина на биохимическую активность митохондрий клеток корня и скорость плача.— Изв. ТСХА, 1969, вып. 6, с. 8—17.— 16. 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.— 17. Можаяева 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.— 18. Можаяева Л. В., Пильщикова Н. В. О природе процесса нагнетания воды корнями растений.— Изв. ТСХА, 1972, вып. 3, с. 3—15.— 19. Можаяева Л. 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.— 20.

Можаева Л. В., Пильщикова Н. В. О движущей силе плача растений.— Физиол. растений, 1979, т. 26, вып. 5, с. 994—1000.— 21. Можаева 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.— 22. Можаева 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.— 23. Можаева Л. В., Хуан Муюй, Синюхина Л. А. Действие гетероауксина на плач растений.— Доклады ТСХА, 1958, вып. 39, с. 209—215.— 24. Можаева Л. В., Хуан Муюй, Царева Л. А. Влияние гетероауксина на выделение пасоки корнями подсолнечника.— Изв. ТСХА, 1963, вып. 5, с. 47—58.— 25. Петунов Н. С., Гринева Г. М. Поглощение воды корнями растений в связи с активностью оксидазных систем.— Физиол. раст., 1962, т. 9, вып. 2, с. 222—228.— 26. Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений.— М.: Изд-во АН СССР, 1955.— 27. Семихатова О. А. Смена дыхательных систем. Л.: Наука, Ленингр. отд., 1969.— 28. Слейчер Р. Водный режим растений.— М.: Мир, 1970.— 29. Трубецкова О. М. Корневая система как орган снабжения надземных органов питательными веществами и водой.— Физиол. раст., 1965, т. 12, вып. 5, с. 776—783.— 30. Трубецкова О. М., Шидловская И. Л. Изучение суточной периодичности деятельности корневой системы.— Тр. Ин-та физиол. раст. им. К. А. Тимирязева, 1951, т. 7, вып. 2, с. 273—290.— 31. Филиппов Л. А. Физиологическое обоснование момента полива хлопчатника.— Изв. ТСХА, 1954, вып. 2, с. 129—136.— 32. Шардаков В. С. Водный режим хлопчатника и определение оптимальных сроков полива.— Ташкент, 1953.— 33. Шноль С. Э.

Синхронные конформационные колебания молекул актина, миозина и актомиозина в растворах.— Молекулярная биофизика.— М.: Наука, 1965, с. 56—81.— 34. Якушкина Н. И., Кулакова И. А. Влияние гетероауксина на рост клеток в фазе растяжения.— Физиол. раст., 1968, т. 15, вып. 1, с. 47—51.— 35. Arisz W. H., Heloder R. J., Van Nie R.— J. Exptl. Bot., 1951, vol. 2, N 6, p. 257—297.— 36. Boyer J. S.— Ann. Rev. Plant Physiol., 1985, vol. 36, p. 473—516.— 37. Georgiev G.— 8 Intern. bodenkundlicher Kongress.— Bucharest, Romania, 1964, Symposium 2, S 1089—1099.— 38. Ginsburg H., Ginzburg B. Z.— J. Exptl. Bot., 1970, vol. 21, N 68, p. 580—592.— 39. Ginsburg H., Ginzburg B. Z.— J. Membran. Biol., 1971, vol. 4, p. 29—41.— 40. Grossenbacher K. A.— Plant Physiol., 1938, vol. 13, N 4, p. 669—676.— 41. House C. R.— Water transport in cells and tissues. L.: Arnold, 1974.— 42. Kramer P. J.— Water relations of plants.— N. Y.; Acad. press, 1983.— 43. Oertli J. J.— Physiol. plantarum, 1966, vol. 19, N 3, p. 809—817.— 44. Passioura J. B.— Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.— 1988, vol. 39, p. 245—265.— 45. Rosene H.— Amer. J. Bot., 1944, vol. 31, N 3, p. 172—174.— 46. Scoog F., Broeyer T. C., Grossenbacher K. A.— Amer. J. Bot., 1938, vol. 25, N 10, p. 749—759.— 47. Tretin A., Kendrick R. E.— Bot. Rev., 1991, vol. 57, N 1, p. 33—73.— 48. Vaadia V.— Physiol. Plantarum, 1960, vol. 13, N 4, p. 701—717.— 49. Van Andel O. M.— Acta Botany Neerlandica, 1953, vol. 2, N 4, p. 445—525.— 50. Van Overbeek J.— Amer. J. Bot., 1942, vol. 29, N 8, p. 677—683.— 51. Went F. W.— Amer. J. Bot., 1944, vol. 31, N 10, p. 597—618.— 52. Zholkevich V., Korolev A., Chugunova T.— Physiol. Plantarum, 1990, vol. 79, N 2, pt. 2, p. 93.

Статья поступила 15 мая 1992 г.

SUMMARY

The results of experimental studying the interaction of pumping activity of the root with energetic exchange and information on this problem found in publications are generalized. The importance of ATP as a source of energy for active pumping the water and the effect of contractive proteins which have ATPase properties in extension of energy on the process of contraction of root cells that results in exudation are discussed.