

ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

В ДВЕНАДЦАТИ ТОМАХ

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Б. А. РУБИН Главный редактор С. С. АНДРЕ-
ЕНКО (зам. главного редактора), Н. С. ТУРКОВА (зам.
главного редактора), А. Н. БЕЛОЗЕРСКИЙ, П. А.
ГЕНКЕЛЬ, А. И. ОПАРИН, Н. Г. ПОТАПОВ, И. А.
ЧЕРНАВИНА, В. Н. ШАПОШНИКОВ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1967

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М. В. ЛОМОНОСОВА

ФИЗИОЛОГИЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ
РАСТЕНИЙ

Том II

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ. РОСТ И РАЗВИТИЕ.
ЭМБРИОГЕНЕЗ И ОРГАНОГЕНЕЗ

Ответственный редактор тома
И. А. ГЕНКЕЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1967

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОГЛОЩЕНИЯ МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ КОРНЕВОЙ СИСТЕМОЙ

ФОРМА И ФУНКЦИЯ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Корневая система различных растений приспособлена к выполнению многообразных функций. В зависимости от той функции, которую выполняют корни, а также условий внешней среды происходит формирование их своеобразной структуры. Примером этого могут служить воздушные корни у лиан, орхидей и ароидных, дыхательные корни мангровых лесов, ассимилирующие корни у водяного ореха, корни присоски-прицепки у плюща и других растений, дисковидные корни у фикусов, ризоиды морских водорослей, корнеплоды (морковь, репа, брюква, свекла), корневые клубни (георгины, чистяк, таволга степная). Приспособление корня к существованию в определенных почвенно-климатических условиях и выполнению специфической функции закрепилось в процессе длительной эволюции и передается по наследству из поколения в поколение. При выращивании растений в новых, не свойственных им условиях проявляется консерватизм наследственности, большая устойчивость формы и функции корневой системы. Однако наряду с наличием своеобразия, специфичности функции корневых систем, независимо от их формы и внутреннего строения, у всех наземных растений корни выполняют общую чрезвычайно важную функцию — прикрепление растений к субстрату и поглощение и снабжение надземных органов водой и минеральными элементами.

Мы не будем затрагивать вопроса о механических свойствах корневой системы, значении ее в поддержании надземных органов в вертикальном положении. Хотя в связи с очень важной проблемой полегания растений рассмотрение этого вопроса заслуживает большого внимания, ограниченность размера статьи не позволяет нам на нем останавливаться.

Несомненно, что специфические образования у растений,

при помощи которых они прикрепляются к субстрату, возникли еще в тот период, когда питательные вещества и воду они поглощали всей поверхностью тела, т. е. до выхода растений на сушу. Так, например, у морской водоросли ламинарии развиваются многочисленные ризоиды, которые вырастают в дно моря и удерживают водоросли на определенной глубине.

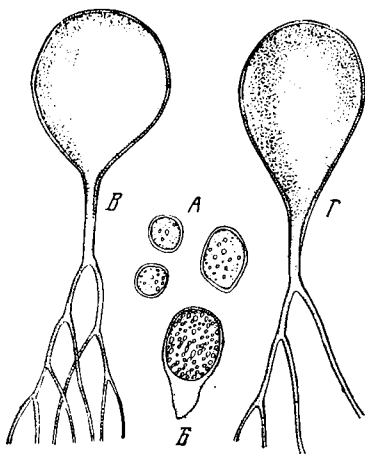


Рис. 1. Одноклеточная водоросль *Botrydium granulatum*. А — покоящиеся цисты; Б — прорастающая циста; В и Г — талломы водоросли, расчлененные на шаровидную надземную часть и ризоиды

В данном случае корневые образования выполняют лишь одну механическую функцию. По существу, такую же механическую функцию выполняют корневидные присоски плюща и других растений, имеющих наряду с ними хорошо развитую дифференцированную корневую систему.

Однако, как только растения вышли на сушу и их ассимилирующие органы лишились возможности получать из внешней среды воду и минеральные элементы, существование растений стало возможным только при возникновении соответствующего органа, обеспечивающего организм водой и минеральной пищей. На первых этапах сухопутной жизни одноклеточных растений нижняя часть их тела, погруженная в

субстрат, выполняла функцию поглощения воды и минеральных веществ, а верхняя — ассимиляцию солнечной энергии и углекислоты. Наглядным примером такого организма является одноклеточная водоросль *Botrydium*.

Верхняя шарообразная часть ботридиум (рис. 1) содержит зеленый пигмент и осуществляет фотосинтетическую функцию. Нижняя же сильно разветвленная часть, по внешнему виду похожая на корень, выполняет иную функцию — снабжает водоросль водой и минеральными элементами. Следовательно, расчленению функции в клетке на фотосинтезирующую и поглощающую воду и минеральные соединения не предшествовала внутренняя дифференцировка, свойственная современной корневой системе. Нет сомнения в том, что шарообразная часть ботридиума полностью сохранила способность поглощать из внешней среды воду и питательные вещества, а ризоиды — способность образовывать зеленый пигмент и осуществлять фотосинтез. Они лишены этой возможности лишь потому, что во внешней среде, окружающей шаровидную

часть, мало воды и полностью отсутствуют минеральные элементы, а к ризоидам не проникает солнечный свет. При этом произошло лишь перераспределение хлоропластов, без существенной внутренней анатомической дифференцировки.

У мхов в состоянии проростка можно обнаружить возникновение корня при изменении внешних условий. Обычно в стадии проростка они существуют как водоросли, погруженные в воду, поглощая всей своей поверхностью воду и питательные вещества. Однако если проросток окажется на поверхности подсыхающей почвы, то его отдельные ветви углубляются в землю, на них развиваются трубчатые выросты — ризоиды, которые поглощают воду и минеральные элементы, а верхние ветви ассимилируют энергию солнечного луча и углекислоту воздуха. В данном случае, как и у ботридиума, не возникает новая функция, происходит лишь специализация отдельных частей клетки. Таким образом, функция поглощения воды и минеральных веществ и механизм этих процессов возникли задолго до расчленения тела растения на лист, стебель и корень; ею обладали одноклеточные растения, осуществлявшие процесс фотосинтеза. Важно отметить, что и при функциональной специализации органов растений и тканей сохраняется способность поглощать воду и минеральные вещества у них сохраняется. Лист наземных растений, достигший чрезвычайно высокой дифференцировки и приспособления к улавливанию солнечной энергии и усвоению газообразной углекислоты, погруженный в питательный раствор, энергично поглощает воду и минеральные элементы. На этом основан прием внекорневой подкормки растений. Все поверхностные клетки корневой системы, находящиеся в определенном физиологическом состоянии, при взаимодействии с внешней средой поглощают из нее воду и питательные вещества, хотя не все они принимают участие в снабжении ими наземных органов.

На основании изложенного мы должны заключить, что функция растительной клетки поглощать из внешней среды воду и минеральные элементы возникла при организации клеточной структуры и свойственна всем клеткам различных тканей растений. Данных об эволюции механизма поглощения веществ от момента его возникновения в универсальной клетке до образования специальных органов поглощения и передвижения веществ в хорошо дифференцированной корневой системе в литературе нет, и этот вопрос еще не подвергался исследованию.

Всеми исследователями *argioi* признается единство или общность механизма поглощения веществ для всех растительных и даже животных клеток. Поэтому при изучении механизма поглощения веществ широко используются ткани растений, выполняющие различные функции, а также водоросли, грибы, дрожжи. Так, например, очень много работ по

изучению механизма поглощения воды и питательных веществ проводилось и ведется в настоящее время с дисками запасющих органов — клубней. Выявленные закономерности поглощения веществ клетками водорослей исследователи без всяких оговорок переносят на корневую систему. Следовательно, ни у кого не возникает сомнения, что нет принципиальных отличий в механизме поглощения питательных веществ у водорослей, грибов, мхов, клеток дифференцированных тканей растений и корневой системы.

Такое заключение возможно лишь при условии признания, что в универсальной клетке задолго до расчленения на органы существовал очень совершенный механизм, обеспечивающий быстрое избирательное поглощение питательных веществ из внешней среды и передвижение их на небольшие расстояния. Подобное допущение действительно имеет серьезные основания. Так, например, при возникновении ризоидов не происходит новообразования структурных элементов на поглощающей поверхности клетки и внутри ее, способствующих передвижению поглощенных веществ в другие части клетки. По существу, все сводится лишь к увеличению поглощающей поверхности корневых образований. Точно так же в дифференцированной корневой системе корневые волоски резко увеличивают поглощающую поверхность корня, однако при этом совершенно не возникает никаких приспособлений для горизонтального передвижения поглощенных питательных веществ. Лишь на определенной ступени развития корня образуется проводящая система, обеспечивающая нисходящий и восходящий ток питательных веществ. При этом важно отметить, что при специализации клеток последние не теряют полностью своего универсального характера, свойственного им на первых этапах эволюционного пути. Как было указано выше, надземные органы растений имеют высокую степень дифференцировки, приспособлены к выполнению определенной функции (лист — к улавливанию энергии солнечного луча и газообразной углекислоты, стебель — к транспорту продуктов ассимиляции минеральных элементов и воды), в то же время клетки этих органов сохраняют способность поглощать из жидкой среды воду и минеральные элементы. Так же ризоиды, выставленные на свет, образуют зеленые пигменты и способны осуществлять фотосинтез.

Даже в клетках высоко организованных корневых систем многих растений на свету синтезируются зеленые пигменты. Следовательно, после расчленения тела растений на лист, стебель и корень, после того как эти органы миллионы лет выполняли строго определенные функции, клетки, их составляющие, не утратили полностью универсального характера взаимодействия с внешней средой. Важность этого положения заключается не только в дополнительных доказательствах кон-

сервативности наследственности. Это положение указывает, что специализация клеток и тканей осуществляется не на базе возникновения новых структурных элементов клетки, дополнительных ферментных систем, а на основе лишь некоторой перестройки, приспособлении существующих механизмов к выполнению специальных функций. Сложность и многообразие структурных элементов клетки, их ферментных систем — основа широкой специализации живой клетки. Кроме того, история возникновения специализированного органа поглощения и снабжения надземных органов растений питательными веществами и водой свидетельствует о том, что решающее значение в этом процессе принадлежит живой протоплазме, ее физиологическому состоянию, физико-химическим свойствам.

Передвижение поглощенных веществ на близкие расстояния в одноклеточных организмах или передвижение в корне от поверхности поглощающих клеток до сосудов корня осуществляется без специальных транспортных структур, по живой протоплазме или паренхимным клеткам коры. Следовательно, поступление питательных веществ и горизонтальное передвижение их в корневой системе определяются характером взаимодействия живой протоплазмы с компонентами внешней среды. Этим обстоятельством и обуславливается трудность познания основных закономерностей механизма поглощения и передвижения веществ в корне. В объяснении этого процесса прогрессивной концепцией может быть лишь только та, в которой учтено своеобразие, специфичность свойств живой материи. Необходимо отбросить все схемы механизма поглощения, в основе которых лежат представления о клетке или корне как осмометре или системе коацерватов. Моделирование живых систем, поиски общих свойств в живой и неживой системе до настоящего времени являлись лишь препятствием в исследовании физиологических процессов, происходящих в растениях.

Методы изучения корневых систем

Интерес к строению и функции корневой системы растений проявляет очень широкий круг исследователей: ботаники, растениеводы, селекционеры, фитоценологи, географы, морфологи и систематики растений, почвоведы и геологи. Кроме того, для работников сельскохозяйственной практики, механизаторов, конструкторов почвообрабатывающих машин чрезвычайно важно знать распространение корней в почве, глубину их залегания. К настоящему времени накоплено достаточное количество данных о строении корневой системы культурных и диких растений. Однако при исследовании корневых систем, особенно в природных условиях, возникают

большие методические трудности, некоторые из которых не удается преодолеть до сих пор.

Отдельные указания о роли корней, их строении можно обнаружить в литературе XVIII — начала XIX в., однако систематические исследования этого вопроса, особенно в нашей стране, начали вестись в конце прошлого столетия (Слезкин, 1895; Высоцкий, 1898; Соколовский, 1898; Прянишников, 1898). К этому же времени относятся первые исследования В. Г. Ротмистрова (1907, 1908) и А. П. Модестова (1915), которые большое внимание уделяли разработке методов изучения корневых систем; предложенные ими методы, с некоторыми изменениями, широко используются и в настоящее время¹. В начале XX в. особенно интенсивно изучают корневую систему В. Г. Ротмистров (1907, 1908), А. П. Модестов (1915), А. П. Тольский (1904, 1905, 1907), А. А. Хитрово (1908), П. Коссович (1903, 1904, 1906), Д. Шушак (1915), Е. Ф. Вотчал (1916), В. И. Сазанов (1913).

Этими исследователями получены многочисленные данные по морфологии корневых систем культурных растений, древесных пород, луговых трав, кустарников степей и пустынь. После Октябрьской революции, открывшей большие возможности для развития научной работы, значительно возрастает количество работ, посвященных исследованию корневой системы. При этом наряду с усовершенствованием методов изучения корневой системы много внимания уделяется выяснению влияния внешних условий, в особенности структуры почвы, на характер развития корневой системы (Казакевич, 1925; Качинский, 1925; Петрова-Трефилова, 1930; Орловский и Афанасьева, 1929; Яковлев, 1926; Чижов, 1931 и др.). Одновременно с изучением морфологии корневой системы все больше начинают развиваться исследования функции корневой системы, зависимости поглотительной способности корневой системы от ее структурных особенностей, механизма поглощения питательных веществ. Много сделано в этом направлении И. В. Красовской (1925—1952) и Д. А. Сабининым (1925, 1928, 1940, 1949, 1955).

К настоящему времени опубликован ряд работ, обобщающих все достижения по методикам исследования корневых систем (Тарановская, 1951), а также функции корневой системы (Сабинин, 1940, 1949; Колосов, 1962; Станков, 1964); в этих же монографиях приведена довольно полная литература по корневой системе.

В последнее десятилетие изучение корневой системы ведется более широким фронтом. Получен довольно большой материал по морфологии корневой системы отдельных сель-

¹ Некоторые из приведенных здесь и дальше ссылок на старые работы, не отражены в списке литературы, так как часто брать данные приходилось из работ других авторов.

скохозяйственных культур, распределению ее в почве, влиянию ряда внешних факторов на формирование корневых систем. Особенно большое внимание уделяется изучению функции корневых систем, их роли в деятельности надземных органов. При этом изменилось представление о функции корня, о механизме поглощения и передвижения веществ. Все эти проблемы будут рассмотрены ниже.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ФУНКЦИИ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

О поглотительной деятельности корневой системы, особенно растений, произрастающих в поле, долгое время судили по накоплению минеральных элементов в надземных органах. **Основные показатели избирательной способности корневой системы, возрастной изменчивости поглощения минеральных веществ** получены на основании экспериментальных данных по накоплению питательных веществ в надземных органах растений. Однако чрезвычайная сложность, непрерывная изменчивость почвенной среды, бесспорная зависимость накопления веществ в надземных органах от характера процессов, происходящих в них независимо от деятельности корня, затруднили интерпретацию данных по накоплению веществ растений полевой культуры для оценки поглотительной деятельности корневой системы.

Разработка вегетационного метода почвенных, песчаных и водных культур, казалось, открыла возможность создания константных, строго контролируемых условий среды обитания корневой системы. При этом для суждения о поглотительной деятельности корневой системы наряду с учетом количества накопленных в растении элементов питания стали широко пользоваться определениями изменения содержания веществ во внешней среде, особенно при постановке водных культур. Большая часть экспериментальных данных по характеристике поглотительной деятельности корня, механизму поглощения питательных веществ получена вегетационным методом и главным образом при выращивании растений в водной культуре. Однако вегетационному методу в любой модификации свойствен существенный недостаток. При выращивании растений в вегетационном сосуде в почвенной культуре коренным образом изменяются условия среды, нарушается структура почвы, создается ограниченный объем для распространения корневой системы. Поэтому естественно стремление ряда физиологов разработать метод характеристики деятельности корневой системы в полевых условиях.

Анализ пасоки растений как метод характеристики деятельности корневых систем в природных условиях

Выше уже было отмечено, что о деятельности корня можно судить по накоплению веществ в надземных органах. Одна-

ко данные химического анализа надземных органов являются результатом взаимодействия деятельности корня и надземных органов. При этом эти данные характеризуют статический момент, выражающий суммарный результат за определенный промежуток времени. Попытки характеризовать динамику процесса за короткие промежутки жизни растения, например за сутки, не дали положительных результатов, так как суточный прирост содержания веществ по сравнению с имеющимся в растениях настолько ничтожен, что он оказывается в пределах ошибки используемых аналитических методов. Применение изотопной методики позволяет преодолеть этот недостаток, однако незначительное количество работ, проведенных в этом направлении, не позволяет прийти к определенным выводам.

Большой интерес представляют исследования Д. А. Сабина (1928, 1955), предложившего использовать для характеристики поглотительной деятельности корневой системы анализ пасоки растений. Перехватывая поток питательных веществ, подаваемых корнем в надземные органы, можно получить ясный ответ, какие элементы и в каком количестве подаются корневой системой в различные периоды их жизни и какова интенсивность работы корневой системы. Использование этого метода позволило вскрыть ряд существенных сторон в функции корневой системы.

При анализе пасоки возникает много методических трудностей, обусловленных слабой изученностью физиологии плача. Недостаточно ясны продолжительность и время сбора пасоки, обеспечивающие возможность сопоставления деятельности корневой системы целого растения и растения, лишённого надземных органов. Известна большая зависимость интенсивности плача от влажности почвы; ряд культурных растений вообще не выделяют пасоки при срезании надземных органов.

Однако метод Сабина, несмотря на все его недостатки, пока является единственным наряду с анализом надземных органов приемом характеристики динамики возрастной изменчивости деятельности корневой системы. В последние годы этот метод стал более широко использоваться для решения самых различных вопросов корневой системы. Так, И. В. Красовская предложила использовать его для сравнительной характеристики мощности развития корневой системы; делались неоднократные попытки по анализу пасоки определять потребность растений в удобрениях. Однако до настоящего времени этот диагностический прием еще не нашел широкого применения.

В то же время корневая система растений, лишенных надземных органов, выращенных в водных культурах, широко используется многочисленными исследователями для изуче-

ния ряда вопросов минерального питания. Еще в 1936 г. Хогланд (Hoagland, 1936) начал изучать поглощение веществ отрезанными корнями злаков (ячмень, пшеница), считая, что при работе с отрезанными корнями исключается влияние надземных органов на их поглотительную деятельность, получаются более выровненные данные, лучше характеризующие закономерности поглощения питательных веществ корнем. Другие же исследователи указывают на недопустимость исследования функции корня и закономерностей его поглотительной деятельности без надземных органов. Основное возражение сводится к тому, что отрезанные корни прекращают рост, при этом совершенно исключается транспирация, что приводит к резкому изменению физиологических свойств корневой системы. Тем не менее ряд исследователей настойчиво изучает механизм поглощения питательных веществ отрезанной корневой системой.

Особенно широко стали использовать изолированные корни, когда научились поддерживать их длительный рост. Много важных вопросов о функции корневых систем удалось решить только с помощью культуры изолированных корней, выращенных в стерильных условиях на средах, содержащих органический источник в виде сахарозы или другого углевода. Методика культуры изолированных корней хорошо описана в монографии Ф. Р. Уайта (1949), переведенной на русский язык, и в недавно опубликованном руководстве по культуре тканей Р. Г. Бутенко (1963).

Методика изучения механизма поглощения веществ срезами тканей растений

Сложность анатомического строения корня, небольшое, сильно меняющееся количество клеток в корне, непосредственно участвующих в поглощении веществ из внешней среды, обусловили поиски иного объекта для исследования механизма поглощения веществ. Еще Де-Фриз (De-Vries, 1871) использовал для этой цели срезы столовой свеклы; работая с очень тонкими срезами ткани (не больше 1 мм), он предполагал, что все клетки объекта принимают участие в поглощении веществ. Натансон (Nathanson, 1904), а затем Мейер (Meuger, 1909) настойчиво рекомендуют использовать для исследования поглощения минеральных элементов паренхиму запасующих органов растений.

Несмотря на то что запасующим тканям растений вообще не свойственна функция поглощения, проведено много исследований с использованием срезов клубней картофеля, артишоков, гипокотилей репы и брюквы, корней столовой свеклы и моркови. При этом ряду авторов удалось установить много важных принципиальных положений о взаимосвязи поглоще-

ния веществ, дыхания и синтеза белка. Как правило, свежесрезанные ткани почти совсем не поглощают минеральных веществ, лишь после тщательного промывания их аэрированной дистиллированной водой или раствором с низким содержанием солей клетки срезов способны быстро поглощать соли. Однако далеко не все запасающие ткани могут поглощать минеральные элементы (например, срезы ткани спелого яблока).

В срезах тканей отсутствует явный рост, т. е. новообразование клеток, чем они сильно отличаются от функционирующей корневой системы. Следовательно, закономерности поглощения веществ, получаемые на срезах запасающих тканей, по существу можно относить только к нерастущим клеткам. Поэтому были предложены для исследования поглощения веществ быстро растущие в культуре ткани. Этим требованиям полностью отвечала культура всевозможных каллюсов.

В настоящее время техника культуры каллюсов хорошо разработана, она подробно описана в приведенных выше руководствах. Однако каллюс оказался далеко не идеальным объектом. По мере роста каллюса внутренние слои его изолируются от среды и в поглощении принимают участие, так же как и в корне, лишь поверхностные слои клеток. Вследствие этого никакого преимущества в тканевой культуре по сравнению с изолированным корнем не достигается.

Все эти трудности удается преодолеть, получая культуру взвешенных клеток. Ткань каллюса рядом воздействий удается раздробить на отдельные клетки. Если при этом синхронизировать деление, то можно иметь взвесь клеток в определенном возрастном состоянии: меристематические и вакуолизированные. В этом случае можно говорить уже об исследовании закономерностей поглощения веществ на клеточном уровне. Однако если методика мацерации клеток каллюса довольно хорошо разработана, то мацерация корневых клеток с полным сохранением их жизнеспособности встречает еще ряд затруднений.

Методика исследования поглощения веществ одноклеточными организмами

Если исходить из представления об общности механизма поглощения для всех живых клеток независимо от их происхождения, то наиболее ценными следует признать те исследования, которые проведены на одноклеточных водорослях, дрожжах и микроорганизмах. Эти организмы легко выращивать в большом количестве в чистой культуре.

Действительно, указанные объекты довольно широко используются при изучении поглощения солей. Структурные особенности микробных клеток, отсутствие вакуолей, высокий

уровень обмена веществ сближают их с меристематическими клетками корневой системы. Таким образом, при выяснении закономерностей поглощения веществ меристемой корневой системы можно было бы использовать результаты исследования этих процессов на микроорганизмах. К сожалению, таких сравнительно-физиологических исследований поглотительной деятельности клеток различного происхождения пока еще не проводилось, а имеющиеся отдельные сведения никто еще не пытался рассматривать под общим углом зрения.

В физиологической литературе укоренилось представление об исследовании механизма поглощения веществ на клеточном уровне, когда объектом изучения служат сифоновые водоросли *Valonia* и *Halicystis*. У таллома этих водорослей легко отделить целлюлозную оболочку, получить достаточное для анализа количество вакуолярного сока, измерить разность потенциалов между средой и вакуолярным соком. Проводят параллель между сифоновой водорослью и вакуолизированной клеткой высшего растений и саму сифоновую водоросль рассматривают как клетку. Однако для этого нет никаких оснований, так как талломы сифоновых водорослей *Valonia* и *Halicystis*, называемые клеткой, возникли из многоклеточной ткани при исчезновении внутренних перегородок. Многоядерная природа талломов этих водорослей несомненно определяет и своеобразие их физиологических свойств, отличных от вакуолизированных клеток высших растений. В то же время мы не располагаем данными о различии в характере взаимодействия с минеральными компонентами внешней среды сифоновой водоросли и вегетативной клетки высших растений.

Наряду с одноклеточными и сифоновыми водорослями при решении ряда вопросов проблемы поступления веществ широко используются многоклеточные водоросли, такие, как *Ulva lactuca*, *Porphyra perforata* и др. Привлекают внимание главным образом водоросли с тонкими плоскими талломами, состоящими из двух рядов однородных клеток.

До настоящего времени имеется очень небольшое число работ, где для изучения минерального питания был бы взят мицелий грибов, хотя нет сомнения в том, что с этим объектом можно получить интересные и ценные данные по механизму поглощения питательных веществ.

Изучение общих закономерностей поглощения и передвижения веществ проводят на листьях водных растений *Elodea*, *Lemna*, *Potamogeton*, *Vallisneria* и др. В последние годы в связи с применением внекорневой подкормки особенно сильно возрос интерес к механизму поглощения минеральных веществ листьями высших культурных растений. Однако результаты проведенных исследований пока не позволяют говорить о специфическом характере поглощения минеральных веществ в листьях высших культурных растений.

Таким образом, для исследования основных закономерностей поглощения веществ корнем привлекаются самые различные объекты, которым часто совершенно не свойственна эта функция. Все это свидетельствует об общем признании единого механизма поглощения минеральных элементов растительной клеткой. Соответствует ли это действительности — в настоящее время сказать трудно. Согласно диффузионно-осмотической концепции поглощения воды и минеральных веществ, не следует ожидать больших различий в механизме поглощения для клеток самых различных тканей. Если же признать, что начальным, первичным, процессом поглощения минеральных элементов является их включение в обмен веществ живой протоплазмы, тогда нужно ожидать больших принципиальных различий в механизме поглощения клеток запасющих тканей и поверхностных клеток корневой системы. К сожалению, в этом вопросе есть еще много неясного и спорного.

Успешное развитие клеточной физиологии, позволившее разработать методы выделения и изучения отдельных органоидов клетки, открыло заманчивую перспективу изучения механизма поглощения веществ на субклеточном уровне, выяснения значения в этом процессе отдельных органоидов клетки. Подобных работ пока еще очень мало, но сомнения в их важности быть не может.

Все изложенное выше относится к методам и объектам исследования главным образом механизма поглощения питательных веществ корнем, тканью, клеткой, ее органоидами. Однако функция корневой системы не ограничивается только поглощением и передвижением воды и питательных веществ. Коррелятивные связи в деятельности корня и надземных органов весьма многообразны. Поэтому результаты исследования поглотительной деятельности водорослей, микроорганизмов, различных тканей довольно трудно использовать для понимания роли корня в деятельности надземных органов. Решение общей проблемы функции корней возможно только при непосредственной работе с ними.

Как уже было указано, при выяснении функции корня чрезвычайно эффективным оказался метод анализа пасоки. Кроме того, крайне ценные результаты получены при использовании прививки. Была вскрыта совершенно неизвестная раньше функция корня — непосредственное участие в синтезе зеленых пигментов в надземных органах (Рубин, Германова, 1958). Значительные успехи получены в исследованиях, проведенных с культурами изолированных корневых систем. Удалось показать локализацию синтеза в корневой системе таких важных соединений, как никотин, пиридоксин, ряд цитохромов и других соединений, имеющих большое значение в обмене веществ целого растения.

СТРУКТУРА КОРНЯ

Сформировавшаяся корневая система является довольно сложным органом с хорошо дифференцированной внутренней структурой. По внешнему виду обычно различают стержневую и мочковатую корневую систему.

Стержневой корень является непосредственным продолжением стебля. Он углубляется вертикально в почву и на определенном расстоянии от ее поверхности начинает образовывать боковые более тонкие корни, которые, в свою очередь, ветвятся, пронизывая таким образом большой объем почвы. Стержневой корень свойствен главным образом двудольным растениям.

Мочковатый корень от основания стебля почти у самой поверхности почвы рассыпается на прядь нитевидных мочек примерно одинакового диаметра. Эти два типа, по существу, и охватывают все разнообразие корней. И хотя внешние условия сильно влияют на форму корневой системы, тип корня остается неизменным. Трудно указать на преимущество

стержневого или мочковатого корня в осуществлении его основной функции снабжения надземных органов водой и минеральными веществами. Можно лишь отметить, что стержневой корень проникает значительно глубже, чем мочковатый.

Наличие лишь двух типов корней не означает однообразия в их строении. У мочковатых корней различают так называемые зародышевые и узловые корни. Зачатки первых уже имеются в сформировавшейся зерновке, вторые появляются на узлах кущения. В отсутствие кущения злаки могут существовать только с зародышевой корневой системой. Роль зародышевых и узловых корней в снабжении надземных органов неоднократно освещалась в литературе, особенно подробно в работах И. А. Красовской, И. И. Колосова, С. С. Андреевко и др. У каждого злака есть какие-либо особенности в форме корневой системы, например корни кукурузы делятся на зародышевые, колеоптильные, узловые и воздушные.

Стержневая корневая система также довольно разнообразна по степени ветвления, длине боковых корней, характеру их расположения на главном корне, мощности развития.

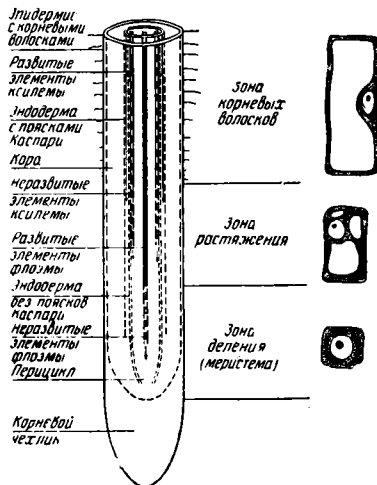


Рис. 2. Схема первичного строения корня

Не останавливаясь на подробном описании особенностей строения корневых систем различных растений, следует отметить, что мочковатые корни сохраняют в течение всей своей жизни первичное строение, это определяет постоянство их диаметра. У двудольных цветковых растений и у голосемянных корням свойственно утолщение; камбий, образовавшийся в их пучке, откладывает элементы ксилемы и флоэмы и изменяет анатомическое строение участков корня, называемое вторичным. Наличие в корнях однодольных только первичного строения, а у двудольных вторичного определяет их структуру и до некоторой степени функцию. В частности, лишь корни с вторичным строением функционируют как запасные органы (сахарная свекла, морковь и др.). Однако функция поглощения воды и минеральных веществ и снабжения ими надземных органов связана только с первичным строением корня, которое у всех растений выражается одними и теми же структурными элементами (рис. 2).

Зоны роста корня

Еще в 1873 г. Сакс (Sachs) выделил в первичном строении корня три качественно различные зоны роста: деления, растяжения и дифференцировки, или зоны корневых волосков. Эти зоны являются этапами формирования корня как органа снабжения надземной части растения водой и питательными веществами. В меристеме происходит новообразование клеток, из которых и формируются ткани корня. В зоне растяжения осуществляется процесс, свойственный только растительным клеткам, — образование центральной вакуоли, при этом сильно возрастает объем клеток.

Из приведенной схемы (см. рис. 2) совершенно очевидно, что две первые зоны являются лишь этапами в формировании корня как органа поглощения и передвижения веществ. Действительно, в них нельзя обнаружить возникновения каких-либо структурных изменений, направленных на выполнение поглотительной функции. Однако, поскольку поверхностные слои клеток этих зон находятся во взаимодействии с внешней средой, они поглощают из нее воду и минеральные вещества, необходимые для осуществления деления и роста клеток. Клетки корня, лишенные хлорофилла, могут функционировать только как гетеротрофы. Располагая всеми минеральными компонентами для построения своего тела, они нуждаются в энергетическом материале, как и все типичные гетеротрофные организмы. Клетки должны непрерывно получать органическое вещество, из которого они освобождают энергию, трансформируют и используют для новообразования протоплазмы и всех компонентов клетки.

Среда обитания корневых систем — почва, в ней осуществлялось формирование корневой системы. Почва всегда со-

держит органические соединения, поглощая которые клетки меристемы и зоны растяжения могут обеспечить себя необходимой для жизни энергией. Клетки меристемы, зоны растяжения и зоны дифференцировки могут полностью удовлетворить свою потребность в энергетическом материале из внешней среды. Успешное культивирование изолированных кончиков корней и отдельных его меристем на питательной среде с сахарозой является бесспорным доказательством этого положения. Таким образом, чем богаче почва органическим веществом, тем лучше обеспечен процесс новообразования клеток. Следовательно, корень может существовать и функционировать независимо от фотосинтетической деятельности надземных органов, при наличии достаточного источника энергетического материала во внешней среде. Это положение получило экспериментальное подтверждение.

Однако внутренняя структура первичного корня свидетельствует о том, что энергетическим материалом меристема и зона растяжения снабжаются из надземных органов. Уже в меристеме можно видеть еще недостаточно развитые, но уже хорошо выраженные элементы флоэмы — структурного образования транспорта органических соединений, синтезированных в листе. В зоне растяжения флоэма уже полностью сформирована.

Подобный путь получения энергетического материала зонной меристемы и зоной растяжения оказался более эффективным и надежным, чем использование органических соединений почвы, поэтому эти структуры закрепились в корне и передаются по наследству. Нет сомнения, что наличие именно такого пути получения энергетического материала обеспечивает нормальный рост корневой системы. Подтверждением этому является успешное выращивание растений в стерильных культурах на минеральной среде, при полном отсутствии в ней органических веществ. В то же время это не исключает, а, наоборот, дает серьезные основания утверждать, что поверхностные клетки корня могут поглощать из внешней среды не только минеральные, но и сложные органические соединения. Следовательно, имеются неограниченные возможности через почву воздействовать на процесс образования клеток корня, на рост и формирование корневой системы не только минеральными, но и органическими соединениями, продуктами деятельности микроорганизмов, физиологически активными веществами.

Процесс образования клеток, т. е. активная деятельность меристемы, является ведущим, определяющим темп и характер роста корневой системы. Всестороннее исследование обмена веществ в меристематической зоне, факторов, регулирующих процесс клеточного деления, является одной из актуальных проблем современной биологии. Эти исследования

наряду с большой теоретической значимостью имеют непосредственное значение для сельскохозяйственной практики как теоретическое обоснование приемов воздействия на рост корневых систем.

Не меньший интерес представляют исследования физиологических процессов и в следующей за меристемой зоне растяжения. В этой зоне выявляется принципиальное различие в закономерности роста растительной и животной клеток. Почему животные клетки достигают своих предельных размеров без образования центральной вакуоли, в то время как в вегетативных клетках растений после достижения меристематической клеткой предельных размеров обязательно возникает центральная вакуоль, при этом объем клетки может увеличиться в 10, 100 и 1000 раз? Постоянство размера зон роста свидетельствует о том, что темп роста в зоне растяжения в десятки и сотни раз выше, чем в меристеме. Увеличение размеров того или иного органа растений является в основном следствием увеличения размеров клеток в зоне растяжения. Поэтому вопросу увеличения размера клеток в фазу растяжения уделяется так много внимания. Подробное рассмотрение существующих гипотез механизма вакуолизации и роста клеток в фазу растяжения приведено в первом томе настоящего издания; отметим лишь, что обычно эта проблема рассматривается как проблема роста независимо от проблемы становления функции корневой системы как органа поглощения и снабжения надземных органов водой и минеральными элементами.

Несмотря на огромную значимость зоны растяжения в росте корня, эта зона является как бы промежуточной, подготовительной для формирования корня как органа снабжения надземных органов водой и минеральными соединениями. В зоне растяжения оказывается полностью сформированным ложе нисходящего тока продуктов ассимиляции зеленого листа. Нужно отметить, что в этой зоне поверхностный, пограничный с внешней средой, слой клеток эпидермиса отличается от непосредственно прилегающих к нему клеток коры. Но никакой специфической структуры одной из сторон клетки, непосредственно соприкасающейся с внешней средой, обнаружить нельзя. Полностью отсутствует и специальная структура проведения минеральных элементов от поглощающих к внутренним слоям клеток. Лишь в клетках на границе перехода зоны растяжения в зону корневых волосков намечается дифференцировка ксилемы. Однако не следует забывать об условности границ зон роста, об отсутствии резкого перехода одной зоны в другую. По существу, только в зоне корневых волосков морфология и анатомия корня достигают наиболее полного выражения приспособления к функции поглощения и снабжения надземных органов водой и питательными веществами.

Прежде всего остановимся на изменении структуры поглощающего слоя клеток.

Из наружной поверхности эпидермальных клеток появляются трубчатые выросты, так называемые корневые волоски (последние сильно напоминают ризоиды одноклеточных организмов). При этом не происходит формирования структур для транспорта поглощенных веществ, а лишь значительно изменяется поверхность клеток, соприкасающихся с внешней средой. Трубчатые выросты появляются не во всех эпидермальных клетках и не на всей поверхности образующей эти выросты клетки. До сих пор остается совершенно неизученным механизм образования корневого волоска, тех изменений в обмене веществ клеток, которые приводят к одностороннему разрастанию определенного участка наружной поверхности клетки. Известна лишь зависимость процесса образования корневых волосков от внешних условий, в частности влажности и аэрации. Что образование корневых волосков связано с увеличением поглощающей поверхности, указывает и тот факт, что у многих водных растений корневые волоски совершенно не образуются, а у некоторых (желтая кубышка ядовитого вежа, элодеи, айры и др.) корни в воде лишены корневых волосков, а при проникновении в почву образуют их в большом количестве. Кроме того, многие культурные растения, как правило, образующие корневые волоски при выращивании в почве, не образуют их в водной культуре.

Из сказанного ясно, что корневые волоски возникают под влиянием условий внешней среды на эпидермальных клетках, достигших определенного физиологического состояния. При самых разнообразных условиях внешней среды корневые волоски нормально не возникают на поверхностных клетках меристемы и уже хорошо сформированном эпидермисе зоны растяжения. Решающее значение внешних условий в образовании корневых волосков особенно становится наглядным, когда на корнях образуется эктотрофная микориза. При этом корневые волоски или совсем не образуются, или же очень слабо развиты. В образовании корневого волоска большую роль играет ядро клетки. Как правило, на самой первой стадии образования корневого волоска возникает небольшой бугорок на поверхности клетки, к которому непосредственно примыкает ядро. В дальнейшем, при росте волоска, ядро «перекочевывает» в него и находится на небольшом расстоянии от растущего конца корневого волоска. Создается видимость, что из ядра исходят какие-то импульсы материального порядка, которые и вызывают односторонний рост эпидермальной клетки. В настоящее время по этому поводу трудно высказать определенное суждение, так как почти ничего не известно о роли ядра в росте клетки. Из сказанного можно лишь заключить, что образование корневых волосков, обус-

ловленное внешними условиями, неразрывно связано с топографией и деятельностью ядра в клетке, достигшей определенного физиологического состояния.

Обычно диаметр корневых волосков не превышает 5—12 *мк*, в то время как их длина у некоторых растений достигает 10 *мм*. У травянистых растений корневые волоски несколько длинней, чем у корней древесных пород. Количество волосков на 1 *мм*² поверхности корня значительно меняется от видовых особенностей растений и почвенной среды. Так, при выращивании во влажной камере было найдено: у гороха — 232, яблоки — 280—320, у кукурузы — 425 корневых волосков на 1 *мм*². Данные подсчета количества корневых волосков у растений, произрастающих в естественных условиях в почве, очень ненадежны, так как даже при очень осторожной отмывке корневой системы от почвы большая часть корневых волосков отрывается от корня.

Еще в прошлом веке было установлено, что поверхность корня при развитии корневых волосков увеличивается в десятки раз. В настоящее время на основании более тщательных исследований принято считать, что при образовании корневых волосков поверхность корня увеличивается в сотни раз. Из соотношения длины и диаметра корневого волоска и их количества можно заключить о реальности этих цифр. Такое значительное увеличение поглощающей поверхности корня вызвано возникновением функции снабжения надземных органов водой и минеральными элементами. Выше уже указывалось, что поверхность пограничных клеток меристемы и зоны растяжения без корневых волосков поглощает достаточное количество воды и минеральных веществ для интенсивной деятельности всех клеток этих зон. И. И. Колосов (1962) доказал, что активность поглощающей поверхности корневых волосков почти одинакова с поверхностью корня без них. Единица поверхности корня, покрытого волосками, в сотни раз выше соответствующей величины нижележащих зон. Следовательно, все количество поглощаемых веществ, даже при напряженной деятельности клеток этой зоны, не может быть использовано на месте, а с неизбежной необходимостью должно продвигаться из корневой системы в надземные органы. Для осуществления этой цели необходимы соответствующие структурные образования, которые и представлены в корне элементами ксилемы. В процессе эволюции структурные элементы ксилемы восходящего тока воды и минеральных веществ, так же как и элементы флоэмы нисходящего тока продуктов ассимиляции листа, достигли высокой степени совершенства.

Рассмотрению механизма передвижения веществ по ксилеме и флоэме посвящены обстоятельные сводки ряда зарубежных и отечественных ученых (Кэртис, 1937; Афанасьева,

1955 и др.). Большое внимание этой проблеме уделяют А. Л. Курсанов и руководимый им коллектив. Ими получен экспериментальный материал, освещающий по-новому этот очень сложный процесс (Курсанов и Запрометов, 1949; Курсанов и Туркина, 1952).

Из сказанного ясно, что в зоне корневых волосков для снабжения надземных органов растений водой и минеральными элементами большого совершенства достигли структуры, осуществляющие их поглощение и вертикальное передвижение. При этом полностью отсутствуют специальные структуры для горизонтального передвижения воды и минеральных элементов. И в этой зоне, так же как и в зонах меристемы и растяжения, передвижение веществ в центральную часть корня происходит по живым клеткам. Хотя путь от поглощающих клеток до проводящих сосудов в зоне корневых волосков и до центральных клеток в зонах меристемы и растяжения небольшой, но все же вода и питательные вещества должны пройти через 10—12 рядов живых клеток коры, эндодермы, перидермы. Известно, что для продвижения воды через живые клетки нужно применить большую механическую силу. В то же время вода и питательные вещества, даже в отсутствие присасывающей силы листьев, чрезвычайно быстро и легко движутся по живым клеткам. Установлено, что это движение неразрывно связано с интенсивностью процессов, происходящих в клетках корня, в частности с их дыханием. Следовательно, горизонтальное передвижение воды и минеральных веществ в корне осуществляется по живой протоплазме. Это не химический и не физический процесс осмотического насасывания воды вакуолю или содержимым сосудов корня, не диффузное передвижение веществ в жидкой протоплазме, не адсорбция и десорбция коллоидами протоплазмы и не химическая реакция в коллоидной системе. Движение веществ по живой протоплазме — это физиологический процесс взаимодействия живой протоплазмы с компонентами внешней среды.

Из сказанного совершенно очевидно, какое большое значение для понимания механизма поглощения и функции корня имеет изучение зон роста корня и обмена веществ в них.

Значение зон роста в поглощении питательных веществ

Несмотря на то что интерес к проблеме значения зон роста корня в поглощении питательных веществ существует давно, методические трудности не позволяли получить достоверных результатов. Многие исследователи считали, что корень на всем своем протяжении способен поглощать минеральные элементы из внешней среды. Взаимосвязь роста и поглотительной деятельности корня объяснялась увеличением поверхности корневой системы. Разноречивые результаты разных исследова-

ний являлись прежде всего следствием недостаточно четкого вычленения зоны роста корня. Еще в 1682 г. Грю (Grew, 1682) высказал предположение, что поглощение воды и минеральных веществ осуществляется только кончиком корня. В дальнейшем все исследователи полностью разделяли мнение Грю, не уточняя размеры кончика корня, ответственного за поглощение и снабжение надземных органов минеральными элементами. Однако это положение было поколеблено в 1837 г. Олертом (Ohlert), который обнаружил, что погружение в воду только кончиков корней приводило к завяданию растений, а затем к полной их гибели. На основании этих опытов Олерт пришел к выводу, что самые кончики корня не принимают участия в поглощении и снабжении надземных органов водой и минеральными элементами. Кни (Кпу, 1898), а затем Попеско (Popesco, 1926) изучили более детально значение зон роста корня ряда культур (кукурузы, гороха и конских бобов) в поглощении питательных веществ и красок. Они уже пришли к более определенному выводу: лишь самый кончик корня, корневой чехлик и меристема не принимают участия в поглощении веществ, решающее значение в этом процессе принадлежит зоне растяжения. При этом авторы совершенно не затрагивали вопроса о роли корневых волосков в поглощающей деятельности корня. В дальнейшем некоторые ученые полученные различия в поглощении веществ зоной меристемы и зоной растяжения пытались без достаточных оснований объяснить электрофизиологическими свойствами поверхности поглощающих клеток корня.

Новый методический прием при изучении значения зон роста корня в поглощении и передвижении веществ применили уже в наше время Прево и Стюард (Prevot a. Steward, 1936). Они разрезали корни ячменя на сантиметровые участки и изучали их поглотительную деятельность. Возможность получения большого количества однородных участков позволяла проводить строго количественный учет поглощенных элементов. Во всех опытах была получена хорошо выраженная закономерность: наибольшее поглощение брома, рубидия и калия обнаруживалось в первом сантиметре от кончика корня; по мере удаления от кончика корня поглощение резко падало. Разрезая корни на сантиметровые участки после выдержки их на определенных растворах, было показано, что и снабжение поглощенными веществами надземных органов осуществляется преимущественно первой, наиболее молодой, растущей частью корня.

Несмотря на существенные недостатки применявшейся авторами методики (нарушение целостности корня), их данные позволили сделать очень важный принципиальный вывод, что самой активной частью корня в поглощении из внешней среды минеральных элементов и снабжении ими надземных органов

является растущая зона корня. Однако эти данные не представили возможности вычлнить значение в этом процессе отдельных зон: меристемы, зоны растяжения и корневых волосков.

Более совершенные в методическом отношении работы были проведены И. И. Колосовым (1953). Используя оригинальную методику, он изучал поглощение, главным образом метиленовой сини, отдельными участками целого корня, не изолированного от надземных органов. На основании того, что метиленовая синь не накапливается в меристеме, автор пришел к заключению, что кончик корня до 6—7 мм (чехлик и меристема) не участвует в поглощении веществ из наружного раствора. Поглощение и передвижение питательных веществ начинаются в зоне растяжения. Из этого он делает вывод, что наличие волосков не является обязательным условием для поглощения питательных веществ корнем. Затем он устанавливает чрезвычайно важное положение, что зоны корня с отмершими волосками и опробковевшими оболочками совершенно не участвуют в поглощении питательных веществ. Таким образом, поглощение и снабжение минеральными элементами надземных органов, по Колосову, осуществляются зоной растяжения и зоной с живыми корневыми волосками. Это положение было подтверждено им позднее, при изучении поглощения изотопа фосфора различными зонами корня (Колосов, 1962).

Колосову же принадлежит серия опытов по выяснению роли корневых волосков в поглотительной деятельности корня. На большом материале он показал, что единица поверхности корневого волоска поглощает метиленовую синь с такой же интенсивностью, как и поверхность поглощающих клеток зоны растяжения, т. е. показал, что имеется прямая зависимость между интенсивностью поглощения и поверхностью корневых волосков. Следует лишь отметить, что автор проводил эти опыты с растениями водной культуры, и поглощающая поверхность корневых волосков часто представляла небольшую часть всей поглощающей поверхности корня. Многочисленные экспериментальные данные позволили Колосову сделать более обоснованное, чем раньше, заключение о неравноценности отдельных зон роста корня в поглощении питательных веществ. В первых работах он настаивал на том, что самый кончик корня, т. е. чехлик и меристема, не поглощает питательных веществ, в последней же своей монографии (Колосов, 1962) подчеркивает, что эта зона роста не принимает участия лишь в снабжении питательными веществами надземных органов. Колосов придает большое значение в поглощении и снабжении растений зоне растяжения, равной 1,5—2,5 см длины от кончика корня. Однако при наличии корневых волосков максимум поглощения обнаруживается в этой зоне.

Несмотря на обилие данных и кажущуюся обоснованность сделанных автором выводов, методика его работы далеко не безупречна. Прежде всего он не пользовался четким критерием для выделения отдельных зон, поэтому часто проводил работу с участками корня, включающими в себя не одну и не две, а все три зоны. Вторым, не менее существенным недостатком работы Колосова является то, что он делал заключение о поглощении и передвижении веществ в основном в опытах с метиленовой синью. Ныне совершенно очевидно, что характер связывания метаболитов и неметаболитов живой протоплазмой различен. Поэтому обобщения, сделанные Колосовым только на основании поглощения и передвижения метиленовой сини, мало обоснованы. Кроме того, метиленовая синь в живой ткани легко переходит в бесцветную лейкоформу, и его заключение о том, что самый кончик корня — меристема не связывает метиленовую синь, явно ошибочно. Эта ткань, богатая активной протоплазмой, быстро и энергично переводит окисленную окрашенную форму метиленовой сини в ее бесцветный дериват.

Таким образом, большой и ценный материал Колосова, являясь хорошей иллюстрацией неравноценности отдельных частей корня в поглощении и передвижении минеральных веществ, часто заведомо ошибочно используется автором для оценки значения зон роста корня в его поглотительной деятельности; недооценена роль меристемы и явно переоценено значение зоны растяжения в снабжении надземных органов растений питательными веществами. Вывод Колосова, а также его руководителя Д. А. Сабина (1955) о решающем значении зоны растяжения в снабжении надземных органов питательными веществами основан лишь на том, что этой зоне свойствен самый интенсивный рост, т. е. на косвенных данных. Прямые определения благодаря нечеткости выделения зон роста не позволяли делать такого важного и ответственного вывода. Неправомерность этого вывода становится особенно очевидной, если принять во внимание, что структурные элементы, обеспечивающие вертикальное передвижение питательных веществ в надземные органы (ксилема), формируются не в зоне растяжения, а в следующей за ней зоне корневых волосков или, в их отсутствие, в зоне дифференцировки.

Дальнейшее совершенствование методики исследования значения зон роста корня в поглощении и снабжении надземных органов минеральными элементами шло по пути уменьшения участков корня и использования меченых атомов.

Так, например, Оверстрит и Джекобсон (Overstreet and Jacobson, 1946) определяли количество поглощенных изотопов рубидия и фосфора в отрезках корня размером 0,5—1 мм. После получасовой экспозиции при 0°С они обнаружили максимум накопления как рубидия, так и фосфора в первом апи-

кальном миллиметре корня; дальше к основанию оно заметно снижалось. Авторы считали такое поглощение неметаболическим, адсорбционным, так как поглощенные ионы легко вытеснялись в наружный раствор. Крамер и Уиб (Kramer, Wiebe, 1952), проводя аналогичный опыт, но при комнатной температуре, обнаружили также значительное связывание P^{32} в меристеме, однако максимум поглощения при расчете на единицу длины корня оказался в зоне корневых волосков. Стюард (Steward, 1954), работая с корнями нарцисса, установил два максимума накопления Cs^{137} в меристеме и в нескольких миллиметрах от нее. Помещая корни после экспозиции в растворе Cs^{137} на среду, не содержащую данный элемент, он через 48—50 ч вновь определял в тех же частях Cs^{137} , пытаясь установить, из какой же зоны передвигается вверх поглощенный элемент. Однако за двое суток происходили такие существенные изменения в росте корня, в смещении зон, что полученные данные, по нашему мнению, не могут служить критерием передвижения веществ в корне. Надежный ответ можно было получить только в кратковременных опытах, когда не происходит заметного перехода одной зоны роста в другую. Избежать этого недостатка удалось Уibu и Крамеру (Wiebe, Kramer, 1954) и Кеннингу и Крамеру (Canning, Kramer, 1958), которые сконструировали специальный прибор, позволяющий подводить поглощаемый элемент непосредственно к любой зоне. Исследования, проведенные с корнями ячменя, кукурузы, гороха, хлопчатника, дали возможность выяснить значение отдельных участков корня не только в поглощении, но и передвижении питательных веществ. Как и следовало ожидать, был обнаружен четко выраженный градиент количества связанных питательных веществ с максимумом в апикальной части корня. Однако у кукурузы авторы установили два максимума поглощения: один у самого кончика корня, другой — на расстоянии 20—40 мм от него. Наряду с этим авторы получили довольно ясную картину передвижения поглощенных веществ. Оказалось, что интенсивное поглощение питательных веществ апикальной частью корня (0—6 мм) не сопровождается их вертикальным передвижением. За трехчасовой период у кукурузы лишь около 3% поглощенного вещества передвинулось вверх по корню. Значительно возрастает количество передвинувшихся веществ из следующей зоны (7—12 мм), а в зоне 20—25 мм достигает 22,3%. Таким образом, авторы пришли к принципиально важному заключению, что молодые части корня не принимают участия в снабжении надземных органов минеральными элементами. Лишь из зоны роста корня, расположенной на определенном расстоянии от кончика, происходит передвижение поглощенных веществ в надземные органы. Очень интересные работы Кеннинга, Крамера и Уиба сильно обесцениваются тем, что

авторы не вели контроля за анатомическим строением изучаемых участков корня.

Вопрос в более общей форме — о взаимосвязи процесса поглощения веществ клеткой с их вакуолизацией — был поставлен Браун и Картрайт (Brown, Cartwright, 1953), которые работали с кусочками корня в 1,5 мм. При этом авторы рассчитывали поглощение веществ на клетку и на единицу белка. Полученные данные по поглощению и накоплению калия свидетельствовали, что работоспособность клетки и единицы белка выше в вакуолизованных клетках, чем в меристематических. Аналогичные данные по накоплению калия в кончиках корня кукурузы обнаружили Хансон и Кон (Hanson a. Kahn, 1957). Несколько раньше Стюард и Миллер (Steward, Millar, 1954) при исследовании поглощения Cs^{137} тканями корня моркови также пришли к заключению, что вакуолизованные клетки поглощают цезий активнее меристематических. Таким образом, имеется большое количество фактов, позволяющих сделать заключение о наличии вертикального градиента поглочительных свойств в растущей части кончика корня. Однако в зависимости от способа расчета полученных данных — на единицу длины или объема корня, на сырое и сухое вещество, на клетку и белок — резко меняется характер градиента.

Так, например, при расчете на единицу веса корня, длины или объема, как правило, получают хорошо выраженный акропетальный градиент. Это вполне понятно и закономерно; в единице объема или веса всегда, при любых внешних условиях, количество живой протоплазмы будет закономерно уменьшаться от меристемы корня к основанию. Однако эти показатели не отражают возрастного изменения деятельности клеток, так как по мере удаления от кончика корня значительно увеличивается объем клеток, главным образом за счет поглощенной воды, поэтому в одинаковом объеме меристемы и зоны растяжения содержится различное количество клеток, и соответственно различное количество живой протоплазмы. Лишь при расчете данных на клетку или единицу белка можно делать заключение о возрастной изменчивости физиологических свойств клеток зон роста корня.

В дальнейших работах (Потапов и Гопалачари, 1966) были учтены недостатки предыдущих исследований. Зоны роста выделялись на основании микроскопических данных. Поглощаемое вещество подводилось непосредственно к изучаемой зоне роста корня. Для этой цели они использовали приборчик Крамера с несущественными изменениями.

Кратковременность проведения опытов давала гарантию, что изучаемые зоны не переходили в резко отличное новое возрастное состояние. Потапов и Гопалачари изучали процесс поглощения R^{32} зонами корня люпина во времени начиная с двухминутного периода. Максимум накопления во всех зо-

Накопление P^{32} в зонах роста люпина за 4 ч.
(по Потапову и Гопалачари, 1966, в печати)

Зона роста корня	имп/мин на 1 мм	имп/мин·10 ⁻³ на клетку
Меристема	2708±61	45,9±1,03
Зона растяжения	1206±24,9	150,8±6,26
Зона корневых волосков	1584±21,7	316,7±3,65

нах обнаруживался приблизительно через 4 ч экспозиции на растворе меченого фосфата. Иногда после 3 ч экспозиции дальнейшее пребывание на растворе не приводило к увеличению содержания меченого фосфора в корне.

Из данных табл. 1 следует, что при расчете на 1 мм длины корня максимум накопления P^{32} обнаружен в меристеме, в то время как при расчете на клетку отчетливо видно, что меньше всего связывает P^{32} меристематическая клетка; вакуолизируемая клетка в зоне растяжения поглощает фосфор в три раза больше; в зоне корневых волосков способность клеток связывать фосфор увеличилась еще в два раза. Следовательно, полностью подтверждается высказанное ранее положение, что поверхностные клетки всех зон роста корня способны связывать вещества, поступающие из внешней среды. Количество связанного вещества определяется возрастным и функциональным состоянием клеток. Меньше всего связывается меристематической клеткой, а наибольшее количество — полностью дифференцированной клеткой зоны корневых волосков. Однако на основании количественных данных интенсивности поглощения питательных веществ отдельными зонами роста нельзя судить о их значимости в снабжении питательными веществами надземных органов. Для решения этого вопроса необходимы данные не только по поглощению, но и по передвижению минеральных элементов.

Снабжая изотопом фосфора определенные зоны роста корня люпина, Потапов и Гопалачари через определенный промежуток времени определяли направление и количество фосфора, передвинувшегося из поглощающей зоны (табл. 2).

Данные табл. 2 показывают, что вертикальное передвижение поглощенных веществ происходит во всех зонах. Однако абсолютное количество передвинувшегося изотопа фосфора различно. Ничтожное количество поглощенного вещества, поданного меристемой вверх, не может иметь существенного значения в снабжении растений. Поэтому можно сформулировать, что зона меристемы полностью использует поглощенные вещества на внутреннее потребление и совершенно не

Таблица 2

Поглощение и передвижение фосфора в разных зонах роста
корня люпина (по Потапову и Гопалачари, 1966)

Зона	Поглоще- но, имп/милл на клетку 10^{-3}	Передвинулось имп/милл на клетку $\cdot 10^{-3}$		
		вниз	вверх	всего
Меристема	5,7	—	0,65	0,65
Зона растяжения	24,7	1,6	7,9	9,5
Зона корневых волосков	134,6	7,2	22,9	30,1

участвует в снабжении надземных органов минеральными элементами. Уже заметное передвижение поглощенного изотопа фосфора обнаруживается в зоне растяжения. Однако это не дает еще оснований для заключения, что при резком увеличении объема клеток этой зоны наряду со связыванием питательных веществ идет и передача их в надземные органы. Ведь даже за трехчасовой период часть клеток перешла в новое возрастное состояние, свойственное следующей зоне. Именно эти клетки, возможно, и осуществили переброску питательных веществ в проводящие элементы корня. Максимум передвинувшегося фосфора обнаружен из зоны корневых волосков. Из клеток этой зоны подается в надземные органы в три раза больше фосфора, чем из клеток зоны растяжения. Поэтому имеются все основания признать, что решающее значение в снабжении надземных органов минеральными элементами принадлежит зоне корневых волосков. Она же является и самой активной в поглощении веществ из внешней среды. Поверхностные клетки этой зоны благодаря одностороннему разрастанию отдельных участков клеточной стенки граничащей с внешней средой, образуют корневые волоски. Последние резко увеличивают поверхность взаимодействия протоплазмы с минеральными элементами.

Следовательно, снабжение надземных органов минеральными веществами зависит от величины и работоспособности зоны корневых волосков. Активная деятельность корневых волосков, в свою очередь, определяется их возрастным состоянием и длительностью жизни. Тот факт, что размеры зон роста корня, а следовательно, и их соотношение более или менее постоянны, свидетельствует о коррелятивной связи деления, растяжения и дифференцировки клеток зон роста. Длительность цикла отдельных этапов онтогенеза клеток приблизительно одинакова. Если бы существовало различие в темпе прохождения фаз роста корня, тогда неизбежно возникали бы значительные изменения в соотношении размеров зон роста.

Однако в литературе приводятся довольно часто строго определенные размеры меристем, свойственные определенным видам растений. Все это указывает, что поглотительная функция корневой системы находится в непосредственной зависимости от темпа деления меристематических клеток; замедление деления уменьшает количество дифференцированных клеток. Взаимосвязь роста корня и поглощения питательных веществ обусловлена главным образом новообразованием поглощающей поверхности корневой системы. Активное функционирование каждой зоны роста определяется наличием минеральных элементов во внешней среде и снабжением клеток корня энергетическим строительным материалом. На минеральных почвах, бедных органическим веществом, рост и поглотительная деятельность корня полностью зависят от оттока к ним продуктов фотосинтеза. В почвах, богатых органическим веществом, для роста и функции корня имеется дополнительный источник энергетического и строительного материала.

Из изложенного выше совершенно очевидно, какое большое значение для понимания функции корня, механизма поглощения и передвижения минеральных элементов имеют исследования обмена веществ в клетках зоны роста корня. В литературе можно найти лишь отрывочные сведения по физиологической характеристике клеток зон роста корня. Наиболее обстоятельные исследования обмена веществ в клетках зон роста корня были осуществлены Н. Г. Потаповым с сотрудниками (Потапов, Обручева, Мароти, 1959; Потапов, Саламатова, 1964; Потапов, Суманова, 1964).

Проведены довольно обширные исследования обмена веществ в зонах роста проростков кукурузы и люпина, выросших в различных условиях аэрации. Детальное изучение скорости новообразования клеток, темпа перехода клеток из одной зоны в другую давало авторам возможность характеризовать обмен веществ в клетках строго определенной зоны. Учет количества клеток в отрезках зон роста, в которых проводились все определения, позволил полученные результаты рассчитывать не только на сырое и сухое вещество зоны, единицу длины и объема или белок зоны, но также на отдельную клетку. Показано, что расчет показателей обмена веществ в растущем органе, где происходят резкие изменения количества клеток в единице объема или веса, необходимо делать только на клетку. Лишь в этом случае можно получить реальное представление о динамике процессов, происходящих в клетках растущих зон корня. Поэтому не случайно, что во многих работах последнего времени широко используется этот прием оценки экспериментальных данных. Следует отметить, что преимущество расчета экспериментальных данных на клетку выявляется только при изучении растущих органов.

Н. Г. Потапов с сотрудниками исследовал в клетках трех

зон роста корня (меристеме, растяжения и корневых волосков) динамику содержания воды, сухого вещества, общего и белкового азота, аминокислот, нуклеиновых кислот, а также интенсивность дыхания, активность ферментов (цитохромоксидазы, сукциндегидрогеназы, аскорбатоксидазы, аденозинтрифосфатазы, нитратредуктазы и гидроксиламинредуктазы). Наряду с этим определялось количество митохондрий в клетках зон роста корня люпина и изменение некоторых их свойств.

По мнению авторов, фазы роста клеток корня являются этапами формирования функции корня как органа поглощения и снабжения минеральными элементами и водой. В клетках зон роста корня происходят закономерные изменения структуры, характера и интенсивности физиологических процессов.

В меристеме, основная функция которой — новообразование клеток, все процессы направлены на ее выполнение. Не вызывает сомнения тот факт, что при размножении клеток решающее значение имеет синтез дезоксирибонуклеиновой кислоты. Известно также, что единственным источником пентоз (составной части ДНК) служит не генеральный путь дыхания (гликолиз и цикл Кребса), а апотомическое дыхание, или так называемый пентозофосфатный путь. В качестве дыхания проявляется приспособление к обеспечению репродукции ядерного вещества. Приблизительно половина дыхания клеток меристемы осуществляется пентозофосфатным путем. Это находит свое отражение и в субклеточной организации клеток. Количество митохондрий, в которых локализованы ферменты генерального пути дыхания, значительно меньше в клетках меристемы по сравнению с другими зонами. Все это свидетельствует о том, что клеткам меристемы свойственна исключительно конструктивная деятельность, т. е. новообразование клеток, и они неспособны к выполнению функции снабжения других органов питательными веществами. Лишь при переходе в новую фазу роста — растяжения — в клетках меристемы происходят структурные изменения и пополнение ферментными системами, имеющими прямое отношение к функции корня.

В клетках зоны растяжения сильно возрастает количество митохондрий, дыхание осуществляется в основном по пути Эмбдена — Мейергофа — Парнаса. Увеличивается активность ряда ферментных систем, содержание РНК и белка. Однако клетки этой зоны не могут выполнять функции снабжения минеральными элементами, хотя ряд исследователей считали зону растяжения самой ответственной в функционировании корневой системы. Необоснованность подобного заключения очевидна, так как только в следующей за растяжением зоной, зоне дифференцировки или корневых волосков, окончательно

формируются структурные элементы восходящего тока воды и минеральных веществ — ксилема, а также достигает наибольших размеров и совершенства поглощающая поверхность.

На основании этих исследований можно считать твердо установленным, что самой ответственной зоной в поглощении и снабжении надземных органов минеральными элементами является зона корневых волосков. В то же время совершенно ясно, что исследования обмена веществ в отрезках этой зоны дают лишь общее представление о характере процессов, происходящих в отдельных клетках. Показано, что в клетках зоны корневых волосков высокий уровень дыхания, окислительная активность единицы белка митохондрий достигают максимума, резко повышается активность АТФ-фазы и аскорбатоксидазы, главным образом во фракции клеточных оболочек. Наряду с этим обнаружена самая высокая активность нитратредуктазы и гидроксилламинредуктазы — ферментов начального и конечного этапов восстановления нитратов. Все это свидетельствует о том, что в клетках зоны корневых волосков продолжается перестройка, необходимая для выполнения основной функции корня — поглощения и снабжения надземных органов минеральными элементами и водой.

Значение клеточной оболочки в поглощении питательных веществ

Особенности структуры и химического состава оболочки растительной клетки привлекали внимание исследователей с момента открытия клетчатки. Своеобразие строения и состава оболочки растительных клеток позволяет провести резкую границу между ними и животными, а также микробными клетками. Широкое использование оболочек растительных клеток в промышленности также служило стимулом к их углубленному и всестороннему исследованию. Имеется большое количество работ, посвященных вопросу о структуре и составе клеточной оболочки, подробно рассматривается этот вопрос и в учебниках и учебных руководствах по ботанике и анатомии растений. Кюстер (Küster, 1956) в своей монографии клеточной мембране уделяет не меньшее внимание, чем протоплазме. Очень много сделано в познании структуры и свойств клеточной стенки известным швейцарским ученым Л. Фрей-Висслингом (Frey-Wyssling, 1959). Ряд вопросов химии, биохимии и физиологии клеточной оболочки освещен в работе М. С. Бардинской (1964).

Однако, несмотря на всестороннее исследование структуры и состава клеточной стенки, вопросу о ее значении в поглощении питательных веществ уделяется сравнительно мало внимания. Как правило, признавая бесспорность пористого строения клеточной стенки (диаметр пор порядка 100 Å и больше),

считают, что через клеточную оболочку свободно проникают не только ионы, но и самые крупные молекулы. Поэтому при трактовке механизма поглощения питательных веществ живой клеткой или корневой системой делается заключение, что клеточная стенка не является барьером или преградой во взаимодействии живой протоплазмы с компонентами внешней среды.

Изучению взаимодействия клеточной стенки с минеральными элементами, а также с многочисленными красками уделялось довольно много внимания (Штруггер, 1953).

Ряд исследователей придавали большое значение химическому связыванию красящих веществ компонентами клеточной стенки. Так, Д. А. Сабинин на основании собственных данных и анализа литературного материала пришел к обоснованному заключению, что во взаимодействии клеточной оболочки с компонентами внешней среды решающее значение имеет обменная адсорбция. Конечно, не приходится полностью отрицать возможности химического взаимодействия компонентов внешней среды с клеточной оболочкой. Однако хорошо выраженная зависимость связывания красок клеточными стенками от реакции внешней среды, мобильность их связи свидетельствуют о превалировании электростатических связей. При взаимодействии клеточной оболочки с минеральными элементами особенно четко выявляется неэквивалентность связывания катионов и анионов. Оболочки клеток хорошо красятся основными красителями в довольно широких пределах концентрации водородных ионов во внешней среде. В то же время связывание кислых красок происходит лишь в сильно кислой среде при значениях рН меньших 2,0.

Для выяснения значения клеточной оболочки в поглощении питательных веществ важно решить принципиальный вопрос, является ли обязательным условием для проникания питательных веществ внутрь клетки связывание их клеточной оболочкой. Многочисленные экспериментальные данные, главным образом Штруггера (Strugger, 1936), свидетельствуют, что как катионы, так и анионы могут быстро проникать внутрь клетки, не взаимодействуя с клеточной оболочкой, и это является веским аргументом в пользу того, что клеточная оболочка не является препятствием для проникновения ионов в протоплазму. Однако нужно подчеркнуть другое бесспорное положение — клеточная оболочка является прекрасным адсорбентом веществ, поступающих из внешней среды. Поэтому, особенно в кратковременных опытах, взаимодействие минеральных веществ с клеточной оболочкой может иметь решающее значение в связывании их живой клеткой, тканью или корневой системой. Во всех кратковременных опытах, независимо от того, определяется ли поглощение веществ по изменению их содержания во внешней среде или в растении, невоз-

можно расчленишь, какое количество вещества проникло внутрь клетки, какое связалось клеточной оболочкой. Выяснение роли клеточной оболочки в поглощении веществ осложняется еще тем, что в живой клетке оболочка является не мертвым, а живым образованием. Клеточная стенка в значительной степени пронизана протоплазмой, содержание которой изменяется с возрастом клетки так же, как изменяются структура и химический состав оболочки. Следовательно, и непосредственные наблюдения в микроскопе над поступлением красок в оболочку тургеросцентной клетки не дают права заключать, что они связались именно структурными элементами клеточной оболочки. Не вызывает сомнения и то, что в поры оболочки клетки, заполненные раствором, вещества из внешней среды могут проникать путем диффузии. Таким образом, в клеточной оболочке минеральные вещества внешней среды могут связываться и удерживаться ее структурными элементами, живой протоплазмой и раствором, находящимся в ее порах. Быстрота связывания различных изотопов структурными элементами живой протоплазмы указывает на то, что этот процесс осуществляется или на поверхности оболочки в плазмодесмах, или в ее толще — в порах, содержащих живую плазму.

Следовательно, представление о том, что взаимодействие веществ внешней среды с живой протоплазмой начинается лишь после того, как они проникнут через всю толщу оболочки, не соответствует действительности. Во время господства диффузионно-осмотической теории еще Сакс выдвигал гипотезу о передвижении воды и минеральных веществ по клеточным стенкам. Хотя это представление кажется уже забытым, тем не менее оно в некоторой модернизированной форме дается в современной концепции о так называемом свободном пространстве клетки. Это «свободное пространство клетки», по существу, является рассчитанной величиной пространства клетки, в которое минеральные элементы проникают путем диффузии в неизменном виде.

О локализации свободного пространства в клетке или корне нет единого мнения. Большинство исследователей под свободным пространством понимают межклетники и поры клеточной оболочки. Не затрагивая вопроса о значении межклеточного пространства в поступлении веществ, следует отметить, что нет никаких оснований сомневаться в том, что в поры клеточной оболочки, не занятые живой протоплазмой, вещества внешней среды могут проникать путем диффузии. При современном уровне техники эксперимента трудно определить объем пор оболочки, а тем более количество вещества, поступившего в них путем диффузии. Несомненно лишь то, что адсорбционное связывание минеральных элементов клеточной стенкой может иметь большее значение, чем диффузия

при взаимодействии клетки с веществами внешней среды. При этом определяющим фактором будут адсорбционные свойства иона или молекулы и степень его участия в метаболизме клетки.

Н. Г. Потапов (1966, в печати), используя дифференциальное центрифугирование и меченые изотопы S^{35} , P^{32} , J^{131} , выяснил, как распределяются последние по структурным элементам клетки. Обнаружено, что в клеточных стенках связывается не больше 20% S^{35} и P^{32} , в то время как J^{131} связывается до 50% от всего поглощенного за данный промежуток времени вещества. Следовательно, при исследовании механизма поглощения питательных веществ корнем не следует игнорировать непосредственное участие клеточной стенки в этом сложном процессе.

Как уже выше указывалось, клеточная оболочка является живым образованием. Первичное связывание минеральных элементов осуществляется ее структурными элементами, содержащим пор и плазмодесмами. При этом могут возникать ковалентные и электростатические связи и возможна свободная диффузия веществ в поры, не занятые живой протоплазмой. В зависимости от возрастного состояния клетки, особенностей структуры и состава оболочки характер взаимодействия последней с веществами внешней среды будет меняться, предопределяя значение ее в поглощении минеральных веществ корневой системой.

МЕХАНИЗМ ПОГЛОЩЕНИЯ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Проблема поступления веществ в живую клетку издавна привлекает к себе внимание исследователей. Были выдвинуты многочисленные гипотезы для объяснения этого сложного процесса, однако ни одна из них не получила экспериментального подтверждения.

Первое примитивное представление о механическом засасывании минеральных элементов вместе с транспирационным током просуществовало очень недолго. Химический анализ питательного раствора, в котором выращивались растения, показал, что концентрация минеральных веществ в нем резко меняется, чего не должно было бы быть при механическом его засасывании. Данные анализа сока растений свидетельствовали о том, что концентрация и соотношение минеральных элементов в соке сильно отличаются от соответствующих показателей внешней среды. Очевидная несостоятельность гипотезы пассивного поступления минеральных веществ с транспирационным током побуждала исследователей искать иного объяснения механизма поступления питательных веществ в корневую систему.

К этому времени было открыто явление осмоса, установ-

лены основные закономерности осмотических процессов. Было обнаружено некоторое сходство в закономерностях поступления питательных веществ и воды в живую растительную вакуолизированную клетку и в осмометр с искусственной полупроницаемой стенкой. Это послужило основанием для признания диффузии и осмоса двигателями поступления питательных веществ в растение. Возникло представление о живой клетке как осмометре или осмотической системе. Согласно новой диффузионно-осмотической концепции, питательные вещества благодаря присущей им подвижности и активности, разнице наружной и внутренней концентрации диффундируют в клетку. Тонкий постенный слой живой протоплазмы в вакуолизированной клетке является полупроницаемой мембраной, регулирующей проникновение веществ в вакуоль. Следовательно, вся толща протоплазмы аналогична стенке осмометра, а раствор, находящийся в нем, соответствует содержанию вакуоли.

Многочисленными исследованиями был получен большой экспериментальный материал о сходстве закономерностей поступления воды и минеральных веществ в осмометр и вакуолизированную растительную клетку. Довольно быстро диффузионно-осмотическая концепция поступления веществ перенесена была и на животные клетки. Но поскольку в них отсутствует центральная вакуоль, то пришлось допустить, что поверхность протоплазмы покрыта кожистым слоем, отличным от внутреннего содержимого, представляющего собой коллоидный раствор. Таким образом, понятие о клетке как осмометре или осмотической системе принципиально отлично для растительной вакуолизированной клетки и животной или растительной, не имеющей центральной вакуоли. Для растительной вакуолизированной клетки вся толща протоплазмы аналогична стенке осмометра, а содержимое вакуоли — раствору, находящемуся в нем. В животных клетках лишь поверхностный слой протоплазмы является полупроницаемой мембраной, в то время как масса протоплазмы соответствует раствору осмометра.

Это принципиальное различие в трактовке клетки как осмометра совершенно не учитывалось, и многочисленные данные по поступлению веществ в вакуоль широко использовались для доказательства наличия полупроницаемой мембраны и ее свойств на поверхности протоплазмы, что абсолютно неверно. Однако это обстоятельство не помешало созданию общебиологической, так называемой мембранной, теории поступления питательных веществ в живую клетку, которую признают большинство ученых и до настоящего времени.

Согласно этой теории, протоплазма растительной или животной клетки покрыта тонкой невидимой оболочкой, или мембраной, структура и свойства которой и определяют законо-

мерности поглощения питательных веществ из наружной среды. Несмотря на то что никому не удавалось увидеть эту мембрану в самом совершенном микроскопе или выделить ее и изучить химический состав, на основании косвенных данных (закономерностей проникания веществ в клетку, электрических свойств поверхности протоплазмы и ряда других физико-химических показателей) делались довольно определенные заключения о наличии структуры и о химическом составе поверхностной мембраны протоплазмы. С наличием полупроницаемой мембраны на поверхности протоплазмы связывают не только способность клетки поглощать и выделять питательные вещества, но и такие свойства живых систем, как раздражимость, возбуждение и его проведение, возникновение биоэлектрических потенциалов, наркоза.

После возникновения мембранной концепции все дальнейшие гипотезы о механизме поглощения вещества основывались на представлении о структуре и свойствах поверхностной пограничной мембраны протоплазмы. Было высказано предположение, что поверхностная мембрана протоплазмы является пористым образованием с ничтожной величиной пор, меньше диаметра крупных молекул (Traube, 1904; Ruhland, 1909). Возникла так называемая ультрафильтрационная теория, которая подвергается критическому рассмотрению во всех учебниках по физиологии растений.

Овертон (Overton, 1900) сделал допущение, что поверхностная мембрана протоплазмы состоит из липоидов, и процесс проникания веществ обусловлен их растворимостью в липоидах. Однако легкое проникновение в клетку воды и многих веществ, не растворимых в липоидах, привело к представлению о мозаичном строении поверхностной мембраны. Значительные затруднения в мембранной концепции возникли, когда было показано, что концентрация минеральных веществ в клеточном соке значительно выше, чем во внешнем растворе, т. е. вещества поступают в живую клетку против градиента концентрации. Благодаря установленному Доннаном (Donnan, 1911) принципу, так называемому доннановскому равновесию, обойдено было и это затруднение. В упрощенном виде сущность доннановского равновесия заключается в том, что поступившие ионы связываются внутри клетки, благодаря чему все время поддерживается градиент концентрации. В самых современных теориях механизма поглощения веществ признается определенное значение доннановского равновесия во взаимодействии клеток или корня с компонентами внешней среды.

Несмотря на отсутствие прямых доказательств наличия на поверхности протоплазмы полупроницаемой перепонки, мембранная теория твердо укоренилась и до последнего времени считается общепринятой. Однако далеко не все ученые

ее полностью разделяют. Наиболее серьезные возражения против мембранной теории были высказаны советскими учеными, однако в зарубежной литературе эти критические замечания, как правило, замалчиваются.

Уже в начале нашего столетия Фишер (Fischer, 1907) с сотрудниками на основании анализа большого экспериментального материала выступили с серьезной критикой мембранной теории. Они отрицали реальность существования мембраны на поверхности протоплазмы и считали, что распределение веществ между клеткой и внешней средой обусловлено их взаимодействием с коллоидами протоплазмы. Эти же исследователи приводили доказательства несостоятельности диффузионно-осмотической концепции в поглощении воды и минеральных веществ живой клеткой.

Довольно близкою концепцию развивал В. В. Лепешкин (Lepeschkin, 1937). В своих работах он приводит экспериментальные данные, свидетельствующие о том, что во взаимодействии живой клетки с внешней средой решающая роль принадлежит всей толще протоплазмы, ее свойствам, а не поверхностной пленке.

В 1936 г. на конференции по проблеме проницаемости живых клеток Д. Н. Насонов выступил с резкой, хорошо аргументированной критикой мембранной концепции. Он не только отрицал значение поверхностной мембраны протоплазмы как регулятора поступления веществ в живую клетку, но подверг сомнению реальность подобного образования. В противовес мембранной теории он развил так называемую сорбционную теорию, согласно которой поступление минеральных и органических соединений в клетку определяется их растворимостью, адсорбцией и химическим связыванием в протоплазме. Однако сорбционная теория Насонова не получила всеобщего признания. В 1956 г. сотрудником Насонова Д. Н. Трошиным была опубликована монография «Проблема клеточной проницаемости». Автор на основании обобщения большого литературного материала и своих многолетних экспериментальных исследований вновь дает развернутую критику мембранной теории проницаемости и обосновывает сорбционную теорию.

Таким образом, время и накопленный экспериментальный материал не сгладили разногласий в трактовке проблемы механизма поступления веществ в клетку, а, наоборот, еще более их углубили. Несмотря на бесспорность ряда положений сорбционной теории, она не оказала заметного влияния на развитие теории поступления питательных веществ в живую клетку и не привлекла к себе внимания широкого круга ученых.

В последние годы довольно много уделяется внимания изучению мембран как основного структурного компонента клетки (Sjöstrand, 1959; Robertson, 1951, 1959, 1960, 1962). Счи-

тается совершенно бесспорным, что мембранный принцип положен в основу как поверхностной, так и внутренней структуры протоплазмы и находящихся в ней органоидов. Электронномикроскопические исследования позволяют утверждать, что в молекулярном строении всех клеточных мембран чрезвычайно много общих черт. Во всех мембранах при фиксации осмием довольно четко вырисовываются три слоя: два крайних — темные и промежуточный — светлый.

Эти данные до некоторой степени подтверждали гипотезу Даниэлли (Danielli, 1943) о наличии в поверхностной мембране бимолекулярного внутреннего слоя липоидов и наружных белковых слоев. Измерения толщины этих слоев также оказались близкими к теоретически ожидаемым. При фиксации протоплазмы перманганатом калия также обнаруживается трехслойная мембрана, однако она не соответствует трехслойной мембране, обнаруженной при фиксации осмием. Это послужило основанием для заключения Шестранда, что «плазматическая мембрана — это сложный структурный компонент, состоящий из ряда слоев, обладающих неодинаковым сродством как к четырехокиси осмия, так и перманганату калия».

Шестранд (1963) дает новую схему модели слоистой структуры плазматической мембраны, которая не согласуется с моделью Даниэлли. Электронномикроскопические исследования показали, что поверхностная мембрана митохондрий является более сложным образованием, чем мембрана поверхности протоплазмы. Мембрана митохондрий состоит как бы из двух слоев протоплазматической мембраны. В ней предполагается наличие двух двойных слоев липидных молекул и дополнительного белкового слоя в середине мембраны. Электронномикроскопический структурный анализ поверхностных мембран цитоплазмы и органоидов клетки не подтверждает схемы строения поверхностных мембран, предложенной Даниэлли, они значительно сложнее и несмотря на наличие общих черт, по-видимому, различны по структуре и составу.

Неоднородность структуры и состава мембран их различная функциональная значимость определяют их различную стабильность. Поверхностная мембрана цитоплазмы оказывается очень лабильной, динамичной структурой. В ней имеются различной степени выраженности складки, впячивания. В некоторых случаях впячивание поверхности протоплазмы достигает поверхности ядра, возникают свободные каналы, открывающие возможности для непосредственного взаимодействия ядра с внешней средой. Непрерывное движение протоплазмы дает основание утверждать, что структура поверхности протоплазмы и ее химический состав очень быстро меняются. При этом, конечно, может происходить изменение характера ее взаимодействия с компонентами внешней среды. Минеральные элементы, вступая во взаимодействие с поверх-

ностью протоплазмы, становятся компонентами ее структуры. Следовательно, все особенности структуры и состава поверхности протоплазмы определяются характером взаимодействия живой протоплазмы с элементами внешней среды. Подтверждением этого положения являются многочисленные данные о влиянии кальция на структуру протоплазмы (Гейльбрун, 1957). Об этом же свидетельствует быстрое разрушение поверхностных мембран органоидов клетки; митохондрии в дистиллированной воде чрезвычайно быстро погибают.

Все электронномикроскопические исследования поверхности протоплазмы не могут характеризовать ее химический состав, выделить же поверхностную мембрану пока никому не удалось. При дифференциальном центрифугировании гомогената живых клеток мембраны поверхности протоплазмы также не выделяются, хотя при этом протоплазма разделяется на чрезвычайно мелкие компоненты, состоящие из небольшого числа молекул.

Механизм поступления веществ в корень по Д. А. Сабинину

Разработке теории минерального питания растений в нашей стране уделялось большое внимание. В исследовании основных закономерностей поглощения веществ культурными растениями широкую известность получили работы Д. Н. Прянишникова и его обширной школы. Эти исследования послужили основой для разработки системы минерального питания растений в полевых условиях (дозы, формы и сроки внесения различных удобрений), а также для развития отечественной промышленности химических удобрений.

Разрабатывалась и теория механизма поглощения и передвижения питательных веществ в растении. Исследование и окончательная формулировка этой теории неразрывно связаны с именем Д. А. Сабинина, который, отправляясь от современных представлений об организации протоплазмы, детально разбирая механизм процессов, происходящих в неживых системах, настойчиво и убедительно доказывал особенности и специфику взаимодействия живой протоплазмы с окружающей внешней средой. Исходя из представления о целостности организма, взаимозависимости всех его частей, он рассматривал процесс поглощения минеральных веществ как звено в круговороте элементов в растении.

Для выяснения механизма поглощения и передвижения веществ в корневой системе Сабинин избрал два пути: первый, общепринятый, — исследование взаимодействия корневой системы с минеральными элементами внешней среды; второй — оригинальный, редко кем в то время используемый, — подробный всесторонний анализ потока веществ, подаваемых корневой системой в надземные органы (анализ пасоки растений).

Результаты своих исследований он начал публиковать с 1921 г. Сабинин довольно быстро обнаружил, что диффузионно-осмотическая теория, согласно которой корень является пассивным органом восприятия и передачи поглощенных веществ, находится в полном противоречии с фактами. В 1928 г. он публикует работу, где дает теоретическое обоснование предлагаемого им метода изучения поглотительной деятельности корня по анализу пасоки.

Принципиально новый подход к изучению основных закономерностей механизма поглощения веществ корневой системой оказался очень плодотворным. Исследованиями сотрудников Д. А. Сабининым (1928), Е. И. Быковым (1929) и Н. Г. Потаповым (1936) был установлен чрезвычайно важный факт, послуживший основой для дальнейшей разработки новой концепции механизма поглощения веществ корневой системой. Вопреки твердо установившемуся представлению о поглощении и передвижении неизменных веществ оказалось, что поглощенные корнем минеральные элементы вступают в химическое взаимодействие с протоплазмой его клеток, претерпевают глубокие изменения и подаются в надземные органы в органической форме.

При соответствующей подготовке растений Н. Г. Потапову (1940) удалось показать, что нитраты, поглощенные корнем, полностью переходят в корневой системе в органические соединения и в таком виде подаются в надземные органы. Полученные результаты свидетельствовали о том, что процесс поглощения и передвижения минеральных веществ в корне неразрывно связан с их превращением и включением в обмен веществ.

Эти данные позволили Сабинину высказать положение, что поглощение и передвижение веществ в корне является этапом, звеном в круговороте элементов в растении. При такой трактовке механизма поглощения и передвижения веществ в корне становилась бесспорной зависимость этого процесса от интенсивности обмена веществ, деятельности надземных органов, влияния ряда внешних факторов. Для обоснования этого заключения Сабинин использовал большой литературный материал по синтезу ряда соединений в корневой системе.

Наряду с этим велись и экспериментальные исследования, обосновывающие и расширяющие представление о механизме поглощения как активном физиологическом процессе, а корне — как органе, где происходит превращение и синтез сложных органических соединений. Естественно было и предположение, что поглощение и передвижение веществ неразрывно связаны с центральным звеном обмена веществ — дыханием. Действительно, к этому времени появился ряд работ, в которых устанавливалась взаимосвязь процесса поглощения минеральных веществ и дыхания (Briggs, 1930; Steward, 1932;

Lipdegårdh, 1932). Было показано, что изменение интенсивности дыхания корневой системы, связанное с характером оттока ассимилятов из листьев, определяет поглотительную деятельность корневой системы (Потапов, Станков, 1934). В дальнейшем зависимость поглощения и передвижения веществ в корневой системе от притока к ней ассимилятов была экспериментально подтверждена Потаповым (1940) в серии опытов, где он произвольно изменял мощность нисходящего тока ассимилятов созданием различного светового режима надземным органам или же оперативным путем.

Все эти исследования позволили Д. А. Сабинину (1940) дать четкую и ясную формулировку процесса поглощения и передвижения веществ в корневой системе. По его образному выражению, «луч солнца, связанный листом, преобразованный им в потенциальную энергию и перенесенный в корень, и является двигателем эндосмоса минеральных соединений в растении». Стало совершенно очевидным, что процесс поглощения и передвижения веществ в корне является звеном в обмене веществ целого растения, этапом в круговороте элементов. При этом коренным образом изменились и задачи исследования механизма поступления веществ в растения. Возникла необходимость изучать вопрос не о том, каким путем, по каким законам неизменные минеральные элементы проникают через полупроницаемую мембрану протоплазмы и передвигаются из клетки в клетку, а каким образом они включаются в обмен веществ в клетке, каковы первичные акцепторы минеральных элементов и какова природа их взаимодействия с минеральными элементами.

Концепция Д. А. Сабинина выгодно отличается от всех существующих ныне представлений, хотя она была сформулирована более 20 лет тому назад. Прежде всего в ней отсутствует эклектика, она не исходит из аналогий с неживыми системами, ее основой является взаимодействие живой протоплазмы с элементами внешней среды.

Сабинин уделил очень много внимания исследованию закономерностей первичной реакции минеральных элементов с поверхностью протоплазмы поглощающих клеток корневой системы. Ряд моментов о характере взаимодействия поглощающей поверхности корня с компонентами внешней среды был выяснен им еще в первых работах (Сабинин, 1925). Однако к широкой постановке опытов по этому вопросу он приступил в 1932 г. со своим сотрудником И. И. Колосовым. Многолетние экспериментальные исследования позволили сделать важные выводы об основных закономерностях взаимодействия поверхности протоплазмы поглощающих клеток корня с минеральными элементами внешней среды и зависимости этого процесса от внешних условий и физиологического состояния корня.

Первое и наиболее важное положение, которое они установили, заключалось в том, что в корневую систему проникают только те элементы минерального питания, которые взаимодействуют с поверхностью протоплазмы поглощающих клеток. Кроме того, на большом экспериментальном материале они доказали, что при взаимодействии корневой системы с минеральными элементами решающая роль принадлежит адсорбции. Сам по себе факт адсорбции веществ растительными объектами отнюдь не был новым и в монографиях Д. А. Сабина (1940, 1955) и И. И. Колосова (1962) приведены исчерпывающие сведения о всех исследователях, указывающих на значение адсорбционных процессов при поглощении живыми клетками минеральных элементов. Заслуга Сабина заключается в том, что он доказал, что адсорбция элементов минерального питания на поверхности поглощающих клеток корня является первым, обязательным этапом на пути передвижения их от внешней среды до сосудов корня. Минеральные элементы внешней среды на самом первом этапе не проникают через гипотетическую поверхностную мембрану, а связываются, адсорбируются на поверхности протоплазмы, вступают во взаимодействие с ее компонентами. Это принципиально важное положение, хорошо обоснованное работами Колосова и рядом других исследователей, является основой концепции механизма поглощения питательных веществ, развиваемой Д. А. Сабининым.

Широкой постановкой опытов с влиянием концентрации вещества, реакции внешней среды и других Сабинин и Колосов доказали, что начальный этап поглощения корнем как катионов, так и анионов солей является поверхностно адсорбционным процессом.

Следует отметить, что, несмотря на всеобщее признание огромного значения явления адсорбции в биологических процессах, ему уделяется незаслуженно мало внимания. Не вызывает сомнения, что в живой протоплазме представляющей собой гетерогенную систему, внутренние поверхности значительно превышают наружную, и, следовательно, поверхностная адсорбция должна иметь огромное значение не только в первоначальном связывании вещества, но и в его распределении внутри клетки.

Сабинин при выяснении природы связи адсорбированного вещества делает ряд интересных и важных заключений. Используя результаты исследования Дево (Devaux, 1932), Женевоа (Genevois, 1930), а также данные собственных опытов главным образом по поглощению свинца, метиленовой сини и некоторых других ионов, он приходит к выводу, что при адсорбции этих ионов на поверхности протоплазмы решающая роль принадлежит электростатическому притяжению. Отсюда непрочность, лабильность связей ионов с по-

верхностью протоплазмы. При этом взаимодействие ионов осуществляется не со свободной незанятой поверхностью протоплазмы, а за счет вытеснения какого-либо иона, находящегося в данный момент на поверхности протоплазмы. Для обоснования положения, что первым этапом в поглощении является обменная адсорбция, Сабинин и Колосов приводят результаты ряда опытов, иллюстрирующих довольно быстрое, легкое вытеснение поглощенных катионов и анионов другими ионами. В некоторых опытах они получали почти эквивалентный обмен, т. е. наблюдали равное количество поглощенных и выделенных за это же время корневой системой ионов. Если принять, что обмен происходит между ионами минеральных элементов, тогда вообще не могло бы иметь места накопление веществ в живой клетке. Учитывая это обстоятельство, Сабинин присоединялся к предположению, что обмен ионов внешней среды в основном осуществляется на ионы, непрерывно возникающие в живой клетке как конечные продукты дыхания — ионы H^+ и HCO_3^- . Установленная взаимосвязь дыхания корневой системы и поглощения минеральных веществ служила одним из критериев правильности обменного характера адсорбции на поверхности протоплазмы.

Принимая, что решающее значение при взаимодействии поверхности протоплазмы с ионами внешней среды принадлежит силам электростатического притяжения, Сабинин не отрицал полностью возможности участия в этом процессе других сил, но не придавал им большого значения. Он считал, что все ионы, независимо от степени участия их в обмене веществ, на первом этапе их поглощения очень прочно удерживаются на поверхности протоплазмы электростатическим притяжением. Отсюда следовало и логическое заключение, что после адсорбции поглощенные ионы десорбируются в толщу протоплазмы, где уже возможно их химическое взаимодействие с компонентами протоплазмы.

Вопрос о природе связи адсорбированных веществ с поверхностью протоплазмы имеет большое значение в расшифровке механизма поглощения веществ живой клеткой. Если признать, что при адсорбции веществ корневой системой решающая роль принадлежит электростатическому притяжению, то необходимо допустить наличие антагонизма ионов при их поглощении, их борьбы за место на поверхности протоплазмы, наличие качественного различия между ними, определяемого их адсорбционной активностью, величиной и знаком заряда. По существу, такое заключение и делают Сабинин и Колосов. Согласно их данным, взаимодействие ионов PO_4 и NO_3 на первом этапе имеет такой же характер, как и ионов свинца или метиленовой сини. Колосов в своей монографии приводит данные о том, что при поглощении NO_3 кор-

нями проростков овса и сахарной свеклы из них выделяется эквивалентное количество иона фосфорной кислоты.

Однако последующие исследования, особенно при использовании меченых атомов, дают основание утверждать, что представление, развиваемое Сабининым о природе связи адсорбированных ионов с поверхностью протоплазмы, не носит универсального характера. Так, например, установлено, что ион фосфорной кислоты уже через несколько секунд после взаимодействия с корневой системой оказывается включенным в ряд органических соединений. Эти факты указывают на то, что ионы, участвующие в метаболизме клеток при адсорбции, вступают в химическое взаимодействие с компонентами поверхности протоплазмы. К такому выводу и пришел Колосов. Из этого следовало, что химически связанные вещества на поверхности протоплазмы не десорбируются внутрь, освобождая поверхность.

Указания на возможность химического связывания адсорбированных корней веществ делались и раньше. Поэтому, принимая исходное положение концепции Сабинина о решающей роли взаимодействия ионов с поверхностью протоплазмы, следует признать наличие специфических особенностей в поглощении различных ионов. По нашему мнению, нельзя делать заключение о закономерностях поглощения веществ, участвующих в обмене клетки, на основании закономерностей взаимодействия протоплазмы с такими чуждыми растению соединениями, как свинец, метиленовая синь и т. д. Для понимания сущности механизма поглощения веществ огромное значение имеют исследования зависимости этого процесса от внешних условий, соотношения элементов минерального питания во внешней среде и физиологического состояния клетки.

Концепция Д. А. Сабинина о механизме поглощения минеральных веществ и воды, о значении корня в жизнедеятельности растения, доложенная им в 1949 г. на IX Тимирязевском чтении, получила всеобщее признание среди отечественных ученых. Развиваемые им представления о поглощении и передвижении минеральных веществ как активном физиологическом процессе, связанном с обменом, ростом и развитием растений и условиями их существования, коренным образом изменили понимание функции корневой системы. Эти представления явились основой для дальнейших исследований метаболизма корневой системы, проводимых в ряде научных учреждений нашей страны. К сожалению, работы Сабинина оказались неизвестными за рубежом и не упоминаются в сводках по минеральному питанию растений.

Краткое изложение истории развития представлений о механизме поглощения веществ корневой системой, значения исследований советских ученых в разработке этой проблемы свидетельствует о многообразии подходов к ее решению, на-

личию противоречивых взглядов на сущность этого важного процесса. Во всех современных сводках, рассматривающих вопрос о механизме поглощения веществ, отсутствуют единые представления, объединяющая идея, четкость и определенность выводов. Авторы этих сводок подробно, но без должного критического анализа излагают большой экспериментальный материал, но при этом, как правило, не упоминают исследований советских ученых.

Метаболическое и неметаболическое поглощение веществ корнем

Во всех сводках о механизме поглощения минеральных элементов корнем вычлениают два качественно различных процесса: пассивный и активный. Под первым обычно понимают проникание веществ в клетку по градиенту концентрации или же осуществление доннановского принципа, процесса, совершенно независимого от обмена веществ живой клетки. Движущей силой этого процесса признаются диффузия и осмос.

Активное поглощение минеральных элементов определяется обменом веществ поглощающих клеток. В более современной терминологии — два пути или два механизма поглощения питательных веществ корневой системой: метаболический и неметаболический. Для доказательства реальности существования этих двух механизмов поглощения питательных веществ в корневой системе растений используют сравнительное изучение поглощения веществ при различной температуре. При низкой температуре, близкой к 0° С, обмен веществ ткани или корня сильно подавляется, следовательно, элементы внешней среды проникают неметаболическим путем. Разница в поглощении веществ при оптимальной для жизнедеятельности органа и низкой температуре дает представление о значимости метаболического связывания элементов минерального питания. Для этой же цели широко используют данные влияния ингибиторов дыхания, синтеза белка и т. д. на поглотительную деятельность корня. Однако получаемые данные, как правило, довольно трудно интерпретировать.

Н. Г. Потопов (1952) избрал иной путь выяснения наличия качественно различных путей поглощения и передвижения веществ в корневой системе в естественной природной обстановке. В ласоке растений, произрастающих в различных почвенно-климатических условиях, он определял содержание органических и минеральных форм азота. Процентное содержание нитратной формы азота от общего количества свидетельствовало о наличии и значимости неметаболического пути поглощения минеральных элементов корневой системой. При этом оказалось, что в зависимости от почвенно-климатических условий, уровня плодородия почвы степень участия этих путей

резко меняется. При низкой температуре почвы, в районах вечной мерзлоты, преобладает неметаболический путь поглощения минеральных веществ корневой системой. На бедных почвах решающее значение приобретает метаболический путь. По мере повышения плодородия, увеличения содержания нитратов в наружной среде корень не справляется с их превращением — включается неметаболический путь. На хорошо удобренных почвах приблизительно половина соединений азота подается в надземные органы в неизменной окисленной форме.

Следует отметить, что в последнее десятилетие в центре внимания исследователей оказался метаболический путь поглощения минеральных веществ и значительно меньше — неметаболический путь, хотя значимость его в суммарном поглощении веществ бесспорно большая.

ВЗАИМОСВЯЗЬ ПОГЛОЩЕНИЯ ВЕЩЕСТВ И ДЫХАНИЯ

В настоящее время можно привести достаточное количество аргументов для обоснования наличия метаболического пути поглощения питательных веществ и выяснения его сущности. Решающее значение в опровержении диффузионно-осмотической теории и формировании современного представления о механизме поглощения питательных веществ имеют исследования взаимосвязи этого процесса с дыханием клеток, ткани, органа.

Впервые на наличие взаимосвязи дыхания и поглощения минеральных элементов обратил внимание Варбург (Warburg, Negelein, 1920). Им было установлено, что при поглощении нитратов дополнительно выделяется углекислота. Однако этот факт не привлек внимание ученых, занимавшихся исследованием закономерностей поглощения питательных веществ. Большое значение в установлении взаимосвязи поглощения веществ и дыхания имели теоретические работы Бриггса (Briggs, 1930). Развивая представление о решающей роли обменной адсорбции в поступлении питательных веществ в живую клетку, он высказал предположение, что конечные продукты дыхания ионы H^+ , HCO_3^- являются обменным фондом, непрерывно образующимся в организме, на которые и обмениваются в эквивалентных количествах анионы и катионы внешней среды. Таким образом, Бриггс устанавливал не только обязательность связи поглощения веществ с дыханием органа, но и указывал на механизм этой взаимосвязи. Эти работы послужили стимулом для более широкой постановки исследований коррелятивной зависимости поглощения веществ от дыхания. Почти одновременно в ряде стран начинают проводиться исследования взаимосвязи поглотительной деятельности корня, ткани и их дыхания. При этом использу-

ются различные методические приемы и большой набор культур.

Так, широко известны работы Стюарда и его сотрудников (Steward, 1932, 1933; Steward, Berry, Broyer, 1936; 1936; Steward, Wright, Berry, 1932). Свои исследования они проводили на дисках картофеля и артишоков. Регулируя дыхание, главным образом условиями аэрации, авторы определяли поглощение ряда минеральных элементов. Была обнаружена хорошо выраженная зависимость поглощения калия и брома от интенсивности дыхания.

В СССР подобные исследования начал проводить Н. Г. Потапов (1940). Объектами исследования послужили взрослые растения водной культуры. Различие в интенсивности дыхания корневой системы создавалось естественной сменой времени суток или длительностью освещения надземных органов, прекращением оттока ассимилятов, кольцеванием и подбором культур, различающихся по характеру оттока ассимилятов. Им была выявлена совершенно ясная зависимость поглощения минеральных элементов корневой системой от ее снабжения ассимилятами, затем непосредственным определением дыхания и поглощения веществ показана коррелятивная связь этих двух процессов. Подобные же результаты были получены Хогландом и Броером (Hoagland, Broyer, 1936), Иенни и Гаун (Jeppu, Gowen, 1933), Петри (Petrie, 1933).

Широкую известность приобрели работы Лундегорда с сотрудниками (Lundegårdh, Bürstrom, 1933; Lundegårdh, 1937). На большом материале с проростками пшеницы он получил хорошо выраженную зависимость поглощения анионов от интенсивности дыхания и выразил ее эмпирической формулой $R_t = R_g + KA$, где R_t — общее дыхание, R_g — основное дыхание, A — количество поглощенных анионов, K — коэффициент. Лундегорду принадлежит так называемая теория анионного дыхания.

В течение нескольких лет было накоплено вполне достаточное количество экспериментальных данных, позволяющих прийти к заключению, что дыхание является необходимым условием поглощения питательных веществ корневой системой.

Однако в трактовке механизма взаимосвязи этих процессов возникли довольно серьезные разногласия. Прежде всего подвергнуто было сомнению исходное положение о значении дыхания в поглощении веществ как поставщика обменного фонда ионов, т. е. H^+ и HCO_3^- . При детальном изучении зависимости поглощения веществ от аэрации с большой убедительностью было показано, что интенсивность поглощения минеральных элементов зависит главным образом от поглощения кислорода, а не выделения углекислоты. Так, например, в опытах Хогленда и Броера (Hoagland, Broyer, 1936)

замена воздуха азотом приводила к резкому снижению поглощения калия и брома при интенсивном выделении углекислоты. Точно так же в ряде опытов при недостатке кислорода не только полностью прекращалось поглощение веществ, но наблюдалось даже их выделение во внешний раствор.

Все это указывало на переоценку роли обменной адсорбции в поглотительной деятельности корневой системы. Не подтвердилось и исходное положение гипотезы Люндегорда об образовании соединений углеводов с поглощенными анионами, ускоряющих их распад. Серьезное возражение встретила и эмпирическая формула анионного дыхания. Данные полученные Стюардом (Steward, 1954), а затем Робертсоном (Robertson, 1951) и рядом других исследователей указывали на то, что дыхание определяет не только поглощение анионов, но также и катионов. Возникло представление о так называемом солевом дыхании.

Д. А. Сабинин в своей монографии, не отрицая значения дыхания для обменной адсорбции, указывает, что дыхание является источником энергии для концентрирования растворенных веществ в протоплазме и активации молекул протоплазмы, а также фактором поддержания градиентов потенциалов в ней. Однако эти выводы были сугубо умозрительны, не обосновывались соответствующими экспериментальными данными.

Критика теории анионного дыхания не обескуражила Люндегорда, и в 1950 г. он выступил вновь с модернизированной концепцией зависимости поступления веществ от дыхания. Следует отметить, что при построении данной концепции Люндегорд располагал обширными экспериментальными данными, полученными в руководимой им лаборатории и рядом других исследователей. В это время довольно много уделялось внимания зависимости поглощения вещества от активности определенных дыхательных систем, широкому использованию ингибиторов дыхания.

Люндегорд обнаружил, что при подавлении дыхания цианидом в $0,0001$ M концентрации поглощение анионов прекращается, при этом основное дыхание остается без изменения. На основании результатов этих опытов он пришел к выводу, что анионное дыхание осуществляется цитохромной системой. Для подтверждения правильности сделанного вывода Люндегорд провел серию опытов по подавлению дыхания и поглощения анионов окисью углерода в темноте. Таким образом он пришел к заключению о существовании в работающей поверхностной пограничной мембране клетки градиента окислительно-восстановительного потенциала от кислорода окружающей среды через цитохромоксидазу и ряд цитохромов до дегидрогеназ и глюкозы. Цитохромные молекулы на наружной поверхности мембраны окисляются, а на внутренней восстанавливаются.

ливаются. Анионы связываются, когда цитохром окисляется, и освобождаются при его восстановлении. Окисленный цитохром связывает на один анион больше, чем восстановленный. Перенос анионов через мембрану внутрь клетки сопровождается передвижением эквивалентного количества электронов и ионов водорода наружу, где они и реагируют с молекулярным кислородом, образуя воду.

В своей новой концепции Люндегорд допускает наличие связи дыхания и с катионами. Но, в отличие от анионов, они передвигаются пассивно вдоль анионных дорожек под влиянием электрического градиента, создаваемого поступлением анионов. Поэтому нет строгой количественной корреляции между дыханием и поступлением катионов. Таким образом, и в новой концепции Люндегорда движущей силой поглощения и транспорта солей в корне является анионное дыхание, основанное на цитохромной системе.

Несмотря на большой авторитет Люндегорда, большинство исследователей не поддерживают его концепцию. Первый вариант гипотезы анионного дыхания подвергся основательной критике в работах Д. А. Сабинина (1940), И. И. Колосова (1962), Робертсона (Robertson, 1951). Серьезные возражения имеются и в отношении его последней концепции. Так, приводятся многочисленные факты, свидетельствующие о зависимости поглощения веществ от функционирования других оксидаз, кроме цитохромоксидазы, в частности аскорбиноксидазы (Robertson, 1960; Сатклифф, 1964). Кроме того, многочисленные данные по ингибированию процесса поглощения веществ 2,4-динитрофенолом оказались в противоречии с гипотезой Люндегорда об определяющем значении в этом процессе цитохромной системы. Веским доводом несостоятельности этой гипотезы послужили результаты опытов с ингибированием белкового синтеза, при этом поглощение ионов прекращалось, в то время как дыхание совершенно не изменялось.

Довольно подробно излагает гипотезу Люндегорда в своей монографии Дж. Ф. Сатклифф (1964), называя ее электрохимической. Он приводит ряд доказательств ее необоснованности, иллюстрируя это своим экспериментальным материалом, свидетельствующим о том, что на каждую молекулу кислорода, израсходованного на солевое дыхание, поглощается значительно больше четырех пар ионов, — предельного количества, возможного по схеме Люндегорда. Кроме того, по мнению Сатклиффа, данная гипотеза неприемлема потому, что она совершенно не объясняет твердо установленную избирательность в поглощении катионов.

Нам представляется, что основным недостатком как первоначальной, так и последующей концепций Люндегорда является признание им неизменяемости ионов при их поглощении и передвижении по живой протоплазме. Согласно пред-

лагаемой им схеме, как анионы, так и катионы передвигаются по электронной лестнице, не претерпевая никаких изменений. Это положение находится в полном противоречии с накопленным к настоящему времени материалом, указывающим на существенное изменение поглощенных ионов как при их первичном связывании, так и при передвижении по живой протоплазме.

Таким образом, несмотря на большой экспериментальный материал, полученный Люндегордом, свидетельствующий о наличии хорошо выраженной коррелятивной связи дыхания и поглощения ионов, его обобщения и предлагаемые им гипотезы оказываются явно несостоятельными. Из этого, конечно, не следует, что надо полностью отвергнуть концепцию анионного дыхания, нужно лишь бесспорный фактический материал Люндегорда привести в соответствие с современной трактовкой дыхательного процесса и всех достижений клеточной физиологии.

Механизм взаимосвязи дыхания и поглощения веществ

Из изложенного выше ясно, что имеется достаточное количество гипотез о сущности взаимосвязи поглощения веществ и дыхания. Рассмотрим некоторые из них. Прежде всего те представления, в которых отталкивались от положения, что дыхание является поставщиком обменного фонда для поступающих минеральных элементов, оказались неверными. Гипотеза обменной адсорбции как обязательного этапа при первичном связывании минеральных веществ не выдержала экспериментальной проверки. Поглощение более тесно связано не с выделением CO_2 , а с поглощением кислорода. До сих пор нет экспериментальных доказательств значения дыхания как фактора, определяющего величину и знак заряда поверхности поглощающих клеток корня. В последнее время ряд авторов, в частности Робертсон (Robertson, 1955), развивают представление, что митохондрии являются акцепторами и переносчиками минеральных элементов в клетке, однако для подобного заключения нет достаточных оснований. Тот факт, что изолированные митохондрии способны связывать отдельные ионы и молекулы, не может считаться веским аргументом для признания, что они являются акцепторами и переносчиками минеральных веществ в клетке. По существу, все органониды клетки, в частности ядра, поглощают как минеральные, так и органические соединения. В таком случае и их нужно признать непосредственными участниками поглощения веществ из внешней среды.

Представляя себе механизм поглощения веществ клеткой, как проникание их через плазматическую мембрану, невозможно дать научно обоснованное объяснение взаимосвязи

дыхания и первичного взаимодействия элементов внешней среды с поверхностью протоплазмы. Если же признать, что поверхность протоплазмы является самой активной, реагентоспособной частью протоплазмы, то взаимосвязь дыхания и поглощения становится более понятной. Минеральные вещества внешней среды образуют с поверхностным слоем протоплазмы самые разнообразные связи, включая и ковалентные. Если при этом принять во внимание факт необычной сложности ее состава, чрезвычайную изменчивость формы, химических и физических свойств, непрерывное ее новообразование, тогда открывается реальная возможность объяснения механизма взаимосвязи дыхания и поглощения питательных веществ.

Обновление поверхности протоплазмы, поддержание в ней способности активно реагировать с компонентами внешней среды, неразрывно связано со скоростью движения протоплазмы. В настоящее время можно считать твердо установленным, что подавление дыхания клетки любым фактором замедляет скорость движения протоплазмы. Кроме того, имеется достаточно данных для утверждения, что АТФ служит прямым источником энергии для движения протоплазмы. Следовательно, само существование активной поверхности протоплазмы зависит от скорости освобождения энергии в дыхательном процессе и ее трансформации в универсальную форму АТФ. Несомненно, что решающее значение в активности поверхностного слоя протоплазмы имеют состав и свойства ее структурных элементов, которые в той или иной степени зависят от дыхательного процесса. Хотя до настоящего времени вопрос о первичных акцепторах, вступающих во взаимодействие с минеральными элементами, далеко еще не решен, тем не менее зависимость их новообразования от дыхания не вызывает сомнения. Можно лишь указать, что ими могут быть или промежуточные продукты дыхания, или другие соединения, синтезируемые в живой плазме. Обязательная связь любого синтеза в живой клетке с дыханием, которое служит источником энергии и материальных ресурсов, вряд ли требует аргументации.

Таким образом, дыхание определяет существование активной поверхности протоплазмы, скорость ее обновления, насыщенность акцепторами минеральных соединений, возможность взаимодействия с ними. От дыхания зависят не только связывание поверхностью протоплазмы минеральных и органических соединений внешней среды, но также количественные и качественные показатели этого процесса. Избирательная способность клетки определяется составом и свойствами первичных акцепторов, следовательно, находится в непосредственной зависимости от дыхания.

При такой трактовке взаимосвязи поглощения веществ и

дыхания становится очевидной бесперспективность, безнадежность попыток ряда исследователей найти универсальную формулировку сущности взаимосвязи этих процессов, а тем более выразить ее математической формулой, как в свое время поступил Лундегорд (Lundegårdh, 1933). Представление об анионном или солевом дыхании в общей своей форме дает превратное понимание сущности явления.

При взаимодействии минеральных элементов с компонентами поверхности протоплазмы возникают самые различные связи. Природа этих связей определяется свойствами минеральных элементов и их акцепторов. Использование меченых атомов дало возможность экспериментально доказать связывание ряда метаболитов поверхностью протоплазмы. При этом через короткое время, измеряемое секундами, связанный ион или молекула включается в обмен веществ клетки, становится компонентом ее структуры. Следовательно, на метаболическом пути поглощения доминируют химические, ковалентные связи минерального элемента с акцептором. Как известно, все химические реакции специфичны. Отсюда вытекает, что нет и не может быть универсальной связи поглощения веществ с дыханием. Физико-химические свойства элемента, характер и форма его участия в обмене веществ клетки и определяют механизм связи его с дыханием. Каждому элементу свойствен специфический механизм взаимосвязи с дыханием.

Для понимания сущности взаимосвязи дыхания и поглощения веществ очень важно отметить, что ряд элементов (как анионов, так и катионов), связанных акцептором, могут стать непосредственными участниками дыхания, компонентом определенного звена дыхательной цепи. Впервые подобную мысль высказал Лундегорд (Lundegårdh, 1933) при изложении первоначального варианта своей теории анионного дыхания. Однако его произвольное и совершенно необоснованное допущение возможности образования соединений сахаров с анионами оказалось неверным.

В своей последующей формулировке теории анионного дыхания он также без достаточных на то оснований утверждает, что цитохромы являются непосредственными участниками связывания минеральных элементов. Цитохромы в осуществлении поглотительной функции корня возможно и участвуют, однако экспериментальных данных по данному вопросу так мало, что выводы, сделанные из них Лундегордом, оказываются мало убедительными.

Совершенно устаревшим является объяснение анионного или солевого дыхания, т. е. повышение интенсивности дыхания (по определению Варбурга — дополнительного выделения углекислоты при поглощении анионов или вообще солей), затратой энергии на диффузию их в клетку против градиента

концентрации. Это предположение, сделанное много лет назад, не получило подтверждения и заведомо не может быть обосновано экспериментально. Ведь трата энергии происходит на самом первом этапе взаимодействия иона или молекулы с акцептором. Для образования любой связи требуется энергия, и чем прочнее связь, тем больше используется энергии. Усиление дыхания при поглощении анионов (так называемое анионное дыхание) является следствием непосредственного включения минеральных веществ в дыхательный процесс. Ныне известно, что многие (а возможно и все) минеральные элементы являются участниками процесса дыхания.

Можно говорить о прямом участии минеральных элементов — включении их в дыхательную цепь — или непрямом образовании структурных единиц как факторов звеньев цепи. Следовательно, нет и не может быть особого анионного и солевого дыхания. Усиление процесса дыхания при поглощении минеральных элементов вызывается тем, что создаются более благоприятные условия для прохождения тех звеньев дыхательного процесса, которые тормозились из-за их недостатка.

Таким образом, сущность взаимосвязи дыхания и поглощения заключается в том, что в дыхательном процессе создаются возможности для непрерывного активного связывания на поверхности протоплазмы минеральных элементов, а последние, ставшая компонентами данной системы, определяют темп и характер дыхания. Пути включения минеральных элементов в процесс дыхания многообразны и специфичны. Поэтому нет и не может быть единого механизма взаимосвязи дыхания и поглощения анионов, катионов или вообще солей.

Для расшифровки механизма связи этих процессов необходимы всесторонние и детальные знания о всех этапах включения минеральных элементов в метаболизм клетки. Несомненно лишь то, что процесс включения начинается на самой активной части протоплазмы — на ее поверхности. Допуская, что минеральные элементы становятся компонентами дыхательной системы на самой поверхности протоплазмы, мы тем самым до некоторой степени предопределяем природу первичных акцепторов минеральных соединений. При этом не исключается возможность первичного связывания минеральных веществ акцепторами, которые непосредственно не включаются в процесс дыхания. Однако, как уже указывалось, всякое новообразование, синтез любого соединения в живой клетке обязательно связаны с процессом дыхания.

Таким образом, современное представление о сущности процессов дыхания, синтеза, поглощения веществ и роста живой клетки приводит к неизбежному выводу, что все эти процессы в функционирующей живой клетке настолько тесно переплетены друг с другом, что, по существу, представляют собой звенья единого процесса становления живой прото-

плазмы, новообразования структуры организма. Расчленение на звенья является лишь средством познания химизма этого чрезвычайно сложного многоступенчатого процесса. В живой функционирующей клетке воздействие на отдельные стороны этого процесса — обеспеченность углеводами, снабжение фосфором и другими элементами, торможение синтеза белка — нарушит нормальный ход всего процесса в целом, а следовательно, и его отдельных звеньев.

В настоящее время накоплено довольно много экспериментальных данных о путях включения минеральных элементов в обмен веществ растительного организма. Не останавливаясь на этом вопросе, отметим лишь, что академик А. Л. Курсанов (1960) в 20-м Тимирязевском чтении дал схему первичной ассимиляции фосфатов в корневой системе растений. Согласно этой схеме, неорганический фосфор внешней среды через гликолиз и цикл Кребса переносится на аденозиндифосфорную кислоту и образует богатый энергией остаток в аденозинтрифосфотазе. Несомненно, что приведенная схема, как указывает автор, не охватывает всех путей включения фосфора в обмен веществ клетки. Однако в ней вскрывается принципиальное, основное положение взаимосвязи дыхания и поступления веществ в растения. Не менее ярким и убедительным аргументом в правильности высказанных положений является в достаточной степени изученный механизм включения нитратов в обмен веществ клетки (Nicholas, 1959). Имеются работы, указывающие на включение в дыхательный процесс ряда других поглощенных минеральных элементов — железа, многих микроэлементов. Эти исследования также подтверждают наличие специфики во взаимосвязи поглощения и дыхания.

Теория переносчиков

Для объяснения механизма активного поглощения минеральных элементов, непосредственно связанного с обменом веществ поглощающих клеток, в последнее время предложен ряд гипотез. Наибольшим признанием пользуется так называемая теория переносчиков (*carrier concept*). Впервые эта гипотеза была сформулирована Остергаутом и Стенли (Osterhout, Stanley, 1932). В дальнейшем она развивалась и модернизировалась рядом исследователей (Epstein et al., 1952, 1953, 1955, 1960, 1962; Lundegårdh, 1949, 1950; Laties, 1959; Fried, Noggle, 1958; Hagen, Hopkins, 1955; Jacobson, Overstreet, 1947; Marschner, 1961; Mengel, 1963; Курсанов, 1962). В настоящее время многие исследователи физиологии широко используют эту гипотезу для трактовки механизма поглощения и транспорта не только катионов, но и анионов (Epstein, 1962; Lundegårdh, 1960) и органических веществ (Arisz, 1953,

1960; Battaglia, Randle, 1959). Эта концепция поддерживается и рядом физиологов животных и микробиологов (Hokin L., Hokin M., 1959; Mitchell, 1957, 1963; Conway, 1953, 1955, 1958).

Как в своем первоначальном виде, так и в самой последней модификации теория переносчиков базируется на представлении наличия на поверхности протоплазмы мембраны, непроницаемой для свободных ионов; ионы, проникшие в клетку, не могут диффундировать наружу. На поверхности мембраны в процессе обмена образуются вещества, не только способные взаимодействовать с минеральными элементами внешней среды, но и переносить их через плазматическую мембрану. После того как комплекс переносчика с ионом проникает через мембрану, он распадается, ион вступает во взаимодействие с компонентами протоплазмы, а освободившийся переносчик возвращается на поверхность и вновь осуществляет перенос минеральных элементов.

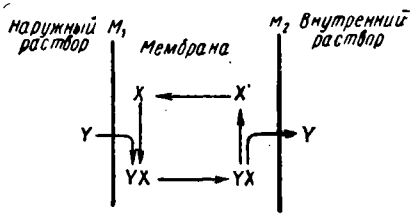


Рис. 3. Схема переноса ионов через мембрану

Согласно этому представлению, переносчик — это транспортное средство, при помощи которого ионы проникают через непродолимую для них поверхностно пограничную мембрану протоплазмы. Схематическое изображение переноса ионов через мембрану приведено на рис. 3.

Теория переносчиков довольно хорошо освещена в монографии Сатклиффа (1964), и мы не будем останавливаться на ней подробно. Отметим, лишь, что существующие в настоящее время гипотезы о природе и механизме движения комплекса ион — переносчик многочисленны и очень противоречивы. По мнению ряда авторов, ионы и переносчики образуют воднорастворимые комплексы, которые могут диффундировать через липопротеиновую мембрану по градиенту концентрации (диффундирующий переносчик). Переносчик может вращаться на мембранах и переносить ионы с одной стороны мембраны на другую (вращающийся переносчик). Кроме того, переносчик может транспортировать ионы внутрь клетки путем скольжения вдоль стенок наполненных водой пор мембраны (скользящий переносчик). Наконец, по Гольдекри (Goldacre, Lorch, 1950), когда сам сокращающийся белок играет роль переносчика, транспорт комплекса осуществляется ритмическим сокращением и растяжением пептидных цепей (двигающий переносчик). Связь поглощения ионов с обменом веществ клетки, согласно данной концепции, заключается в непосредственной участии освобождаемой в про-

цессе дыхания энергии: 1) в первоначальном синтезе молекул переносчиков; 2) в комплексообразовании иона с переносчиком; 3) в транспорте комплексов; 4) в их распаде и вытеснении ионов.

Имеется много предположений относительно химической природы переносчиков. Неоднократно отмечалось, что существуют специфические переносчики, взаимодействующие лишь с одним каким-либо ионом. Наряду с ними имеются и универсальные или общие для ряда ионов переносчики. Исходя из этого, дается трактовка явления так называемого антагонизма ионов, которая будет изложена несколько позднее.

Остергаут (Osterhout a. Stanley, 1932) высказал предположение, что амфотерные аминокислоты или белки могут выполнять роль переносчиков. Оверстрит и Джекобсон (Overstreet, Jacobsohn, 1946) утверждают, что при связывании ионов на поверхности протоплазмы образуются хелатные комплексы. Конвей (Conwey, 1953) в своей гипотезе окислительно-восстановительного насоса считает, что ионы вступают в реакцию с промежуточными продуктами дыхания. Возникший незаряженный комплекс диффундирует через плазматическую мембрану в толщу плазмы, где он и окисляется; при этом ион освобождается. Окисленный переносчик возвращается на наружную поверхность и там восстанавливается и приобретает возможность реагирования с ионами. Некоторые исследователи (Roberts, Cowie, 1949) полагают, что переносчиками могут быть промежуточные вещества углеводного обмена: глюкозамины и галактозамины (Roberts R., Roberts J., Cowie, 1949), АТФ-аза, фосфатиды (Bennet, 1956; Kahn, Hanson, 1959; Hokin L., Hokin M., 1959), продукты азотного и белкового обмена (Stewart, Street, 1947; Stewart, Millar, 1954), окислительно-восстановительные ферменты (Mitchell, 1957). В последние годы в связи с большими успехами в исследовании нуклеиновых кислот ряд авторов (Neuberg, Roberts, 1949; Lansing, Rosental, 1952; Tanada, 1955, 1956) допускают, что переносчиками могут быть нуклеопротеиды.

Из изложенного видно, что «теория переносчиков» имеет большое число сторонников и каждый из исследователей пытается внести соответствующий вклад в ее обоснование. Однако прямых экспериментальных доказательств правильности основных положений этой теории до сих пор никому не удалось получить. Кроме того, сама формулировка теории в последние годы стала более неопределенной. Если раньше под переносчиком подразумевали транспортное средство, необходимое для переноса того или иного элемента через непроницаемую для него мембрану, то ныне довольно часто переносчиком называют первичный акцептор, с которым взаимодействуют ионы внешней среды. При этом допускается, что таким акцептором могут быть сама поверхность протоплазмы или

составляющие ее элементы. При такой трактовке степени участия поверхности протоплазмы в поглощении веществ само название акцептора переносчиком становится абсурдным. Сам термин «переносчик» уже предопределяет перенос вещества через какое-то препятствие, барьер. Если же признать, что структурные образования поверхности протоплазмы являются акцепторами минеральных элементов, а возникающие при этом соединения — первым звеном круговорота элементов в живой клетке, то это приводит к отрицанию «теории переносчиков».

Таким образом, сам перенос поступления минеральных элементов — это не проникание их через гипотетическую плазматическую мембрану, а взаимодействие с компонентами протоплазмы, поверхность которой является самой активной и реагентоспособной. Значительные успехи в изучении первичных акцепторов минеральных элементов, путей превращения их в живой клетке открывают возможности дать для многих веществ научно обоснованную схему механизма их поглощения. В то же время исследования активного или метаболического связывания веществ клеткой не могут привести к созданию полноценной теории механизма поглощения веществ до тех пор, пока не будет выяснено, каким образом проникают в клетку, ткань, орган как метаболиты в неизменном виде, так и те вещества, которые не принимают участия в метаболизме клетки.

Неметаболический механизм поступления веществ в клетку

В современных сводках по минеральному питанию (Robertson, 1960; Сатклифф, 1964 и др.) отводится довольно много места трактовке так называемого пассивного поглощения, т. е. не связанного с метаболизмом клетки. По существу, не приводится ничего принципиально нового. Так же, как и раньше, считается, что основная масса питательных веществ поступает в клетку путем диффузии по градиенту концентрации. Несмотря на полную неприложимость доннановского равновесия к биологическим системам, продолжается обсуждение этого вопроса.

Несостоятельность диффузионно-осмотической концепции была весьма убедительно доказана в работах Д. А. Сабинина (1940—1955) и И. И. Колосова (1962), изложенных выше. Сабинин еще в 1940 г. настаивал на том, что «надо считать неверной всякую систему теоретических представлений о поступлении веществ, где взаимодействию проникающих веществ с живой протоплазмой не отводится основная, решающая роль».

Исходным положением диффузионно-осмотической концеп-

ции в любой ее модификации является пассивность поверхностной мембраны протоплазмы. Поэтому казалось логично, целесообразно при изложении механизма поглощения питательных веществ клеткой полностью игнорировать эту устаревшую, не подтверждаемую фактами концепцию. Однако после того, как стало очевидным наличие двух путей, двух механизмов поглощения веществ — метаболического и неметаболического, последний используется как неопровержимое доказательство реальности диффузионных процессов при поступлении минеральных элементов в живую клетку.

Еще в 1940 г. Брукс (Brooks, 1940), а затем Хогленд и Бройер (Hoagland, Broyer, 1942) обнаружили, что при погружении водоросли *Nitella* в питательные растворы происходит чрезвычайно быстрое накопление ионов в ее клеточной стенке и протоплазме и очень медленное в вакуоли. При этом оказалось, что в клеточной стенке концентрация минеральных элементов такая же, как и во внешнем растворе. В анаэробных условиях минеральные элементы накапливаются только в клеточной стенке и протоплазме и совершенно не поступают в вакуоль. На основании этих результатов авторы пришли к выводу, что в протоплазму соли поступают пассивно, а из протоплазмы в вакуоль — активно.

В последние годы делаются попытки установить, где в живой клетке локализованы мембраны, через которые пассивно проникают соли или органические вещества. Определяя количество поглощенных минеральных элементов при заторможенном обмене веществ и допуская, что их концентрация находится в строгом соответствии с концентрацией веществ во внешнем растворе, рассчитывают занимаемый ими объем в клетке, ткани или органе. Рассчитанный объем внутри ткани, занимаемый пассивно поступившими элементами, был назван свободным водным пространством.

Таким образом, свободное водное пространство клетки, ткани органа представляет собой рассчитанную величину, не подкрепленную экспериментальными данными непосредственного определения величины этого показателя и места его локализации. При использовании такого подхода для определения свободного водного пространства установлено, например, что у дрожжей оно занимает приблизительно 26—34% объема клетки (Conway, Downey, 1950). При работе с бактериями оказалось, что рассчитанная величина свободного водного пространства также составляет около $\frac{1}{3}$ объема клетки (Mitchell, 1957). Однако в зависимости от вида бактерий и природы поглощенного вещества объем свободного водного пространства изменяется в довольно широких пределах (Cowie, Bolton, Sands, 1950). Относительно локализации свободного водного пространства у микроорганизмов нет единой точки зрения.

Большинство исследователей считают, что пассивное, диффузионное поступление веществ возможно только в заполненные водой поры клеточной стенки и межклеточные пространства. Для проникания вещества через плазматическую мембрану требуются активные механизмы. Однако, несмотря на то что в последнее время считается твердо установленным наличие свободного водного пространства в корневой системе, куда минеральные элементы внешней среды проникают путем диффузии, вопрос о его локализации оказывается очень спорным.

Так, Эпштейн (Epstein, 1955) определил свободное водное пространство у корней ячменя. Для этих целей он использовал ряд солей и пришел к выводу, что оно занимает около 23% объема корня. При этом он утверждает, что полученная им величина не зависит от наружной концентрации и кислотности раствора. По мнению Эпштейна, свободное пространство находится в тонком слое воды, окружающей поверхность корня, в порах клеточных оболочек и межклеточниках. При определении свободного водного пространства в корнях бобов (Норе, 1953) оказалось, что величина его варьирует в зависимости от концентрации наружного раствора. Некоторые исследователи приводят веские доводы в пользу того, что свободное водное пространство находится только в оболочке клетки; другие же считают, что оно включает в себя и часть протоплазмы (Норе, 1953; Butler, 1953).

Противоречивость расчетных данных величины свободного водного пространства, расхождение во мнении о его локализации и определили то, что в последнее время чаще применяют термин «кажущееся свободное пространство» клетки, ткани или органа. По нашему мнению, новое понятие о свободном водном пространстве не внесло существенных изменений в понимание неметаболического «пассивного» поступления веществ. По существу, несмотря на исключительную длительность существования диффузионно-осмотической концепции, на наличие огромного количества исследований, посвященных этой проблеме, прямых доказательств, что минеральные элементы могут проникнуть внутрь живой клетки путем диффузии, все же нет.

В то же время совершенно бесспорно, что значительное количество минеральных элементов проникает из внешней среды, не вступая во взаимодействие с живой протоплазмой, передвигается внутри органа в неизменном виде. Нет сомнения в том, что минеральные элементы проникают путем диффузии в водные оболочки поверхности корня или поры наружной клеточной стенки, однако они находятся во внешней среде по отношению к внутреннему содержанию клетки. Точно так же, как и адсорбционно связанные клеточными стенками минеральные и органические вещества, они могут проникнуть

внутри клетки или при соответствующем воздействии легко выделиться в наружный раствор.

Проблема проникновения в живую клетку неизменных ионов, молекул, вирусов и, наконец, микроорганизмов интересует уже давно очень широкий круг биологов. Конечно, мы не можем рассматривать механизм проникновения в организм болезнетворного начала в виде вируса или бактерии как проблему поглощения питательных веществ. До последнего времени исследователи не пытались искать общих черт в этих процессах, имеющих различную функциональную значимость. Благодаря исследованиям И. Мечникова уже в конце прошлого века было открыто явление фагоцитоза. Вначале предполагали, что фагоцитоз непосредственно связан с амёбовидным движением клеток, образованием псевдоподий, благодаря которым клетка активно захватывает твердые частицы из внешней среды. Однако позже было установлено, что неподвижные, не образующие псевдоподий лейкоциты обладают нормальной способностью к фагоцитозу. Затем было выяснено, что путем фагоцитоза живая клетка может поглотить значительные количества твердых инертных частиц: кварца, угля, крахмала и т. д. Несмотря на то что исследованию процесса фагоцитоза уделялось довольно много внимания, подробно описаны отдельные его этапы, освещено влияние ряда внешних факторов, в частности кислотности среды, механизм этого процесса до сих пор остается неясным.

В учебниках, учебных руководствах по физиологии растений, в сводках по минеральному питанию, как правило, фагоцитоз совершенно не освещается и не привлекается при трактовке закономерностей поглощения питательных веществ растением. Лишь в последнее время интерес к этому явлению сильно возрос в связи с успехами в исследовании структуры протоплазмы, а главным образом в связи с признанием, что пиноцитоз, имеющий много общих черт с фагоцитозом, является одним из механизмов поглощения питательных веществ живой клеткой.

Еще в 1931 г. Льюис (Lewis), наблюдая за поведением животных клеток в культуре тканей, обнаружил, что их протоплазматическая поверхность непрерывно меняется, на ней образуются всевозможные энергично ундулирующие выросты. Время от времени концы этих выростов соединяются, захватывают часть среды, при этом образуется пузырек, который быстро затягивается внутрь протоплазмы. Поглощение живой клеткой раствора в виде капель Льюис и назвал пиноцитозом. Явление пиноцитоза, открытое Льюисом в клетках культуры тканей и установленное несколько позднее у амёб, не привлекло должного к себе внимания. Лишь после того, как при электронномикроскопическом исследовании обнаружено, что в протоплазме всех клеток имеется большое количество

замкнутых пузырьков самой различной формы, и высказано предположение, что видимые в электронный микроскоп пузырьки являются пиноцитозными каплями, возникшими на поверхности протоплазмы, интерес к этому процессу сильно возрос.

В последние годы опубликована серия работ, посвященных явлению пиноцитоза. На V Международном биохимическом конгрессе в 1961 г. Холтер (Holter) выступил с докладом о физиологической роли пиноцитоза, а несколько позднее (Холтер, 1962), обобщая современные представления о механизме поступления питательных веществ в живую клетку, он отмечает, что явлению пиноцитоза в осуществлении этого процесса принадлежит важная роль. Холтер указывает также на то, что пиноцитоз имеет более широкое распространение, чем это предполагалось раньше. Кроме того, существуют большие различия в механизме образования и размере пиноцитозных капель. Установлено, что пиноцитоз находится в непосредственной зависимости от состава внешней среды. Так, например, у амёб можно индуцировать активный пиноцитоз белками, аминокислотами и некоторыми солями. Причем Чапмен-Андерсен (Chapman-Andersen, 1960) обнаружила, например, что амёба за 30 мин поглощает путем пиноцитоза количество белка, равное примерно 25% всей массы ее тела. Диаметр пузырьков, образующихся при пиноцитозе, варьирует от 2 до 0,1 мк.

Имеющиеся экспериментальные данные позволяют сделать предположение и о механизме пиноцитоза. По мнению Беннет (Bennet, 1956), пиноцитоз начинается с адсорбции молекул ионов на поверхности протоплазматической мембраны. Затем следует инвагинация загруженного участка мембраны в толщу протоплазмы. Разнообразие форм пиноцитоза указывает на вероятные различия механизма данного процесса.

Более детальное изучение индуцированного пиноцитоза и сопоставление его с фагоцитозом дали возможность Чапмен-Андерсен высказать положение о физиологической равнозначности обоих процессов. К подобному же заключению приходит и Холтер, который считает, что между пиноцитозом и фагоцитозом не существует четкого разграничения, и основное различие между ними не в механизме процесса, а в природе и количестве поглощенного вещества. Он даже поднимает вопрос о целесообразности сохранения отдельных понятий пиноцитоза и фагоцитоза.

Фагоцитоз и пиноцитоз изучены еще недостаточно и исследование этих явлений является, несомненно, перспективным. Если при этом учесть серию работ Робертсона (Robertson, 1959, 1962) по структуре поверхности протоплазмы, ее значению в новообразовании структурных элементов клетки, становится очевидным, что процесс поглощения питательных эле-

ментов — это не только начальное звено обмена веществ, но и первый этап новообразования, становления структуры протоплазмы. Холтер настойчиво подчеркивает, что содержимое пиноцитозной капли, где бы она ни находилась, является внешним раствором по отношению к протоплазме. Для использования содержимого капли в конструктивном обмене клетки необходимо, чтобы оно проникло или через мембрану пиноцитозной капли, или чтобы целостность мембраны оказалась бы нарушенной. Однако до сих пор никому не удалось обнаружить разрушение мембраны пиноцитозной капли. В то же время показано, что поглощенная путем пиноцитоза меченная по углероду глюкоза довольно быстро используется протоплазмой и в выделяемой углекислоте удается обнаружить меченый углерод.

Непосредственными наблюдениями было установлено наличие так называемого вторичного пиноцитоза. Сущность его заключается в следующем: пиноцитозная капля, образованная на поверхности протоплазмы, а затем втянутая в ее толщу, начинает образовывать и отделять более мелкие пиноцитозные капли, которые свободно передвигаются в протоплазме. Форма и объем пиноцитозных капель в протоплазме клетки непрерывно меняются, чаще всего они уменьшаются в объеме, главным образом за счет убыли воды, и их содержимое становится более концентрированным. Наряду с этим происходит слияние мелких капелек и соответствующее увеличение их объема.

Использование изотопной методики позволяет проследить момент включения ряда веществ, в частности белка, в пиноцитозную каплю и пути ее передвижения в протоплазме. Однако ряд принципиально важных вопросов механизма этого процесса остается неясным. Тем не менее уже на данном этапе познания пиноцитоза и фагоцитоза следует признать, что этим процессам принадлежит значительная роль в неметаболическом поглощении питательных веществ.

Открывается возможность дать обоснование постоянно возникающему вопросу, каким образом проникают в клетку в неизменном виде ионы и молекулы, не вступая во взаимодействие с протоплазмой. Становится более понятным, как в клетку проникает ряд элементов, не принимающих непосредственного участия в обмене веществ: при образовании пиноцитозного пузырька захваченная капелька раствора содержит все то, что имелось во внешней среде, и в той же концентрации. Можно понять, каким образом попадают в клетку крупные молекулы или же агрегаты из них, вирусы и бактерии; они не проникают через поверхностную мембрану протоплазмы, а активно захватываются ею, обволакивая гидратированный ион, молекулу или агрегаты из них, или же окружают капельку раствора и втягивают внутрь клетки.

Безусловно прав Холтер, указывая, что пиноцитозная капля не сразу включается в конструктивный обмен клетки. Лишь при дальнейшем передвижении в протоплазме ее содержимое может быть включено в обмен веществ клетки. Механизм использования компонентов содержимого пиноцитозного пузырька пока еще не изучен. По существу, это та же проблема взаимодействия внешней среды с поверхностью протоплазмы.

Нам представляется, что необходимо провести более четкую границу между понятием «пассивное и активное» и неметаболическое и метаболическое поступлением веществ. Несомненно, что оба механизма неразрывно связаны с метаболизмом клетки. Однако в характере связи имеются принципиальные различия.

При пиноцитозе и фагоцитозе решающее значение имеет скорость движения протоплазмы, степень деформации ее поверхности. Включение элементов внешней среды в метаболизм клетки определяется прежде всего скоростью новообразования первичных акцепторов. Однако оба процесса находятся в непосредственной связи с энергетическим обменом, с дыханием поглощающего органа.

Согласно развиваемым нами представлениям, нет и не может быть пассивного проникания или насасывания питательных веществ клеткой. Все минеральные и органические вещества внешней среды активно захватываются клеткой. При этом значительное количество их (в основном метаболиты) уже на поверхности протоплазмы включаются в обмен веществ, становятся непосредственными участниками физиологических процессов. Такой механизм поглощения мы и называем метаболическим. Наряду с ним путем пиноцитоза и фагоцитоза благодаря непрерывному движению протоплазмы, деформации ее поверхности ионы, молекулы с их водными оболочками или капельки раствора захватываются поверхностной мембраной, засасываются в толщу плазмы, и в дальнейшем используются по мере их передвижения, или они в неизменном виде проникают в проводящие сосуды. Этот механизм мы называем неметаболическим. Такое разграничение механизма поглощения питательных веществ клеткой указывает на сложность, многообразие путей проникания минеральных веществ в корневую систему и главное — на специфику во взаимодействии живой клетки с элементами внешней среды.

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ПОГЛОЩЕНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ КОРНЕВОЙ СИСТЕМОЙ

Исследования зависимости функции корневой системы от внешних условий ведутся в течение длительного времени, по этому вопросу накоплен большой экспериментальный мате-

риал, интерпретация которого оказывается очень трудной. Глубокий интерес к выяснению зависимости поглощения питательных веществ от их содержания, от соотношения отдельных компонентов, влажности, аэрации, температуры и кислотности почвы обусловлен главным образом потребностями практики. Эти исследования необходимы для обоснования и рационализации ряда агротехнических приемов и особенно разработки эффективной системы удобрений. Вместе с тем, исследования влияния напряжения того или иного фактора внешней среды на интенсивность поглощения веществ позволяют проникнуть в сущность механизма данного процесса.

При изучении влияния внешних условий на поглотительную способность корневой системы следует отметить, что только кратковременные опыты могут дать непосредственный ответ, как влияет тот или иной фактор на интенсивность поглощения. В длительных же опытах, как правило, происходят значительные изменения в величине поглощающей поверхности корневой системы, следовательно, решающее значение приобретает влияние условий внешней среды на рост корня. Если для разработки практических вопросов не имеет значения, за счет чего произошли изменения поглотительной деятельности корневой системы, то для выяснения механизма поглощения необходимо строго учитывать изменения в росте корня за время опыта. Учитывая это обстоятельство, при изложении литературных данных по вопросу о зависимости поглощения веществ от внешних условий будут использованы в основном те исследования, которые были проведены в условиях кратковременного опыта.

Влияние концентрации и соотношения минеральных элементов во внешней среде на поглощение и содержание их в растении

К настоящему времени накоплено довольно большое количество экспериментальных данных о влиянии соотношения различных ионов во внешней среде на их поступление и накопление в различных растениях. Много данных получено в лабораторных кратковременных опытах, а также при использовании вегетационного и полевого методов.

Разнообразие как применяемых методов, так и использованных в опытах культур сильно затрудняет обобщение полученных результатов, и исследователи довольно часто, изучая один и тот же вопрос, приходят к совершенно противоположным выводам. Однако при этом всегда оказывалось, что исследования проводились или на разных культурах, или были использованы различные концентрации веществ, или имела место разная длительность опытов.

Далеко не решенным является и такой, казалось бы, очень

простой вопрос, как зависимость поступления питательных веществ от их концентрации во внешнем растворе. Согласно старой, но очень обстоятельной работе Стайлса и Кидда (Stiles a. Kidd, 1919), эта зависимость очень близка к адсорбционной изотерме Фрейндлиха. В более позднее время ряд авторов (Helder, 1952; Epstein, Legett, 1954 и др) считали возможным зависимость поглощения веществ от их концентрации во внешнем растворе выражать уравнением Лангмюра. Признание такой зависимости поглощения веществ от концентрации их во внешней среде свидетельствовало о решающей роли адсорбционных процессов в механизме поглощения питательных веществ корневой системой. Правильность подобного заключения довольно часто подтверждалась при изучении поглощения неметаболитов.

Однако в многочисленных опытах было обнаружено, что поглощение солей происходит одинаково как из разбавленных, так и концентрированных растворов (Olsen, 1950), особенно таких важных соединений, как фосфаты и нитраты. При этом оказалось, что катионы и анионы оказывают различное влияние на поглощение других ионов растением. На основании этих опытов ряд исследователей приходили к заключению, что в поглощении минеральных элементов большое значение имеет не их концентрация во внешней среде, а соотношение их друг с другом; чем больше минеральных элементов во внешней среде, тем сложнее их взаимодействие.

О том, что нормальное функционирование живого организма как животного, так и растительного происхождения осуществляется при строго определенном соотношении катионов во внешней среде, известно давно. Еще Леб ясно сформулировал представление об антагонизме ионов и убедительно показал для животных объектов ядовитость чистых солей и обезвреживающее влияние их смесей в определенных соотношениях. Остергаут (Osterhout, 1907) подтвердил правильность выводов Леба и для растительных объектов. Это явление, названное физиологическим антагонизмом, оказалось незыблемым до настоящего времени. Оно служит теоретической основой для разработки и обоснования питательных смесей при выращивании живых объектов. Наряду с этим было сформулировано представление об антагонизме ионов при их поглощении живой клеткой, так называемый физико-химический антагонизм ионов. Из него следовало, что одновременно заряженные ионы мешают друг другу при их поступлении в живую клетку.

Трактовка явления антагонизма ионов при их поглощении находится в полном соответствии с принятой концепцией механизма поглощения веществ. Поэтому сторонники различных теорий по-разному объясняют и оценивают роль этого явления в процессе поглощения. Согласно диффузионно-осмоти-

ческой концепции, антагонизм ионов при их поглощении является неизбежным явлением (Костычев, 1933; Osterhout, 1912, 1923). Признание обменной адсорбции как первого этапа поглощения ионов также приводит к заключению о наличии антагонизма катионов и анионов при их поглощении (Сабинин, 1940, 1955; Колосов, 1935, 1945, 1962; Петербургский, 1959; Патнер, 1958; Lundegårdh, 1932, 1940, 1960; Bürström, 1934 и др.).

Имеется большое количество экспериментальных данных об антагонизме ионов при их поглощении. Классическим примером является взаимодействие между катионами К и Са (Патнер, 1950; Bürström, 1934; Lundegårdh, 1932, 1955; Hoagland, 1923, 1944; Olsen, 1950; Swanback, 1939; Chapman, Liebig, 1937, 1940; Beeson et al., 1944 и др.). Во всех этих работах с большой убедительностью доказывается наличие антагонизма Са и К; чем больше поглощается К, тем меньше поступает в растение Са, и наоборот.

Рядом исследований установлен антагонизм между следующими катионами: Mg и Na (Bürström, 1934; Hoagland, 1923), Mg и Ca (Beeson et al., 1944; Lundegårdt, 1960), Mg и K (Демолон, 1961; Scharer, Mengel, 1953; Welte, Werner, 1963), Mg и Mn (Löhnis, 1960; Swanback, 1939), Mg и NH₄ (Демолон 1961), K и Na (Dijkahoorn, 1957; Bange, 1959; Jacobson et al., 1947) K и NH₄ (Thomas, 1932), K и Mn (Bürström, 1934; Swanback, 1939; Lundegårdh, 1960), K и Rb (Collander, 1941; Arisz, 1960), Ca, Ba и Sr (Epstein, Legget, 1954), Ca и Li (Jacobson et al., 1960; Epstein, 1960; Waisel, 1961), Sr и Li (Waisel, 1961), Ca и Sr (Collander, 1941; Menzel, Heald, 1955); Bowen, Dymond, 1956; Russell, Squire, 1958), Ca и Na (Hoagland, 1923; Swanback, 1939; Патнер, 1950), Ca и Mn (Swanback, 1939; Lundegårdh, 1960), Ca и NH₄ (Колосов, 1962), Ca и Mg, K и Na (Mehlich, 1953), Mn и Fe (Щербаков, 1959), NH₄, Na и Ca (Asprey, 1933), NH₄, Ca и Mg (Sideries, Young, 1946), NH₄ и K, Rb, Cs (Bange, Overstreet, 1960; Handley, Overstreet, 1961), Rb и Li; Na, K, Cs, а также Sr и Mg, Ca и Ba (Middleton, Russel, 1958), Cs и K, Rb (Epstein, Haagen, 1952; Menzel, Heald, 1955; Cline, Hungate, 1960).

Антагонизм катионов был установлен как между отдельными микроэлементами, так и между микро- и макроэлементами (Щербаков, 1957, 1959 и др.). Огромный материал по взаимоотношению катионов свидетельствует о большой сложности их взаимодействия.

При связывании ионов поверхностными неживыми образованиями корня (слизистой оболочкой, клеточной стенкой, раствором, содержащимся в порах) решающее значение имеют физико-химические адсорбционные процессы, при которых антагонизм ионов — неизбежное явление. Однако на метаболическом пути поглощения, при специфичности проис-

ходящих при этом химических реакций, антагонизм ионов как конкуренция между одноименно заряженными ионами не может иметь существенного значения. При этом во взаимодействии ионов определяющим фактором является их химическая природа, способность к образованию ковалентных связей с определенными компонентами живой плазмы. Поэтому в приведенных выше работах имеются многочисленные указания на то, что довольно часто одноименно заряженные катионы не конкурируют друг с другом, а среди катионов при их поступлении иногда наблюдается явление синергизма, т. е. один катион оказывает положительное действие на поглощение другого.

Имеются указания (Демолон, 1961), что взаимодействие катионов зависит также и от культуры, с которой проводятся исследования. Так, например, в опытах по поглощению с кукурузой и шпинатом антагонизм между K и Ca хорошо выражен, в то время как у овса он еле заметен, а у лука совершенно не обнаруживается.

Все изложенное выше указывает на то, что величина и знак заряда катионов не являются решающим, определяющим фактором при их поглощении корневой системой, а антагонизм катионов представляет собой частный случай, а не универсальную закономерность.

Взаимодействие анионов при их поглощении корневой системой

Литературных данных по вопросу о взаимодействии анионов при их поглощении значительно меньше, чем для катионов, притом они гораздо противоречивее.

Наибольшей известностью пользуются исследования Хогленда и его сотрудников (Hoagland, Davis 1923; Hoagland, Davis, Hibbard, 1928; Hoagland, 1931). Изучая поглощение анионов NO_3 , Cl и J , они пришли к общему заключению, что, так же как и при поглощении катионов, анионы конкурируют друг с другом при проникании их в живую клетку. Хотя объектом исследования служила водоросль *Nitella*, авторы считали, что антагонистические отношения между анионами складываются и при поступлении их в корневую систему.

Как уже было отмечено ранее, общность механизма поглощения для всех растительных объектов ни у кого не вызвала сомнения. Однако, несмотря на категоричность выводов авторов, их данные не лишены противоречий. Так, например, NO_3 и SO_4 в их опытах совершенно не тормозили накопления Br в клетках водоросли. Хаас и Рид (Haas, Reed, 1926), изучая накопление анионов Cl , NO_3 , SO_4 в древесных растениях при различном их соотношении во внешней среде, также пришли к заключению о наличии антагонизма анионов при их погло-

щении, хотя при более строгой оценке результатов их экспериментов подобный вывод оказывается недостаточно обоснованным.

В дальнейшем, при проведении более широких исследований, противоречия и разногласия выводов по данному вопросу значительно углубились.

Как и раньше, в ряде работ доказывалось наличие антагонизма анионов при их поглощении. Так, например, для Cl и Br (Epstein, 1953; Boszormenyi, Cseh, 1958, 1961); Cl и NO₃ (Владимиров, 1935; Сабинин, 1955; Колосов, 1962; Buchner, 1951; Butler, 1953; Harward, et al., 1956; MacDonald, Laties, 1963; Kretschmer, Toth, Bear, 1953; Homes, Van Schoor, 1956); NO₃ и PO₄ (Breon et al., 1944); SO₄ и Cl (Gausman et al., 1958; Corbett, Causman, 1960); Cl и SeO₄ (Ravikovitch, Margolin, 1959); ClO₃ и NO₃ (Aberg, 1947); MoO₄ (Bulen, 1961); F и Cl, CNS, NO₃ (Klemperer, 1957); SO₄ и SeO₄ (Hurd Karer, 1938; Shrift, 1954; Fleming, 1962; Ravikovitch, Margolin 1959; Legett, Epstein, 1956); PO₄ и AsO₄ (Rumburg et al., 1960).

Наряду с данными, свидетельствующими о наличии антагонизма между анионами, накопилось довольно много материала, особенно в последнее время, о независимости и синергизме проникающих в живую клетку анионов. Например, обнаружена независимость и синергизм при поступлении NO₃ и PO₄ (Ketchum, 1939; MacMillan, 1956; Wright et al., 1960; Tanada, 1955; Park, Fischer, 1958; Dombay, Stelly, 1951; Dormar, Ketcheson, 1960; Helder, 1952; Sullivan, 1961; Sörensen, 1959; Grunes et al., 1958; Russel, 1954; Lorenz, Johnson, 1953; Robertson et al., 1954; Плешков, 1956; Зуев, Голубева, 1962; Сингх, 1962; Мосолов и Воллейдт, 1962).

Подобные же результаты приводятся и для анионов NO₃ и SO₄ (Legett, Epstein, 1956; Власюк 1957; Berducon et al., 1961; Spencer, 1959), PO₄ и SO₄ (Воллейдт, 1959; Corbett, Gausman, 1960); Cl и NO₃, PO₄, SO₄ (Seatz, Lloyd et al., 1956; Butler, 1953; Buchner, 1951; Alberda, 1949; Homes, Van Schoor, 1956); PO₄ и SiO₃ (Rothbuhr, Scott, 1957).

Таким образом, представление об антагонизме анионов при их поглощении не подтверждается экспериментальными данными. Конечно, можно высказать предположение, что разноречивость экспериментальных данных обусловлена разнообразием культур, используемых в опытах, различий в методике эксперимента. Однако основной методологической ошибкой очень многих опытов является то, что авторы делают заключение о механизме поглощения минеральных элементов на основании их накопления в растении за длительный период. В свое время Д. А. Сабинин (1940) неоднократно подчеркивал необходимость различать эти понятия. Теперь особенно ясно, что первичное связывание элементов питания корнем и

накопление их в растении по своей физиологической сущности различные процессы. Поэтому для суждения о взаимодействии ионов при их поглощении решающее значение имеют кратковременные опыты. Однако широкое использование кратковременных опытов тормозилось из-за отсутствия высокочувствительных методов определения минеральных элементов, невозможности отличить проникший за время опыта в растение элемент от находившихся в нем раньше; чем короче срок опыта, чем меньше веществ поглощает растение, тем труднее их учесть, тем ненадежнее получаемые результаты. Лишь изотопная методика открыла неограниченные возможности для проведения кратковременных опытов, и не только для определения ничтожных количеств поглощенных веществ, но и для выяснения первичного их цикла превращений. Поэтому мы сочли целесообразным изучить взаимодействие анионов NO_3 , PO_4 , Cl , Br , J и F в кратковременных опытах, используя изотопную методику. Суммарные результаты этого опыта приведены в табл. 3.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что при взаимодействии основных метаболитов NO_3 , PO_4 и SO_4 с поглощающей поверхностью корня между ними не возникает конкурентных отношений, они не мешают друг другу при их первичном связывании протоплазмой. Из этого следует, что при первичном связывании корнем метаболитов решающее значение имеют химические реакции, образование ковалентных связей. Специфичность химических реакций дает основание утверждать, что на поверхности протоплазмы имеются характерные для каждого аниона-метаболита акцепторы. Только при наличии у анионов общих химических свойств, например иона SO_4 и SeO_4 , они могут конкурировать друг с другом, связываться одним и тем же акцептором. Между анионами NO_3 , PO_4 и SO_4 и галоидами благодаря различию их химических свойств также отсутствует конкуренция при поступлении их в живую клетку. Между галоидами Cl , J , Br , F при их поглощении корневой системой обнаружен хорошо выраженный антагонизм.

Результаты наших опытов, а также экспериментальные данные ряда других авторов противоречат упрощенному представлению об антагонизме галоидов как одноименно заряженных ионов. Cl тормозит поступление Br и, наоборот, стимулирует поступление J , в то время как J задерживает поглощение Cl .

Следовательно, не отрицая большого значения электростатического притяжения при взаимодействии галоидов с корневой системой, необходимо допустить существование и активного механизма их связывания специфическими акцепторами.

Таким образом, противоречивость имеющихся экспериментальных данных по взаимодействию ионов при их поглощении

Взаимодействия между анионами в процессе их поглощения (количество поглощенных анионов на единицу сухого вещества корня, в относительных величинах) (по Потапову, 19)

Варианты	N поглощено	Варианты	P ³³ поглощено	Варианты	P ³³ поглощено	Варианты	S ³⁵ поглощено	Варианты	S ³⁵ поглощено
PN	100	N ₀ P	102,1±5,4	S ₀ P	99,7±2,8	PS	100	N ₀ S	102,2±3,3
—	—	NP	100	SP	100	P ₅ S	92,8±7,3	NS	100
—	—	N ₅ P	102,6±4,8	S ₅ P	106,8±3,8	P ₁₀ S	97,5±6,3	N ₁₀ S	101,1±3,9
P ₁₀ N	108,6±5,7	N ₁₀ P	111,9±3,1	S ₁₀ P	100,0±2,6	P ₅₀ S	94,6±4,9	N ₅₀ S	98,6±4,9
P ₅₀ N	97,8±2,1	N ₅₀ P	114,8±8,0	S ₅₀ P	108,2±4,4	P ₁₀₀ S	107,3±4,9	N ₁₀₀ S	101,4±3,5
P ₁₀₀ N	107,7±5,1	N ₁₀₀ P	125 ±9,3	S ₁₀₀ P	107,0±5,0	P ₂₀₀ S	99,1±5,0	N ₂₀₀ S	89,9±4,0

Продолжение

Варианты	S ³⁵ поглощено	Варианты	Br ⁸² поглощено	Варианты	Br ⁸² поглощено	Варианты	J ¹³¹ поглощено	Варианты	J ¹³¹ поглощено
Se ₀ S	100	Cl ₀ Br	100	J ₀ Br	100	Cl ₀ J	100	Br ₀ J	100
Se ₂₅ S	83,8±4,1	Cl ₁ Br	68,4±2,9	—	—	—	106,2±5,7	Br ₁ J	91,1±2,9
Se ₅ S	55,3±10	Cl ₅ Br	41,5±2,3	JBr	84,5±6,5	Cl ₅ J	112,4±1,7	Br ₅ J	97,2±6,9
Se ₁₀ S	31,2±7,5	Cl ₁₀ Br	34 ±2,9	J ₅ Br	71,7±5,3	Cl ₁₀ J	107,1±2,5	Br ₁₀ J	96,5±8,5
Se ₃₀ S	16,6±5,6	Cl ₃₀ Br	28,7±2,7	J ₁₀ Br	58,3±8,4	Cl ₅₀ J	121,7±6,3	Br ₃₀ J	95,9±6,0
Se ₁₀₀ S	9,3±2,9	Cl ₁₀₀ Br	25,1±4,6	J ₅₀ Br	44,6±5,8	Cl ₁₀₀ J	127,4±9,5	Br ₁₀₀ J	96,3±6,7
—	—	Cl ₂₅₀ Br	21,3±2,3	J ₁₀₀ Br	33,3±3,3	Cl ₂₅₀ J	157,9±12,2	Br ₂₅₀ J	113,7

является следствием порочности методологического подхода, стремления исследователей дать универсальную схему поглощения элементов, игнорирования их качественных особенностей, переоценки значения величины и знака заряда ионов.

Антагонизм ионов может быть хорошо выражен при первичном связывании их слизистой оболочкой корня, клеточными стенками так же, как в любых мертвых коллоидных системах. При метаболическом поглощении плазмой путем пино- и фагоцитоза антагонизм ионов может и не проявиться. Нет и не может быть антагонизма ионов как универсального явления, основанного на их электрических свойствах. При метаболическом поглощении веществ антагонизм ионов возможен только при наличии у них общих химических свойств, способности образования ковалентных связей с одним и тем же соединением.

Все изложенное делает очевидным, что взаимодействие ионов при их поглощении корневой системой является чрезвычайно сложным процессом и не может быть охвачено одной схемой.

В настоящее время уже нет сомнения в том, что в естественных условиях при поглощении веществ корнем решающее значение имеет взаимодействие этих веществ с живой протоплазмой. Следует признать, что так называемый антагонизм ионов как явление, обусловленное величиной и знаком заряда их, не имеет существенного значения в поглощении питательных веществ. Представление об антагонизме ионов не может быть использовано для обоснования соотношения компонентов в удобрительных смесях. Ионы-метаболиты NO_3 , PO_4 и SO_4 не могут конкурировать друг с другом при их поглощении точно так же, как и с другими ионами, далекими от них по химическим свойствам. Лишь такие ионы, как SO_4 и SeO_4 , Fe и Mn, и некоторые микроэлементы, способные заменять друг друга при образовании химических соединений различной прочности, являются конкурентами. В данном случае при избытке во внешней среде одного из элементов поступление другого может быть сильно заторможено, при этом резко нарушается характер обмена веществ.

Влияние аэрации на поглощение питательных веществ корнем

Аэрация почвы и питательных растворов резко меняет интенсивность поглощения питательных веществ растением. Это связано с тем, что в окружающей корни среде содержание кислорода и углекислоты варьирует. В анаэробных условиях ухудшается снабжение поглощающих клеток кислородом и повышается содержание углекислоты. Поэтому целесообразно рассмотреть эти вопросы раздельно, хотя в естественных условиях они взаимосвязаны.

Влияние содержания кислорода в среде на поглощение питательных веществ корнем

Взаимосвязь поглотительной деятельности корневой системы с аэробным дыханием до некоторой степени предопределяет характер зависимости поглощения веществ от снабжения кислородом. Одним из основных требований при выращивании растений в водной культуре является продувание питательного раствора воздухом. Ряд приемов ухода за растениями, обеспечивающих их хороший рост, обосновывается необходимостью снабжения корневой системы кислородом. Роль структуры почвы в минеральном питании также в определенной степени объясняется улучшением газообмена корней. Однако все эти данные не являются прямым доказательством влияния содержания кислорода во внешней среде на механизм поглощения питательных веществ корнем.

Лоутон (Lawton, 1945) довольно обстоятельно изучил влияние аэрации на поглощение кукурузой ряда питательных веществ. Согласно его данным, недостаток аэрации в разной степени снижает поглощение минеральных элементов. Он даже приводит определенный ряд основных минеральных элементов по степени снижения их поглощения при недостатке аэрации. Однако в опытах Лоутона, так же как и в многочисленных работах других исследователей, не дается количественной характеристики газообмена. Выводы, которые делают авторы о значении кислорода в поглотительной деятельности корня, хотя вполне и вероятны, но являются следствием логических построений без достаточных количественных критериев. Поэтому наиболее ценны исследования по влиянию содержания кислорода на поглощение питательных веществ в водных культурах, при строгом учете газового состава среды и газообмена поглощающих тканей или корневой системы. Таких опытов проведено довольно много и некоторые из них были уже освещены при изложении вопроса о взаимосвязи дыхания и поглощения минеральных веществ.

В 1944 г. на изолированных корнях различных растений было установлено, что максимальное поглощение минеральных солей происходит при содержании в среде 2—3% кислорода (Vlams, Davis, 1944). Дальнейшее повышение содержания кислорода совершенно не отражается на поглотительной деятельности корня; понижение содержания кислорода заметно тормозит поступление питательных веществ в корень. Хопкинс (Hopkins, 1956), работая с корнями ячменя, показал, что поглощение фосфора не зависит от парциального давления кислорода в пределах 3—100%. Согласно его данным, максимум поглощения фосфора достигается при концентрации кислорода около 3%. Очень быстрое возрастание интенсивности поглощения имеет место при изменении содержания кислорода

от 0 до 3%. Уже при 0,3% оно достигает половины максимальной величины.

Подобная зависимость поглощения веществ от содержания кислорода свидетельствует о том, что в этом процессе решающее значение имеют ферментные системы, обладающие высоким сродством к O_2 . Поэтому не случайно Люндегорд и ряд других авторов отводят большую роль в поглощении веществ цитохромоксидазе, обладающей высоким сродством к кислороду. Однако представление Люндегорда о том, что на каждую использованную молекулу кислорода должно быть поглощено не больше четырех анионов, не подтвердилось (Сатклифф, 1964). Следовательно, зависимость поглощения минеральных веществ от парциального давления кислорода можно считать выясненной лишь в общем виде. Причем механизм этой связи недостаточно изучен.

Установленная оптимальная концентрация кислорода 3% не является одинаковой для всех растений. Известна широкая амплитуда колебания газового состава внешней среды, в которой растения развиваются нормально. Несомненно лишь одно, что недостаток аэрации корневой системы резко нарушает нормальный процесс ее поглотительной деятельности.

Окислительные процессы в корне являются поставщиками материальных и энергетических ресурсов для процесса поступления минеральных элементов. Однако при этом не следует упускать из виду, что снабжение кислородом корня может осуществляться не только через их поглощающую поверхность, но и через надземные органы, как с потоком ассимилятов, так и по воздушным полостям. У ряда растений, таких, как рис и некоторые погруженные и полупогруженные растения, снабжение кислородом корня осуществляется главным образом через надземные органы. Данные по содержанию O_2 в почвенном воздухе под разными культурами (Вершинин, 1958) указывают, что концентрация его значительно выше 3%, а следовательно, в естественных условиях корневая система растений не испытывает недостатка в кислороде.

Влияние CO_2 во внешней среде на поглотительную деятельность корневой системы

Проводимые исследования о влиянии аэрации корневой системы на поглощение питательных веществ не сопровождались анализом газообмена и снабжения кислородом, по аналогии с другими физиологическими процессами делалось допущение, что высокая концентрация углекислоты во внешней среде может сильно тормозить поглощение минеральных элементов корнем. Во многих работах приводятся данные об отрицательном влиянии углекислоты на рост корня и надземных органов растений. Однако в этих исследованиях не проводились определения количества поглощенных минеральных

элементов и они не могут служить доказательством прямого действия углекислоты на поглотительную способность корневой системы.

Экспериментальные доказательства депрессивного действия углекислоты на поглощение минеральных элементов корнями кукурузы, риса и пшеницы получили Чанг и Лумис (Chang a. Loomis, 1945) и дисками картофеля — Стюард и Престон (Steward, Preston, 1941). Хотя механизм действия углекислоты на поглощение минеральных веществ был неясен, депрессивное действие ее считалось хорошо обоснованным и бесспорным.

Однако работами А. М. Кузина (1952), А. Л. Курсанова (1952) и его сотрудников о связывании углекислоты корневой системой, о значении этого процесса в образовании растением органического вещества было поколеблено прежнее представление о депрессивном действии CO_2 на деятельность корня. Исходя из данных о фиксации углекислоты корнями растений, была предпринята серия вегетационных и полевых опытов по изучению действия углекислых солей на урожай (Самохвалов, 1956; Анисимов и Петрова, 1955). Несмотря на то что ни в одном из опытов невозможно было установить, что изменение в урожае связано с фиксацией углекислоты корневыми системами, авторы считали результаты своих опытов веским аргументом в пользу большого значения темновой фиксации углекислоты корнем. Однако вскоре было установлено, что совершенно бесспорный факт фиксации CO_2 корневой системой имеет очень небольшое значение в образовании растением органического вещества (Чесноков и Степанова, 1955; Вознесенский, 1958; Stolwijk, 1957).

В последние годы изучением действия углекислоты на рост и поглотительную деятельность корня занимался Н. З. Станков с сотрудниками (Станков и Ладонина, 1960; Станков и Тимофеева, 1961). Получен большой материал, свидетельствующий о депрессивном действии углекислоты на поглощение корневой системой кукурузы нитратов, фосфатов и иона аммония. Анализируя состав почвенного воздуха в зоне корневых систем в полевых условиях, выращивая растения в лизиметрах с заданным отношением углекислоты и кислорода, Станков приходит к обоснованному заключению о депрессивном действии углекислоты на жизнедеятельность корневой системы. Внося в почву органическое вещество с меченым углеродом, он показал, что корневой системой связывается незначительное количество углекислоты и оно не может иметь существенного значения в круговороте углерода в растении и не может служить аргументом в пользу необходимости удобрения углекислотой.

Таким образом, можно считать твердо доказанным, что аэрация (бесперебойный подток кислорода и удаление углекис-

лоты в среде, окружающей корень) является необходимым условием поглотительной деятельности корня. При этом вряд ли можно на основании суммарного определения кислорода в почвенном воздухе делать заключение, что в природных условиях растения, как правило, не испытывают недостатка в кислороде. Вне всякого сомнения, что в физиологически активной зоне корневой системы возникают местные очаги иного газового состава, чем суммарные показатели почвенного воздуха. Поэтому, разделяя точку зрения Н. З. Станкова о большом значении аэрации корневой системы, обеспечивающей удаление выделенной корнями углекислоты, мы считаем, что не менее важно и поддержание высокого процентного содержания кислорода.

Характер зависимости деятельности корневой системы от аэрации довольно ясен и обоснован большим количеством экспериментальных данных, однако механизм действия как кислорода, так и углекислоты на функцию корня изучен очень слабо. Как уже отмечалось, поглотительная функция корня неразрывно связана с его ростом, дыханием, синтезом веществ. Поэтому для понимания механизма действия аэрации на функцию корня необходимы всесторонние глубокие исследования ростового процесса и обмена веществ в различных условиях аэрации как в целом корне, так и в его различных частях на клеточном и субклеточном уровне.

В настоящее время в этом направлении проводятся широкие исследования, получены новые сведения, позволяющие глубже проникнуть в сущность механизма зависимости функции корня от условий аэрации (Ramshorn, 1957, 1959; Дубинина, 1961; Гринева, 1961, 1963; Чиркова, 1964; Хотянович, 1958; Brown a. Broadbent, 1950; Betz, 1955; Eliasson, 1955, 1959; Goddard a. Bonner, 1960; Потапов и Саломатова, 1964; Miller a. Evans, 1956). Однако полученные данные еще не позволяют полностью расшифровать этот сложный процесс.

Влияние температуры на поглощение веществ корневой системой

Несмотря на многочисленные исследования вопроса о зависимости процесса поглощения веществ корневой системы от температуры, он до настоящего времени не может считаться разрешенным. В живом организме все процессы находятся в определенной зависимости от температуры, и чрезвычайно трудно вычленить непосредственное действие температуры на процесс поглощения веществ корневой системой.

Не рассматривая подробно экспериментальные данные по этому вопросу, следует отметить единое мнение исследователей о том, что при повышении температуры внешней среды, в довольно узком интервале, значительно возрастает поглощение питательных веществ корневой системой.

Так, например, Хоглендом и Броэром (Hoagland, Broeyer, 1936) показано, что корни молодых растений ячменя за 10 ч накапливают калия, нитратов и хлора при 30°С в 5—10 раз больше, чем при 6°С. Определяя так называемый фактор концентрирования (отношение концентрации веществ в клеточном соке к концентрации их во внешней среде), было обнаружено, что при повышении температуры он возрастает для калия в 15, нитратов в 7 и галоидов в 10 раз. Аналогичные результаты получены и другими исследователями (Kramer, Wiebe, 1952; Overstreet, Jacobson, 1946). Причем, как правило, температурный коэффициент бывает выше двух.

Можно считать твердо установленным, что температурный коэффициент для анионов выше, чем для катионов. Вообще все данные по величине Q_{10} свидетельствуют о наличии химического взаимодействия поглощенных веществ с протоплазмой живых клеток. Минеральные элементы поглощаются и при очень низких положительных температурах и даже при 0°С (Overstreet, Jacobson, 1946).

В связи с трудностями разграничения первоначального этапа проникания солей от их последующего передвижения по корневой системе многие авторы склонны считать, что влияние температуры, главным образом связано с изменением обмена веществ, способности плазмы связывать поглощенные элементы.

Учитывая указанные затруднения, особый интерес представляют те работы, в которых влияние температуры на поглощение веществ исследуется за короткие промежутки времени.

Так, например, И. И. Колосов изучал поглощение свинца, метиленовой сини, ионов аммония, нитратов и фосфорной кислоты за промежутки времени в 1—2—5—10 мин и установил явные различия влияния температуры на поглощение этих веществ. Выяснилось, что даже за самое короткое время опыта — 1—2 мин — для поглощения таких ионов, как свинец, аммоний, нитраты и фосфаты, величина температурного коэффициента оказывается выше 2. Это именно то время, в течение которого, как полагает Колосов, происходит адсорбционное насыщение. В то же время полученная величина Q_{10} свидетельствует о химическом взаимодействии адсорбированных веществ с компонентами протоплазмы.

Попытка использования фактора температуры для воздействия на отдельные звенья процесса поглощения не принесла ожидаемых результатов. Хотя ряд авторов (Сатклифф, 1964) считает, что при низких температурах тормозится метаболизм клеток и в поглощении веществ решающее значение имеют адсорбция и диффузия, при более высоких температурах (приблизительно до 40°С) превалирует метаболическое поглощение. Однако нам представляется, что имеющиеся экспериментальные данные не дают основания для подобного за-

ключения. Несомненно, оба механизма поглощения — метаболический и неметаболический — зависят от температуры окружающей среды.

Следует отметить очень высокий температурный коэффициент поглощения минеральных элементов и его специфику для отдельных ионов. Так, например, И. И. Колосов (1962) обнаружил, что температурный коэффициент поглощения натрия и брома ниже 2 (в среднем 1,42—1,65), в то время как для иона фосфора он обычно близок к 5 и в отдельных случаях достигает предельной величины 9. Эти данные свидетельствуют о сложном механизме зависимости поглощения веществ от температуры.

Полученные Колосовым величины температурного коэффициента для иона фосфора в 2—3 раза выше, чем в химических реакциях. Следовательно, изменение температуры влияет не только на процесс химического связывания фосфора, но и на скорость образования первичных акцепторов, движение протоплазмы, темп новообразования поверхностных мембран. Для Вг и Na, которые поглощаются главным образом неметаболическим путем, как и следовало ожидать, величина температурного коэффициента оказывается в несколько раз ниже, чем для метаболита аниона PO_4 .

В последние годы в связи с разработкой системы удобрений на холодных почвах северных районов вопросу о влиянии температуры на поглотительную деятельность корня уделяется особое внимание.

В серии работ А. И. Коровина (1961) с сотрудниками широко освещается влияние температуры на дыхание, активность окислительных ферментов корней различных растений.

На кафедре физиологии растений Московского университета в течение ряда лет проводятся исследования влияния пониженной температуры в зоне корней на обмен веществ в корнях и надземных органах (Андреевко и др., 1957, 1959 и 1965). В ряде других работ приводятся данные о влиянии температуры на функцию корневой системы (Винокур, 1963; Дадыкин, 1952). Имеются непосредственные определения влияния температуры на поглощение корневой системой нитратов и фосфатов, при этом обнаружено заметное различие действия температуры на поглощение анионов (Штраусберг, 1965).

* * *

Подведем краткие итоги всему изложенному выше.

При поглощении элементов внешней среды корневой системой необходимо различать их взаимодействие с поверхностными неживыми образованиями, окружающей корень слизью, клеточными стенками и раствором, заключенным в

его порах, и с живой протоплазмой поглощающих клеток корня. В связывании элементов внешней среды поверхностными образованиями решающее значение имеют физико-химические закономерности взаимодействия коллоидов и растворов с минеральными и органическими соединениями.

В жидкую фазу слизи и раствор, содержащийся в порах клеточной стенки, — элементы внешней среды могут проникать путем диффузии. При взаимодействии компонентов внешней среды со структурными элементами слизистого чехла и клеточной оболочки решающее значение имеет адсорбция. Адсорбированные вещества в основном удерживаются электростатическим притяжением и силами Ван-дер-Ваальса, поэтому легко могут быть вытеснены одноименно заряженными ионами. Возможно и образование ковалентных связей ионов с поверхностными образованиями. Однако при этом химически связанный слизью или клеточной стенкой элемент уже не может проникнуть внутрь клетки или органа. Последующее взаимодействие с живой протоплазмой возможно лишь для элементов, лабильно связанных поверхностными неживыми образованиями.

Связывание веществ клеточной стенкой не является обязательным условием их взаимодействия с живой протоплазмой.

Расчитанная величина «свободного пространства», или «кажущегося свободного пространства», характеризует лишь количество вещества, связанного слизистым чехлом, клеточными стенками и раствором, находящимся в их порах. Процесс связывания минеральных элементов поверхностными образованиями корня не характеризует поглотительную деятельность корня, не зависит от интенсивности обмена веществ, происходящего в нем. Адсорбирующая поверхность корневой системы не коррелирует с ее поглотительной деятельностью. Адсорбционное насыщение корневой системы характеризует лишь способность поверхностных неживых образований связывать компоненты внешней среды. Количество и качество адсорбированных на поверхностных образованиях ионов определяют их электрические свойства. Связывание элементов внешней среды поверхностными неживыми образованиями осуществляется независимо от процесса поступления их в живую клетку, орган и подчиняется физико-химическим закономерностям, установленным при взаимодействии коллоидов и растворов с минеральными элементами. Механизм поступления веществ в живую клетку, орган принципиально отличен от механизма их связывания поверхностными неживыми образованиями.

Поступление элементов внешней среды внутрь клетки, ткани, органа определяется жизнедеятельностью протоплазмы. Ее поверхность является не барьером, не препятствием для

проникающих веществ, а самой активной реагентоспособной частью клетки. Минеральные элементы не проникают через поверхность протоплазмы, а вступают с ней во взаимодействие. Форма, физическое состояние и химический состав поверхности протоплазмы непрерывно меняются. Степень деформации поверхности протоплазмы, скорость ее обновления, химический состав определяются уровнем дыхания.

На поверхности протоплазмы нет и не может быть стабильной мембраны со строго определенным ориентированным расположением молекул, резко отличной по своим свойствам от толщи протоплазмы. Мембраны, возникающие на поверхности протоплазмы в результате взаимодействия ее с компонентами внешней среды, являются временными образованиями, быстро превращающимися в структурные элементы толщи протоплазмы.

Как указывает Робертсон (Robertson, 1962), все мембранные структурные элементы протоплазмы возникают на ее поверхности и поэтому в протоплазме так ярко выражен мембранный принцип ее организации. Лабильная, быстро меняющаяся мембрана на поверхности протоплазмы, оказавшаяся в толще протоплазмы, приобретает определенную степень стабильности (компоненты эндоплазматической сети, лизосомы, аппарат Гольджи, пиноцитозные капли). Следовательно, наличие мембранных структур в толще протоплазмы является веским доказательством непостоянства, непрерывной изменчивости ее поверхностных образований.

Данные электронномикроскопических исследований поверхности протоплазмы дают основание для утверждения о непрерывной деформации ее формы. Поверхность протоплазмы совершает колебательные фонтанирующие движения, образуя различные выпячивания, напоминающие псевдоподии, вмятины или впадины, иногда достигающие поверхности ядра. Следовательно, поверхность протоплазмы значительно превышает величину, рассчитанную по параметрам клетки. При этом величина ее определяется уровнем жизнедеятельности клетки.

Таким образом, для понимания механизма проникания веществ в живую клетку следует иметь объяснение не того, как они проникают через поверхностную мембрану определенной структуры и состава (схема Даниэлли), а каким образом компоненты внешней среды взаимодействуют с поверхностью протоплазмы, непрерывно деформирующейся, изменяющей свой химический состав и свойства.

Можно считать твердо установленным, что значительная часть минеральных элементов вступает в химическое взаимодействие с самым поверхностным слоем протоплазмы. При этом образуются разнообразные соединения и принимают участие различные силы. Эти образования являются началь-

ным этапом цикла превращения веществ в клетке, корне. В данном случае невозможно провести грань между первичным связыванием и метаболизмом клетки. Первичное связывание — это первый, начальный этап синтеза сложного органического соединения в клетке.

Широко распространенная теория переносчиков также допускает подобное взаимодействие элементов внешней среды с компонентами плазмы. Однако большинство сторонников этой теории считают, что образовавшиеся на поверхности плазмы соединения являются временными образованиями, возникшими для облегчения переноса их через мембрану. После разрушения проникшего через мембрану комплексного соединения элементы внешней среды вступают во взаимодействие с протоплазмой. Акцептор компонентов внешней среды является на поверхности протоплазмы лишь транспортным средством.

Нам представляется это положение необоснованным, ошибочным, противоречащим экспериментальным данным. Минеральные элементы, вступая во взаимодействие с компонентами поверхности протоплазмы, образуют соединения различной степени сложности, зачастую организующиеся в мембрану, которая через очень короткий промежуток времени, благодаря непрерывному движению протоплазмы становится структурным элементом толщи протоплазмы. Следовательно, вещество не проникает через пограничный слой плазмы как таковое или в комплексе с переносчиком, а, соединяясь с участком поверхности плазмы, вместе с ней становится структурным элементом протоплазмы. На месте данного участка возникает новый, готовый к взаимодействию с элементами внешней среды. Несомненно, что характер взаимодействия различных элементов с компонентами протоплазмы зависит как от свойств элемента внешней среды, так и особенностей поверхности протоплазмы.

Нет и не может быть единого, универсального механизма взаимодействия элементов внешней среды с протоплазмой. Одни из них становятся участниками, компонентами дыхательной системы, другие принимают участие в новообразовании ферментных систем или служат дополнительными акцепторами электронов, или непосредственно включаются в структуру функциональных систем клетки. Подобное взаимодействие элементов внешней среды с поверхностью протоплазмы мы назвали метаболическим путем поглощения, подчеркивая этим, что элемент внешней среды уже на поверхности протоплазмы включается в обмен веществ клетки, корня, претерпевает существенное изменение, превращается в иную форму.

Наряду с этим хорошо известен факт, что в живую клетку, орган проникает значительное количество веществ в неизме-

ненной форме. Следовательно, наряду с механизмом поступления веществ метаболическим путем существует иной механизм, при котором компоненты внешней среды, не вступая во взаимодействия с поверхностью протоплазмы или образуя с ней непрочные соединения, проникают внутрь клетки в неизменном виде. До настоящего времени подобное проникание веществ внутрь клетки объясняли диффузией их через полупроницаемую поверхностную мембрану. Однако накопленный экспериментальный материал дает основание утверждать, что поступление веществ в живую клетку, орган не подчиняется законам диффузии. Современные данные о структуре клетки и особенно ее поверхности исключают возможность диффузионного проникания веществ внутрь живой протоплазмы. Таким образом, наиболее вероятное и правдоподобное объяснение проникания неизменных веществ в клетку, ткань и орган дают исследователи, развивающие представление о пиноцитозе как одном из возможных механизмов поглощения питательных веществ живым организмом.

Представление о пиноцитозе на субмикроскопическом и молекулярном уровне, развиваемое Холтером и рядом других исследователей, привлекает к себе все больше внимания. Пока получены бесспорные доказательства большой значимости пиноцитоза в поступлении веществ в ряде животных объектов. Однако есть все основания считать, что пиноцитоз играет не меньшую роль в поглощении питательных веществ растениями.

Явление пиноцитоза дает возможность объяснить механизм неметаболического пути поглощения веществ, не привлекая представление о диффузии, не играющей существенной роли в поглощении веществ живой плазмой. Вместе с тем, становится очевидным, что неметаболическое поглощение веществ — это не пассивный, а активный физиологический процесс, обусловленный интенсивностью движения протоплазмы, степенью деформации ее поверхности, т. е. опять же неразрывно связан с обменом веществ в клетке.

Таким образом, при взаимодействии живой клетки с компонентами внешней среды имеет место цепь сложных взаимозависимых процессов. Отдельные звенья этого процесса имеют принципиальные различия, в их осуществлении участвуют различные силы.

На первом этапе, при взаимодействии элементов внешней среды с поверхностными образованиями клетки неплазменной природы, клетка выступает как коллоидная система. Процесс связывания веществ на данном этапе подчиняется всем закономерностям, установленным для коллоидных мертвых систем. В нем совершенно не выявляется специфика живой материи, отсутствует избирательность, в полной мере выражен физико-химический антагонизм ионов. Связанные поверхно-

стными образованиями элементы соответствующим воздействием могут быть легко вытеснены во внешний раствор. При этом химическое связывание компонентов внешней среды исключает возможность их поступления внутрь клетки. Следовательно, только непрочно, лабильно связанные элементы внешней среды могут затем проникнуть внутрь клетки.

Связывание минеральных элементов поверхностными образованиями не является обязательным условием их поступления внутрь клетки, органа. Компоненты внешней среды могут непосредственно вступать во взаимодействие с живой плазмой, проникающей в мелкие поры клеточной оболочки и целиком заполняющей крупные поры, образуя так называемые плазмодесмы. Взаимодействие минеральных элементов с протоплазмой происходит, следовательно, на поверхности и в толще клеточной оболочки, а не после того, как они преодолеют этот барьер.

Лишь с начала взаимодействия компонентов внешней среды с поверхностью протоплазмы начинается процесс их поступления в живую клетку. Принципиальное отличие его от связывания поверхностными неживыми образованиями прежде всего состоит в том, что чем прочнее, чем стабильнее связь вещества с компонентами поверхности протоплазмы, тем больше вероятности проникания его внутрь клетки. Поэтому образование минеральными веществами тесных, интимных связей, в частности ковалентных, со структурными элементами протоплазмы является одним из главных, решающих факторов при их поступлении в живую клетку, который мы называем метаболическим путем. При этом особенно ярко выявляется специфика живой материи: избирательность, отсутствие физико-химического антагонизма ионов, зависимость поглощения от метаболизма клетки в целом, и в частности от дыхания.

Наряду с этим основным процессом поглощения питательных веществ клеткой непрерывно деформирующаяся поверхность протоплазмы способна активно захватывать капли раствора с содержащимися в нем веществами, адсорбированные на поверхности ионы, молекулы или агрегаты из них. При этом не исключается возможность активного захвата более крупных частиц вирусов и даже бактерий. Захваченные таким способом элементы внешней среды могут включаться в обмен веществ несколько позднее, не на самой поверхности протоплазмы, а в ее толще или же проходят в сосуды, подаются корнем в надземные органы, где и вступают в конструктивный обмен веществ.

В экспериментах по исследованию поглотительной деятельности корня и в питании растений в природных, естественных условиях соотношение, значимость различных путей связывания компонентов внешней среды корневой системой растений

различны. Так, в условиях кратковременного эксперимента, особенно когда критерием поступления служат изменения концентрации веществ во внешнем растворе, может доминировать процесс физико-химического связывания поверхностными образованиями корня. При этом и возникает представление о механизме поглощения веществ как диффузионно-осмотическом, адсорбционном процессе, имеющем много общих черт с прониканием веществ через пористые мембраны в коллоидный раствор. Однако при поступлении веществ внутрь органа, в снабжении питательными веществами надземных органов решающее значение имеет взаимодействие компонентов внешней среды с живой протоплазмой (метаболический и неметаболический пути).

Оба эти пути не расчленены ни во времени, ни в пространстве, они неотделимы друг от друга и определяются уровнем жизнедеятельности протоплазмы.

Связывание компонентов внешней среды может осуществляться всей поверхностью корневой системы независимо от ее возрастного состояния. Однако поступление веществ внутрь корня возможно только в растущей части, в трех зонах (меристемы, растяжения и корневых волосков). Зона корня, закончившая рост, способна только к поверхностному связыванию элементов внешней среды, при этом довольно часто доминируют ковалентные связи, при которых вещества уже выключаются из дальнейшего участия в проникании веществ внутрь корня. Связывание веществ нерастущей частью корня не имеет никакого значения в питании растений. Две первые зоны роста — меристема и зона растяжения — активно поглощают элементы внешней среды и используют их на месте, не участвуя в снабжении надземных органов питательными веществами. Они являются начальным и промежуточным звеном в формировании корня как органа снабжения надземных частей питательными веществами. Лишь в зоне корневых волосков ткани корня осуществляют его основную функцию обеспечения надземных органов питательными веществами и водой. Морфологическая структура, сопряженность и уровень физиологических процессов в клетках тканей этой зоны достигают предельного совершенства, обеспечивающего выполнение функции корня как органа поглощения и снабжения растения минеральными элементами и водой.

ЛИТЕРАТУРА

- Алешин Е. П. Изв. АН СССР, сер. биол., 1961, 2. Андреевко С. С. и Титова З. В. ДАН СССР, 1957, 116, 1. Андреевко С. С. и Ширшова Е. Д. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1965, 4. Анисимов А. А. и Петрова Р. К. Физиол. раст., 1955, 2, 6. Афанасьева М. В. Передвижение питательных веществ в растениях. Изд-во ЛГУ, 1955. Базырина Е. Н. Тр. Лен. о-ва естествоисп., 1950, 20,

3. Бардинская М. С. Растительные клеточные стенки и их образование. М., «Наука», 1964. Бутенко Р. Г. Культура изолированных тканей и клеток растений. М., Изд-во АН СССР, 1963. Быков И. Е. Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермск. ун-те, 1929, 6. Вершинин П. В. Почвенная структура и условия ее образования. М., Изд-во АН СССР, 1958. Винокур Р. Л. Физиол. раст., 1963, 3, 10. Владимиров А. В. Химизац. соц. землед., 1935, 3. Власюк П. А. Сб. «Применение методов спектроскопии в пром-сти, прод. товаров и сельск. хоз-ве». Изд-во ЛГУ, 1957. Вознесенский В. Л. Физиол. раст., 1958, 5, 4. Воллейдт Л. П. Тр. объединен. научной сессии, 1. Кишинев, 1952. Гавриленко В. Ф. Работа корня. М., «Знание», 1963. Гринева Г. М. Физиол. раст., 1961, 8, 6; Сб. «Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью». М., Изд-во АН СССР, 1963. Гейльбрун Д. Динамика живой протоплазмы. М., ИЛ, 1957. Дадыкин В. П. Особенности поведения растений на холодных почвах. М., Изд-во АН СССР, 1952. Демолон А. Сб. «Рост и развитие культурных растений». М., Сельхозгиз, 1961. Дубинина И. М. Физиол. раст., 1961, 8, 4. Зуев Л. А., Голубева П. Ф. Тр. Всесоюзн. научн. технич. конф. по применению радиоактивн. и стабилн. изотопов в народном хоз-ве и науке. М., Изд-во АН СССР, 1958; Физиол. раст., 1962, 9, 1. Казакевич Л. И. Сб. «Краткий отчет о работе отдела прикладной ботаники за 1924 г.». Саратов, 1925. Качинский Н. А. Тр. Моск. обл. опыtn. станц., вып. 7. М., 1925. Колосов И. И. Тр. ВИУА, 1935, 8; Изв. АН СССР, сер. биол., 1945, 5; Поглотельная деятельность корневых систем растений. М., Изд-во АН СССР, 1962. Колосов И. И. и Ухина С. Ф. ДАН СССР, 1953, 91, 2. Коровин А. И. Температура почвы и растений на севере. Петрозаводск, 1961. Косович П. Журн. опыtn. агрономии, 1903, 4; 1904, 5. Костычев С. П. Физиология растений, ч. II. М., 1933. Красовская И. В. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1928, 18, 15; Уч. зап. Саратовск. ун-та, вып. бот., 1952, 35. Кузин А. М., Меренова В. И., Мамуль Я. В. ДАН СССР, 1952, 85, 3. Кулаев И. С., Полонский Ю. С., Хлебалина О. И., Чигирев В. С. Биохимия, 1964, 29, 4. Курсанов А. Л. Вестн. АН СССР, 1958, 12; Бот. ж., 1952, 37, 5; Взаимосвязь физиологических процессов в растении. «Гимирязевские чтения», 20. М., Изд-во АН СССР, 1960. Курсанов А. Л. и Запрометов М. Н. ДАН СССР, 1949, 68, 6 и 69, 1. Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н. и Вартапетян Б. Б. ДАН СССР, 1952, 85, 4. Курсанов А. Л., Крюкова Н., Седенко Д. Биохимия, 1948, 13, 5. Курсанов А. Л. и Туркина М. В. ДАН СССР, 1952, 85, 3. Кэртис Ф. Передвижение растворенных веществ в растениях. М., Сельхозгиз, 1937. Леб Ж. Динамика живого вещества. Одесса, 1910. Модестов А. П. Корневая система травянистых растений. М., 1915. Мосолов И. В., Воллейдт Л. П. Изв. АН СССР, сер. биол., 1958, 2. Насонов Д. Н. Тр. Конф. Моск. о-ва физиол. М., 1939. Обручева Н. В. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1958, 1. Орловский Н. В. и Афанасьева А. Л. Отчет агрохим. лабор. Уральск. опыtn. станц. за 1926 г., вып. 2. 1929. Петербургский А. В. Обменное поглощение в почве и усвоение растениями питательных веществ. М., «Высшая школа», 1959; Докл. ТСХА, 1963, 84. Петрова-Трефилова Л. А. Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермск. ун-те, 1928, 7. Плешков Б. М. Докл. ТСХА, 1956, 25. Потапов Н. Г. Вестн. ВАСХНИЛ, 1940, 2; ДАН СССР, 1955, 105, 3; Изв. АН СССР, сер. биол., 1962, 1, 2. Потапов Н. Г., Обручева Н. В., Мароти М. Сб. «Рост растений». Львов, 1959. Потапов Н. Г., Соловьева О. И. и Иванченко И. И. Тр. Комиссии по ирригации АН СССР, вып. 8. М., Изд-во АН СССР, 1936. Потапов Н. Г., Саламатова Т. С., ДАН СССР, 1964, 157, 6. Потапов Н. Г., Саламатова Т. С. и Дробышева Н. И. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1964, 6. Потапов Н. Г., Станков Н. З. ДАН СССР, 1934, 2, 1. Потапов Н. Г., Суманова В. Е. Сб. «Тезисы II конф. физиол. и биохим. раст. Сибири и Дальнего Востока». Иркутск. 1964. Прянишников Д. Н. Частное землед.

делие. М., 1898; Избр. соч., т. III. М., Изд-во АН СССР, 1952. Ратнер Е. И. Минеральное питание растений и поглощительная способность почв. М., Изд-во АН СССР, 1950; Питание растений и жизнедеятельность их корневых систем. «Тимирязевские чтения», 16. М., Изд-во АН СССР, 1958. Робертсон Д. Т. Сб.: «Структура и функция живой клетки». М., «Мир», 1964. Ротмистров В. Г. Журн. опытно-агрономии, 1907, 8, 5; 1908, 9, 6; Сов. агрономия, 1939, 8. Рубин Б. А., Германова В. Ф. Усп. совр. биол., 1958, 45. Рубинштейн Д. Л. Тр. конф. Моск. о-ва физиол., М., 1939. Румянцев А. В. Тр. конф. Моск. о-ва физиол., М., 1939. Сабинин Д. А. Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермск. ун-те, 1925, 4; Бюлл. Гос. ин-та опытно-агрономии, 16. М., 1928; Минеральное питание растений. М., Изд-во АН СССР, 1940; О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. «Тимирязевские чтения», 9. М., Изд-во АН СССР, 1949; Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1955, Сазанов В. И. Журн. опытно-агрономии, 1913, 16, 2. Самохвалов Г. К. Новое об углеродном питании растений. Харьков, 1956. Сатклифф Дж. Ф. Поглощение минеральных солей растением. М., «Мир», 1964. Сингх Дж. Н. Физиол. раст., 1962, 9, 3. Слезкин П. Р. Сельск. хоз-во и лесоводство, 1895, 3. Соколовский Ю. Ю. Сб. «Дневник X съезда русск. естествоисп. и врачей». Киев, 1898. Солдатенков С. В. и Чиркова Т. В. Физиол. раст., 1963, 10, 5. Солдатенков С. В. и Чжао Сянь-дуан. Физиол. раст., 1961, 8, 4. Станков Н. З. Корневая система полевых культур. М., Изд-во АН СССР, 1964. Станков Н. З. и Ладонина Т. П. Тр. Всесоюз. ин-та удобр. и агропочв., вып. 36. М., Изд-во АН СССР, 1960. Тарановская М. Г. Методы изучения корневых систем. М., Сельхозгиз, 1951. Тольский А. П. Журн. опытно-агрономии, 1902, 2; Тр. по лесн. опытно. делу, Омск, 1904, 2; 1907, 3. Транковский Д. А. Сб. «Морфология кукурузы». Изд-во МГУ, 1962. Трошин А. С. Проблема клеточной проницаемости. М., Изд-во АН СССР, 1956. Уайт Ф. Р. Культура растительных тканей. М., ИЛ, 1949. Хитрово А. А. Тр. по лесн. опытно. делу в России, 1908, 7. Холтер Х. Тр. V Междунар. биохим. конгр. Симп. 2. М., Изд-во АН СССР, 1961; Сб. «Живая клетка». М., ИЛ, 1962. Хотянович А. В. Физиол. раст., 1958, 5, 5. Чесноков В. А. и Степанова А. М. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 1955, 39, 186. Чижов Б. А. Тр. Ин-та засухи, 1. Саратов, 1931. Чиркова Т. В. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1964, 9, 2. Шестранд Ф. Сб. «Функциональная морфология клетки», М., ИЛ, 1963. Штраусберг Д. В. Сб. «Меченые атомы в исследованиях питания растений и применения удобрений». М., Изд-во АН СССР, 1955; Питание растений при пониженных температурах. М., «Наука», 1965. Штруггер З. Практикум по физиологии растительных клеток и тканей. М., ИЛ, 1953. Шушак Д. Журн. опытно-агрономии, 1915, 16, 4. Шербаков А. П. Изв. АН СССР, сер. биол., 1957, 3; Сб. «Применение микроэлементов в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1959. Яковлев И. И. Отчет Красногвардейской с.-х. опытно. станции за 1923—1925 гг.», 1926.

Aberg V. Lantbrukahogak Ann. (Upsala), 1947, 15 (Цит. по Lundegardh H., Klima and Boden, 1957). Alberda T. Rec. Trav. Bot. Neerl., 1949, 41, 3. Arisz W. H. Acta Bot. Neerl., 1953, 1, 3; Protoplasma, 1960, 52, 3. Asprey G. F. Proc. Roy. Soc., 1933, 113. Bange G. G. J., Overstreet. Plant Physiol., 1960, 35, 5; Plant a. Soil, 1959, 11, 1. Battaglia F., Randle P. Nature, 1959, 184. Beeson K. C., Lyon C. B., Barrentine M. W. Plant Physiol., 1944, 19, 2. Bennet S. J. Biophys. a. Biochem. Cytol., 1956, 2, 2. Berducon J., Diehl R., Dupny M. Compt. Rend. Acad. Sci., Paris, 1961, 253, 10. Betz A. Planta, 1955, 46. Boszormenyi Z., Cseh E. Nature, 1958, 182; Physiol. Plantarum, 1961, 14, 2. Bowen H. I. M., Dymond J. A. J. Expt. Bot., 1956, 37, 20. Breon W. S., Cillam W. S. Plant Physiol., 1944, 19, 4. Briggs G. Proc. Roy. Soc., London, Ser. B, 1930, 107. Brooks S. C. J. Cellul. a. Compar. Physiol., 1940, 14, 3. Brown R., Broadbent D. J. Expt. Bot., 1950, 1, 3. Brown R., Cartwright P. M. J. Expt. Bot., 1953, 4, 11. Buchner A. Ztschr. Pfl.

Dungung Bod., 1951, 55, 1. Bulen W. A. J. Bact., 1961, 82, 11. Bürström H. Svenk bot. tidck., 1934, 28. Butler G. W. Physiol. Plantarum, 1953, 6, 3. Canning R. E., Kramer R. J. Amer. Bot., 1958, 45, 5. Chang H. a. Loomis W. Plant Physiol., 1945, 20, 2. Chapman H. D., Liebig G. H. Soil. Sci. Soc. Amer. Proc., 1937, 2; Hilgardia, 1940, 13, 4. Cline J. F., Hungate F. P., Plant Physiol., 1960, 35, 6. Colander R. Plant Physiol., 1941, 16, 4. Conway E. J. Int. Rev. Cytol., 1955, 2, 4; The Biochemistry of gastric secretion, 1953; Biochem. J., 1958, 69, 2. Conway E. J., Downey M. Biochem. J., 1950, 47; 1958, 69, 2. Corbett E. G., Gausman H. W. Agr. J., 1960, 52, 2. Cowie D. B., Bolton E. T., Sands M. K. J. Cell. Comp. Physiol., 1949, 34. Czaja A. Th. Planta, 1936, 26. Danielli J. F. The cell surface and cell physiology. Cytology and cell. physiology. London, 1943. Devaux H. Kolloid. Ztschr., 1932, 59. De-Vries H. Arch. Neerl., 1871, 6. Dijkahoorn W. Nedherl. J. Agr. Sci., 1957, 5, 2. Dombey C. W., Stelly M., Sol O. E. Soil. Sci. Soc. Amer. Proc., 1951, 15. Dormaar J. E., Ketcheson J. W. Canad. J. Soil. Sci., 1960, 40, 2. Ehrler W. a. Bernstein L. Bot. Gaz., 1958, 120, 2. Eliasson L. Physiol. Plant., 1955, 8, 2; 1958, 11, 3; 1959, 12. Epstein E. Nature, 1953, 171, 4341; Plant Physiol., 1955, 30; Encyclop. Plant Physiol., 1956, 11; Ann. Rev. Plant Physiol., 1956, 7; Nature, 1960, 185; Agrochem., 1962, 6, 4. Epstein E., Hagen C. E. Plant Physiol., 1952, 127, 3. Epstein E., Legett J. E. Amer. J. Bot., 1954, 41. Fischer M. H. a. Moore G. Amer. J. Physiol., 1907, 20. Fleming G. A. Irish. J. Agr. Rec., 1962, 1. Frey-Wyssling, A. Die Pflanzliche Zellwand. Berlin, 1959. Fried M., Noggle J. C. Plant Physiol., 1958, 33. Gausman H. W., Cunningham G. E., Struchtemeyer R. A. Agr. J., 1958, 50, 2. Genevois L. Protoplasma, 1930, 10, 3. Goldacre R. J., Lorch I. J. Nature, 1950, 166. Goddard D. Bonner W. D. Plant Physiol., 1960, Acad. Press New York — London. Grew H. Anatomy of plants. London, 1682. Grunes D. L., Haise H. R., Fine, L. O. Soil. Sci. Soc. Amer. Proc., 1958, 122, 1. Haas A. R. C., Reed H. S. Hilgardia, 1926, 2, 4. Hagen C. E., Hopkins H. T. Plant Physiol., 1955, 30. Handley R., Overstreet R. Plant Physiol., 1961, 36. Hanson J. B., Kahn J. S. Plant Physiol., 1957, 32, 5. Harward M. E., Jackson W. A., Piland J. R., Maspn D. D. Soil. Sci. Soc. Amer. Proc., 1955, 20, 2. Helder R. J. Acta Bot. Neerl., 1952, 1, 3. Hoagland D. R. Plant Physiol., 1931, 6, 3; Lectures on the inorganic nutrition of plants. Chronica Botanica, Waltham. Mass., 1944. Hoagland D. R., Broyer T. C. Plant Physiol., 1936, 11, 3; J. Physiol., 1942, 25. Hoagland D. R., Davis A. R. J. Gen. Physiol., 1923, 5, 2. Hoagland D. R., Davis A. R., Hibbard P. Z. Plant Physiol., 1928, 3, 4. Hokin L. E., Hokin M. R. Nature, 1959, 184. Homes M. V., Van Schoor G. H. «Pflanzenanalyse and fertilizer problem», I. R. H. O. Paris, 1956, 31, 1. Hope A. B. Austr. J. Biol. Sci., 1953, 6. Hopkins H. T. Plant Physiol., 1956, 31. Hurd Karrer A. M. Amer. J. Bot., 1938, 25, 6. Hylmö B. Physiol. Plant., 1955, 8. Jacobson Z., Moore E. P., Hannapen R. J. Plant Physiol., 1960, 35, 3. Jacobson L., Overstreet R. Amer. J. Bot., 1947, 34, 8. Jenny H. a. Cowan E. Science, 1933, 77. Kahn J. S., Hanson J. B. Plant Physiol., 1959, 34, 6. Ketchum B. H. Amer. J. Bot., 1939, 26, 6. Kny L. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1898, 16. Klemperer H. C. Biochem. J., 1957, 67, 3. Kramer R. J., Wiebe H. H. Plant Physiol., 1952, 27. Kretschmer A. E., Toth S. I., Bear F. B. Soil. Sci. Soc. Amer. Proc., 1953, 76, 3. Küster E. Die Pflanzenzelle 3-te Aufl. Jena, 1956. Lansing A. I., Rosenthal T. B. J. Cell. Comp. Physiol., 1952, 40, 2. Laties G. C. Proc. Nat. Acad. Sci. Washington, 1959, 45; Lawtonk. Soil. Sci. Soc. Amer. Proc., 1945, 10. Legett J. E., Epstein E. Plant Physiol., 1956, 31, 3. Lepeschkin W. Protoplasma. Berlin, 1937. Lewis W. H. Bull. Johns Hopkins Hospital, 1931. (цит. по Холтер X. «Тр. V Междунар. биохим. конгр. М., 1961). Lohnis M. P. Plant a. Soil., 1960, 12, 4. Lorenz O. A., Johnson C. M. Soil. Sci., 1953,

75, 2. Lundegårdh H. Die Nährstoffaufnahme der Pflanzen. Jena, 1932; Naturwiss., 1935, 23; Biochem. Ztschr., 1937, 290; Planta, 1940, 31; Arc. Bot., 1944, 31/A (2); 32/A (112); Nature, 1946, 157; Ann. Rev. Biochem., 1947, 16; Discuss Faraday Soc., 1948, 3; Lant. brukshögsk Annal., 1949, 16; Physiol. Plant., 1950, 3; Ann. Rev. Plant Physiol., 1955, 6; Pflanzenphysiologie. Jena, 1960. Lundegårdh H., Burström. Biochem. Ztschr., 1933, 261. Macdonald J. R., Laties G. G. Plant Physiol., 1963, 38, 1. MacMillan A. Physiol. Plant., 1956; 9, 3. Marschner H. Zeitschr. Pflanz. Dung. Bod., 1961, 95; 1. Mehlich A. Soil. Sci. Soc. Amer. Proc., 1953, 17, 3. Mengel K., Marschner H. Zeitschr. Pflanz. Dung. Bod., 1963, 100, 3. Menzel R. C., Heald W. R. Soil. Sci. Soc. Amer. Proc., 1955, 80, 4. Meurer R. Jahrb. Wiss. Bot., 1909, 46. Middleton L. I., Russel R. S. J. Experim. Bot., 1958, 9, 25. Miller G. W., Evans H. I. Nature, 1956, 178. Mitchell P. Nature, 1957, 180; Biochem. Soc. Symp., 1963, 22. Nathansohn A. Jahrb. Wiss. Bot., 1904, 39. Neuberg G., Roberts J. S. Arch. Biochem., 1949, 20. 2. Nicholas D. J. D. Ann. Rev. Plant. Physiol., 1959, 12. Ohlert E. Zinnaea, 1837, 11. Olsen C. Physiol. Plantarum, 1950, 3. Osterhout W. J. V. Bot. Gaz., 1906, 42; 1907, 44; Science, 1912, 35; J. Gen. Physiol., 1923, 5, 2. Osterhout W. J. V., Stanley W. M. J. Gen. Physiol., 1932, 15. Overstreet R. a. Jacobson L. Amer. J. Bot., 1946, 32, 3. Overton E. J. J. J. Bot., 1900, 34. Park W. Z., Fischer W. B. Soil. Sci. Soc. Amer. Proc., 1958, 22, 3. Petrie A. Austral. J. Experim. Biol. a. Med. Sci., 1933, 11. Popenko S. Bull. Agr. Bukarest, 1926, 4. Potapov N. G., Salamatoeva T. S. Acta biologica, 1963, 2. Prevot P. a. Steward F. C. Plant Physiol., 1936, 11, 3. Ramshorn K. Flora, 1957, 145, 1; 1959, 147, 3. Ravikovitch S., Margolin M. Imper. J. Experim. Agr., 1959, 27, 107. Roberts R. B., Roberts J. Z., Cowie D. B. J. Cell. Comp. Physiol., 1949, 34, 2. Robertson J. E. Bioch. Soc. Sympos., 1959, 16; Sciv. Amer., 1962, 206, 4. Robertson R. N. Ann. Rev. Plant Physiol., 1951, 2; Encyclop. Plant. Physiol., 1960, 11; Biolog. Rev., 1960, 35, 2. Robertson W. K., Smith P. M., Ohlert G. A. J. Soil. Sci. Soc. Amer. Proc., 1954, 77, 3. Robertson R. N., Wiekens M. J., Hope A. B. Nature, 1955, 175. Rothbuhr L. Scott F. Biochem. J., 1957, 65, 2. Ruhland W. Ztschr. Wiss. Bot., 1909, 1. Rumburg C. B., Mengel R. E., Meggitt W. F. Agr. J., 1960, 52, 8. Russell R. S. Symp. Soc. Experim. Biol., 1954, 8. Russell R. S., Squire H. M. J. Exp. Bot., 1958, 9, 3. Seatz Lloyd et al Soil. Sci. Soc. Amer. Proc., 1956, 22, 2. Sideris C. P., Young H. I. Plant Physiol., 1946, 21, 3. Shrift A. Amer. J. Bot., 1954, 41, 3. Sjöstrand F. S. Rev. Modern. Phys., 1959, 31. Sorensen C. Plant a. Soil., 1959, 10, 3. Spencer K. Austr. J. Agr. Res., 1959, 10, 4. Steward F. C. Protoplasma, 1932, 15, 4; 1933, 18; Simp. Soc. Expt. Biol., 1954, 8; Plant Physiol. Acad. Press., N. Y., 1959. Steward F., Berry R. a. Broyer T. Ann. Bot., 1936, 50, 1. Steward F. C., Millar F. K. Symp. Soc. Experim., 1954, 8. Steward F. C., Preston C. Plant Physiol., 1941, 16, 3. Steward F. C., Street H. E. Ann. Rev. Biochem., 1947, 16. Steward F., Wright R. a. Berry W. Protoplasma, 1932, 16. Stiles W., Kidd F. Proc. Roy. Soc. London, 1919, 90. Stolwijk J. a. Thimann K. Plant Physiol., 1957, 32, 6. Strugger S. Protoplasma, 1936, 26. Sullivan E. F. Agr. J., 1961, 53, 5. Swanback T. R. Plant Physiol., 1939, 14, 3. Tana-da T. Plant Physiol., 1955, 30, 3; 1956, 31, 3. Thomas N. Soil. Sci. 1932, 23, 1. Traube I. Pfl. Arch., 1904, 105. Vlamis J., Davis A. R. Plant Physiol., 1944, 19. Waisel Y. Plant. Physiol., 1961, 19, 3. Weaver J. E. Carnegie Inst. Washington, Pub. N 286, 1919; Welte E., Werner W. J. Sci. Food. Agr., 1963, 14, 3. Wiebe H. H., Kramer P. Y. Plant Physiol., 1954, 29. Wright N., Trautman R. J., Streetman L. J. Agr. J., 1960, 52, 11.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ МАКРОЭЛЕМЕНТОВ (P, S, K, Ca и Mg) И КИСЛОТНОСТИ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Современные представления о механизме поглощения минеральных элементов корневой системой свидетельствуют о том, что они вступают в обмен веществ на самых первых этапах взаимодействия с живой плазмой. Выяснение физиологической роли отдельных элементов имеет большое значение для решения ряда важных физиологических проблем, в том числе и понимания механизма поглощения веществ живой клеткой. Несмотря на длительность изучения макроэлементов, наличие подробных сведений о их соотношении внутри растения и в наружной среде, обеспечивающем хороший рост, физиологическая роль многих из них оставалась мало изученной. Лишь в последние годы стало очевидным, что не отдельные (N, P, S), а все минеральные элементы принимают непосредственное участие в превращении материи и энергии в растительном организме. Несомненна их роль в процессах фотосинтеза, дыхания, водообмена, роста и развития. Минеральные вещества являются или структурными элементами функциональных систем: фотосинтетического аппарата, дыхательной цепи, центров синтеза белка и других важных соединений, или являются составной частью ферментных систем, ответственных за осуществление этих процессов, или же их кофакторами. Таким образом, в последние годы все больше укрепляется убеждение в том, что фотосинтез, дыхание, рост, развитие и минеральное питание — единый, нерасчленимый, взаимосвязанный процесс становления живой протоплазмы и ее производных в растительном организме. Поэтому особенно большой интерес представляет современное состояние вопроса о физиологической роли макроэлементов.

Фосфор

Химический элемент V группы периодической системы элементов Менделеева; порядковый номер 15, атомный вес 30,97.

Природный фосфор представлен одним изотопом с массовым числом 31. Среди искусственно полученных радиоактивных изотопов фосфора особое значение имеет β -радиоактивный изотоп P^{32} , используемый в качестве меченого атома при различных исследованиях. Этот изотоп вреден для здоровья человека; попадая в организм, он концентрируется в костной ткани. Имеются и другие изотопы фосфора, отличающиеся по продолжительности периода полураспада и другим свойствам. Период полураспада P^{32} равен 14,5 дня.

Содержание фосфора в земной коре по весу равно $8 \cdot 10^{-2}\%$. В природе встречается в виде минералов (фторапатит, хлор-апатит, вивианит и др.).

Легко окисляется, в связи с чем в свободном состоянии не находится.

В почвах фосфор содержится в долях процента от ее веса (0,1—0,2% — в черноземе, 0,02—0,05% — в песчаных подзолистых почвах). Значительное количество фосфора в виде органических соединений содержится в черноземах и дерново-подзолистых почвах; меньше фосфора в каштановых почвах и особенно мало в сероземах. Минеральный фосфор почв находится в виде труднорастворимых фосфатов, которые становятся доступными для растений в результате деятельности корневых систем и микроорганизмов почвы. Однако деятельности микроорганизмов недостаточно, чтобы полностью обеспечить потребности растений в фосфоре, поэтому наблюдается положительная реакция большинства растений на внесение в почву фосфорных удобрений, содержащих легкодоступные соединения фосфора.

В природе наблюдается круговорот фосфора, детали которого требуют еще уточнения. Схема этого круговорота в масштабе всей планеты представлена на рис. 4.

Выяснению физиологической роли фосфора в растительных организмах уделяется огромное внимание. Начало этим исследованиям положено работой Л. А. Иванова (1905) и к настоящему времени накоплен большой экспериментальный материал. Однако картина превращений соединений фосфора в организмах еще полностью не ясна.

Фосфор используется растительными организмами в виде солей ортофосфорной и пирофосфорной кислот и органических соединений, содержащих фосфор на уровне окисленности, свойственной этим кислотам. Это отличает его от соединений азота, которые могут быть усвоены растениями в окисленной и восстановленной форме и в ходе метаболических превращений изменяют степень окисленности. Фосфор, участвующий в разнообразных процессах, не изменяет степени окисленности, а передается от соединения к соединению в большинстве случаев в виде остатка ортофосфорной кислоты, который, вступая во взаимосвязь с органическими соедине-

ниями, образует связи, обладающие значительным энергетическим напряжением; эти связи получили название макроэргических и в научной литературе обозначаются знаком \sim .

Сущность превращения соединений фосфора в организме сводится к тому, что остатки фосфорной кислоты, включив-

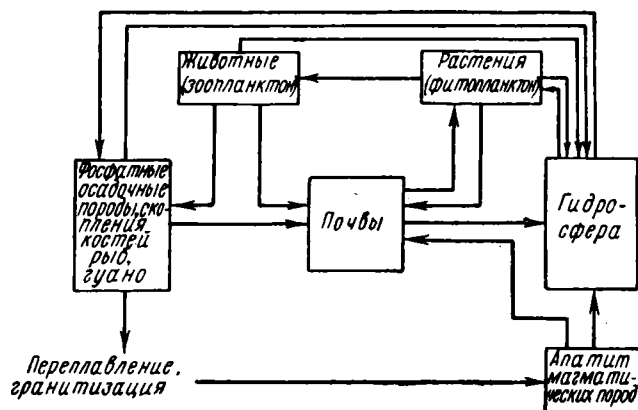


Рис. 4. Круговорот фосфора в природе

шие в состав данного органического вещества в процессе так называемого фосфорилирования, могут передаваться другим веществам, т. е. происходит перефосфорилирование и образование таким путем всех необходимых для жизни организма фосфорсодержащих соединений.

В процессе фосфорилирования происходит присоединение одного остатка фосфорной кислоты с образованием или эфиробразной связи, как это имеет место в случае фосфорилирования сахаров, или макроэргической связи, например при взаимодействии остатков фосфорной кислоты с карбонильной или карбоксильной группами. Многие известные в настоящее время органические соединения фосфора являются полифосфорилированными, т. е. содержат несколько остатков фосфорной кислоты, соединенных пирофосфатными связями; в ряде соединений они бывают макроэргическими по своей природе.

Соединения фосфора, встречающиеся в растительных организмах, разнообразны по своему химическому строению и физиологическим функциям. Это прежде всего так называемые нуклеотиды, включающие АМФ (аденозинмонофосфорную), АДФ (аденозиндифосфорную) и АТФ (аденозинтрифосфорную) кислоты. Представители этой группы соединений в растениях впервые обнаружены в 1947 г. Олбаумом и Огуром (Albaum и Ogur, 1947)¹. Вскоре были обнаружены все

¹ Цит.: О. А. Павлинова и Т. П. Афанасьева. «Физиология растений», 1962, т. 9, вып. 2.

указанные выше кислоты и, кроме того, нуклеотиды, содержащие уридин, гуанозин и цитидин, количественные определения которых у пшеницы, овса и ячменя были проведены Бергквистом (Bergkvist, 1956, 1958)¹. Одновременно с идентификацией этой группы соединений выяснилась их физиологическая роль. Установлено, что превращение и биосинтез углеводов, липидный и белковый обмен, а также обмен нуклеиновых кислот осуществляются в организмах с участием нуклеотидов. Нуклеотиды играют также большую роль в процессах фиксации и переноса энергии, что подробно рассмотрено в разделах о дыхании и фотосинтезе.

Очень важной в физиологическом отношении группой органических соединений фосфора являются коферментные системы, играющие большую роль в преобразовании веществ и энергии в процессе дыхания и фотосинтеза. К ним относятся кодегидраза I (КоI), или дифосфопиридиннуклеотид или НАД, кодегидраза II (КоII), или трифосфопиридиннуклеотид или НАДФ, коэнзим А (КоА), тиаминпирофосфат (ТПФ) и др. Физиологическое значение этих соединений в процессах фотосинтеза и дыхания охарактеризовано в соответствующих разделах первого тома.

Третьей группой соединений фосфора в живых организмах (растениях в том числе), играющей важную роль в самых интимных физиологических процессах, являются нуклеиновые кислоты и нуклеопротеиды. Эти соединения самым тесным образом связаны с процессами роста и размножения организмов и с биосинтезом белка. В последние годы с наличием нуклеиновых кислот связывают передачу и сохранение специфических черт организма в поколениях. Выяснению физиолого-биохимического значения этой группы соединений в живых организмах посвящено огромное количество работ².

Все большее внимание привлекает в последние годы четвертая группа соединений, так называемые полифосфаты. Вероятно, они могут фосфорилировать рибонуклеиновую кислоту (РНК) и их можно рассматривать как макроэргические соединения, подобные АТФ. Связанные с РНК полифосфаты быстро потребляются растениями в период их активного роста на синтез белка и нуклеиновых кислот (Белозерский, 1959) (рис. 5).

Метаболизм углеводов и других веществ невозможен без образования ряда фосфорных эфиров типа гексозофосфатов,

¹ Цит.: О. А. Павлинова и Г. П. Афанасьева. «Физиология растений», 1962, т. 9, вып. 2.

² См. сводки: «Нуклеиновые кислоты». М., ИЛ., 1957; «Биологические структуры и функции на молекулярном уровне». Труды V МБК. М., Изд-во АН СССР, 1962; А. Н. Белозерский и И. Нуклеопротеиды и нуклеиновые кислоты растений и их биологическое значение. «Баховские чтения», 14. М., Изд-во АН СССР, 1959.

составляющих пятую группу важных в физиолого-биохимическом отношении фосфорных соединений.

Из всего сказанного выше видно, что роль фосфатов (неорганических и органических) в жизни растительных организмов огромна, и именно этим можно объяснить тот большой интерес к изучению фосфорного обмена, который характерен для фитофизиологии и биохимии на протяжении последних трех десятилетий.

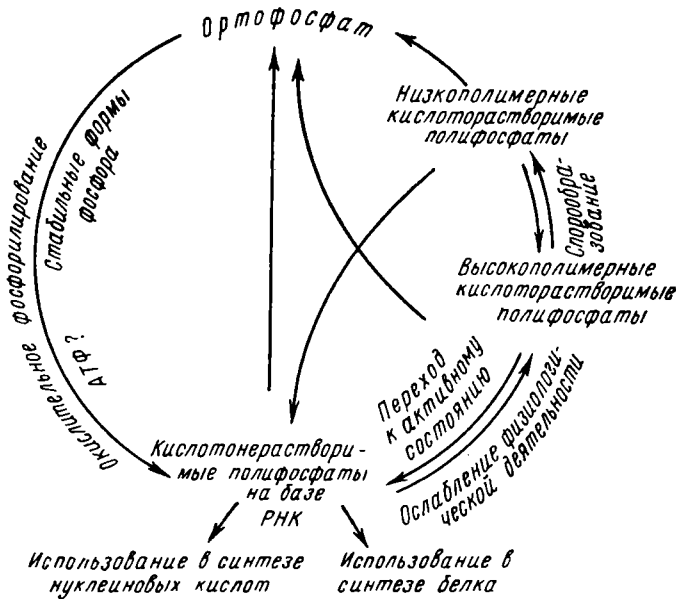


Рис. 5. Схема превращения полифосфатов

Превращения фосфора и его соединений изучались в корневых системах, проводящих путях, листьях, плодах и семенах и целостном растительном организме в зависимости от температуры, обеспеченности растений водой, соотношения количеств фосфора и других элементов почвенного питания в разные периоды роста и развития растений и т. д. Изучена также роль фосфатов в азотном обмене, в широком понимании, в обмене органических кислот и процессах синтеза белка — амидных и пептидных связей как важных этапов на пути образования белковой молекулы.

Можно считать установленным, что усвоение фосфора растениями происходит преимущественно в дневные часы. Поглощенный неорганический фосфат очень быстро включается в состав нуклеотидов (Longhman, Russell, 1957; Выскребенцева, Курсанов, 1959).

В дальнейшем фосфор из АТФ расходуется на образование гексозофосфатов, нуклеопротеидов, фосфопротеидов. Включение неорганического фосфата в нуклеотидную фракцию так же, как и скорость использования АТФ на последующие процессы обмена, значительно возрастает в условиях достаточной обеспеченности растений другими ионами и доступности их для усвоения, что дает основание связывать расхождение АТФ в корнях с адсорбцией и дальнейшим мета-

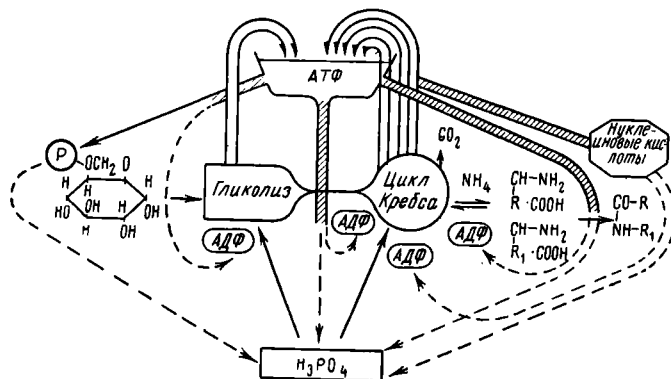


Рис. 6. Первичная ассимиляция фосфата корнями

болическим усвоением этих ионов. Особенно велико значение фосфатов, и в частности АТФ, для процессов усвоения азота. Многообразие процессов, протекающих с участием фосфора, становится очевидным уже при простом перечислении тех реакций, в которых он играет первостепенную роль. Это реакции гликолиза и пиклофоразного процесса ди- и трикарбоновых кислот, карбоксилирования и амидирования, образования пептидных связей и преобразования сахаров (Курсанов, 1960 и др.) (рис. 6).

При недостатке фосфатов в корнях замедляется превращение сахаров в кислоты — акцепторы аминогрупп, вследствие чего аммиак, поступающий из почвы, связывается в виде амидов, гуанидиновых оснований и уридов, не свойственных растениям в нормальных условиях (Кулаева, Силина и Курсанов, 1957).

Метаболизм фосфатов в растительном организме зависит от многих условий. Так, при недостатке воды, вызывающем завядание растений, нарушается окислительное фосфорилирование — основной процесс аккумуляции энергии в макроэргических связях АТФ (Жолкевич и Корецкая, 1959). При недостатке азота в растениях наблюдается снижение содержания общего фосфора, главным образом за счет фосфора нуклеопротеидов и органических фосфатов вообще, и замед-

ление передвижения фосфора из корней в побеги. Недостаток калия мало сказывается на содержании фосфора в растении и распределении его по отдельным фракциям (Зуев, Голубева, 1962).

Однако наблюдения Л. А. Зуева и П. Ф. Голубевой не получили подтверждения в других исследованиях. Так, Э. И. Выскребенцева (1963) считает, что поглощение фосфора корнями тыквы и его содержание в корнях зависят от степени обеспеченности растения калием. Процесс метаболизации фосфора происходит при участии калия. Отсутствие калия приводит к задержке процессов этерификации поглощаемого растением фосфора, включения его в макроэрги нуклеотидов, что, в свою очередь, обуславливает относительное ограничение синтезов других фосфорорганических соединений (табл. 4).

Таблица 4

Содержание разных форм фосфора в корнях тыквы в зависимости от обеспечения растений калием (в мг/г сухой ткани) по Выскребенцевой, 1963)

Вариант	Общий	Фосфор											
		неорганический		нуклеотидный		эфирный		липидный		нуклеиновый		протеиновый	
		общее кол-во	% от общ.	общее кол-во	% от общ.	общее кол-во	% от общ.	общее кол-во	% от общ.	общее кол-во	% от общ.	общее кол-во	% от общ.
+К (контроль)	7076	3685	54,6	74	1,04	1438	20,32	240	3,29	1255	17,7	27	0,38
-К	6259	3971	63,5	58	0,92	1075	17,03	202	3,23	925	14,8	19	0,30

Положительное влияние калия на фосфорный обмен объясняется участием его в реакциях фосфорилирования, а также в реакциях переноса фосфорного остатка с фосфоэнолпирувата на АДФ, которые совершаются с участием пируваткиназы.

Мобилизация фосфора зависит от степени обеспеченности растений азотом (Зуева, 1960), а также от соотношения азота и фосфора в питательной среде (Мосолов и Воллейдт, 1962).

В растениях с малым содержанием фосфора в корнях наблюдается относительно большее количество нуклеиновых кислот и других растворимых форм органических фосфатов. В растениях же с высоким содержанием фосфора преобладает фракция неорганического фосфата. Это объясняется тем, что большая часть поглощенного фосфора включается в метаболические системы непосредственно в корнях (во фракцию нуклеотидную). Так как возможность связывания неорганиче-

ского фосфата в органические формы ограничена, то избыточные количества неорганического фосфата будут находиться в свободном состоянии в виде некоторого резерва, который может быть использован растением в дальнейшем при благоприятных для этого условиях (Loughman, Russell, 1957; Зуев и Голубева, 1962).

Метаболизм фосфора зависит от температур почвы и воздуха, в которых выращивается растение. Низкая температура в зоне корней при корневом питании значительно сильнее снижает усвоение растениями фосфора, чем низкая температура воздуха. При внекорневых подкормках отрицательное влияние низкой температуры воздуха проявляется сильнее. Отсюда следует вывод, что в случае низкой температуры почвы и относительно высокой температуры воздуха можно пользоваться внекорневыми подкормками как средством, улучшающим фосфорный обмен в растениях (Штраусберг, 1958).

Снижение усвоения и содержания фосфора при низкой температуре почвы, а также замедление его включения в органические соединения уже в корнях растений отрицательно сказывается прежде всего на новообразовании макроэргических фосфатов нуклеотидов, что, в свою очередь, ведет к ослаблению процессов активации гексоз, гликолиза и дыхания, к нарушению азотного обмена. Все эти расстройства ведут к замедлению роста растений, к снижению их продуктивности (Коровин, Сычёва, Быстрова, 1963).

Интересные наблюдения относительно роли фосфора и магния в процессе дыхания растений севера проведены Е. Г. Зайцевой, Д. М. Седенко и В. А. Поздняковой (1962). Они установили, что у растений Крайнего Севера (опыты проводились на Кольском полуострове) снижается интенсивность остаточного дыхания и значительно возрастает интенсивность ингибируемого дыхания. Это объясняется недостатком необходимого и доступного растениям фосфора. Оказалось, что внесение магния дало результат, аналогичный полученному при внесении дополнительных доз фосфора. При этом наблюдалось усиление синтеза белков, повышалась интенсивность остаточного дыхания. Авторы объясняют такое действие магния тем, что он входит в состав ферментных систем, участвующих в переносе остатков фосфорной кислоты.

Активизировать процесс усвоения фосфорной кислоты растением можно с помощью таких химических агентов, как никотиновая кислота (Бородулина, Овчаров, 1962). Серьезные нарушения фосфорного обмена (снижение содержания РНК и ДНК) в растениях фасоли и подсолнечника наблюдались при исключении бора из питательной среды (Школьник, Маевская, 1962).

Проблема использования фосфора, находящегося в почве, часто в составе соединений, мало доступных для растений, а

также в составе органических соединений — метаболитов растений, обитающих в почве, давно интересует научных и практических работников. Большой вклад в решение этой проблемы внесли в свое время Д. Н. Прянишников и П. С. Коссович, доказавшие возможность использования в качестве источников фосфорного питания различных труднодоступных соединений, встречающихся в природе (фосфора, фосфоритов и др.). В последние годы установлена возможность использования фосфора органических соединений при обязательном участии в этом процессе внеклеточной фосфатазы корней, являющейся одним из важных метаболитов корня (Ратнер, Самойлова, 1958). Установлено, что лучше других органофосфорных соединений атакуются фосфатазой глицерофосфат и глюкозофосфат, являющиеся и лучшими источниками фосфора для растений по сравнению с другими органическими соединениями. РНК также довольно хорошо атакуется фосфатазой, однако она мало пригодна как источник фосфора в стерильных условиях, что, конечно, не является большим препятствием для использования фосфора РНК в обычных почвах при наличии значительного количества микроорганизмов. В связи со все более подробным освещением роли нуклеиновых кислот в жизни растений, а также в связи со значительным содержанием нуклеиновых кислот в составе почвенных органофосфатов вопрос об использовании РНК в качестве источника фосфорного питания приобретает значительный интерес.

Данные Е. И. Ратнера и С. А. Самойловой подтверждают результаты более ранних исследований (Weissflog a. Mengdehl, 1933), расширяют и уточняют их. Так, по данным Менгдел и Вейсфлог, наиболее пригодными источниками фосфора для растений являются фосфатные соли магния и аммония. Лучшей формой фосфорных соединений являются ортофосфаты, легко усваиваемые и ассимилируемые растениями. Исследуя пригодность органических соединений (глицеринофосфорной, гексозомонофосфорной, гексозодифосфорной, сахарозофосфорной, фитиновой и нуклеиновой кислот) как источников фосфора, авторы пришли к выводу, что все эти соединения по эффективности превосходили соли ортофосфорной кислоты при условии кислой реакции среды. Гидролиз этих соединений в питательном растворе объясняется активной деятельностью фосфатаз, выделяемых корнями растений (Ратнер и Самойлова, 1958).

Поступление фосфора в растение и распределение его в различных органах изучались многими исследователями. Во всех случаях отмечается, что фосфор более активно усваивается молодыми растениями и локализуется сначала в зародышах, а затем, по мере роста растения, он переходит в растущие побеги и корни.

Потребление фосфора неодинаково у разных видов растений. Так, злаковые поглощают фосфора из внешней среды больше, чем бобовые. Масличные в этом отношении ближе к злаковым культурам (Дмитренко, Томашевская, Штурмова, 1963). Эти данные указывают, что вывод о том, что использование фосфора определяется биологическими особенностями растений, а не только размерами семян и запасами фосфора в них, является, очевидно, оправданным.

Недостаток фосфора в начальный период роста вызывает ряд отклонений от нормального хода процессов поглощения и накопления веществ, что в конечном счете сказывается на метаболизме растений (Сингх, 1962).

Таким образом, фосфор, поступая в растение, в виде неорганических соединений включается в ряд важных органических веществ, прежде всего в АТФ, и затем включается в метаболизм растения, играя решающую роль в превращении веществ и энергии, взаимосвязь которых определяет направленность и интенсивность процессов роста и развития растительных организмов и в конечном счете их продуктивность.

Сера

Химический элемент VI группы периодической системы элементов Менделеева; порядковый номер 16, атомный вес 32,066.

В природе находится в виде смеси четырех устойчивых изотопов с массовыми числами 32, 33, 34 и 36. Содержание в земной коре (по весу) $5 \cdot 10^{-2}\%$. В природе встречается свободная самородная сера, но в таком виде ее сравнительно немного, а в основном она представлена соединениями сернистых металлов (FeS_2 — серный колчедан, ZnS — цинковая обманка, PbS — свинцовый блеск и др.) и солей серной кислоты (CaSO_4 — ангидрит, $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ — гипс, $\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$ — глауберова соль, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — горькая соль и др.). Сера обнаружена в ископаемых углях в виде примесей серного колчедана и сульфатов, а также в виде органических соединений. В виде последних сера содержится также в нефти.

Сера отличается плохой тепло- и электропроводностью, практически нерастворима в воде, но хорошо растворяется в ряде органических растворителей (анилин, фенол и др.), а также в сероуглероде. Химически весьма активна. Валентность ее меняется от -2 до $+6$. С кислородом образует устойчивые окислы (SO_2 и SO_3), а также неустойчивые окислы (S_2O_2 и S_2O_3). С водородом кроме широко распространенного сероводорода H_2S образует еще многосернистые водороды с

общей формулой H_2S_x . Существуют соединения серы с азотом (N_4S_4 и N_2S_5) и с галогенами, среди которых практическое значение имеет хлористая сера S_2Cl_2 .

Широко распространена сера в растительных и животных организмах, входя в состав ряда важных органических соединений, а иногда в виде сульфатов или свободной серы. Такой широкий диапазон соединений серы в организмах объясняется тем, что она является одним из элементов, совершающих круговорот в природе.

Несмотря на широкое распространение серы в природе, и в частности в живых организмах, о ее значении для растений до последнего времени было известно очень немного. Лишь исследования последних лет дают возможность охарактеризовать роль серы в жизни растений.

Принципиальное значение для выяснения роли серы для растительных организмов имело открытие С. Н. Виноградским (1887) особых форм бактерий, способных окислять сероводород до серы и дальше до серной кислоты, нейтрализуемой карбонатами среды и удаляемой из клеток в виде сульфатов. Виноградский установил, что окисление серы аналогично дыхательному акту, оно представляет собой единственный источник энергии, которым располагают серобактерии (*Beggiatoa* и *Thiothrix*). Эти физиологические особенности серобактерий давали Виноградскому основание рассматривать их как особый физиологический тип, до того времени не известный и существенно отличающийся от большинства других организмов.

Дальнейшим шагом в изучении роли соединений серы были работы Ваи-Ниля (1931), впервые установившего, что пурпурные серобактерии (*Thiohodaceae*) являются фотосинтезирующими, причем в качестве донаторов водорода они используют H_2S , и в результате фотосинтетического акта выделяют не кислород, а элементарную серу.

Открытия Виноградского и Ван-Ниля могут рассматриваться как первые побудительные причины к уяснению роли соединений серы в процессах ассимиляции и диссимиляции веществ в автотрофных организмах, причем с общеприимчивой точки зрения особенно важно то, что одни из этих бактериальных организмов являются хемосинтезирующими, а другие — фотосинтезирующими. В дальнейших исследованиях прослеживались не только конечные результаты превращения серы и ее соединений в организме, но и выяснялось физиолого-биохимическое значение этого элемента и его соединений. Сейчас можно считать доказанным положение о том, что все организмы нуждаются в сере. Потребности животных в сере удовлетворяются путем использования аминокислот (цистеина, цистина, метионина) и витаминов (биотина и тиамина).

Потребности растений и микроорганизмов можно удовлетворить неорганическим сульфатом (Янг и Моу, 1961).

Если взять всю совокупность биологических объектов, то в них обнаружены все главные неорганические и органические соединения серы. Основная роль серосодержащих соединений — участие в энергетических процессах организмов; они являются также компонентами многих биологически активных соединений.

В свете установленных в настоящее время фактов круговорот серы в природе может быть представлен следующей схемой (рис. 7).

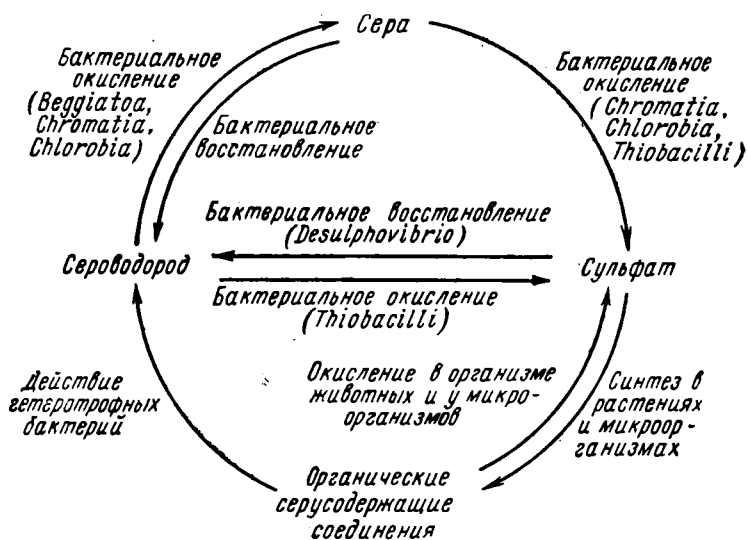
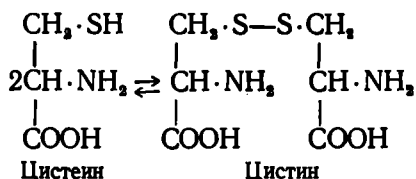


Рис. 7. Круговорот серы в природе

Из схемы видно, что главную роль в круговороте соединений серы в природе играют растения и микроорганизмы и гораздо меньшую — животные. Бактериальные организмы окисляют элементарную серу в сульфат, микроорганизмы и растения используют сульфат для образования органических серосодержащих соединений. Последние, и это единственное звено в цепи превращений серы, используются животными, подвергаясь при этом окислению снова в сульфаты. Сульфаты благодаря участию бактерий составляют единую систему с сероводородом, представляя в этом случае два крайних состояния окисленности и восстановленности серы, в которых она включается в круговорот. Сероводород связан с элементарной серой посредством обратимых процессов окисления — восстановления, осуществляемых бактериальными организмами.

Создание общих представлений о круговороте серы в природе шло параллельно с расшифровкой химической природы тех соединений, в которые включается сера в живых организмах, и выяснением их физиологической роли. В этой области достигнуты значительные результаты. Теперь ни у кого нет сомнений относительно того, что в жизни живых организмов важнейшая роль принадлежит таким органическим серосодержащим соединениям, как аминокислоты (цистеин, цистин, метионин), трипептид глутатион, липоевая кислота, кофермент А (КоА), витамины (биотин и тиамин) и некоторые другие соединения, роль которых еще недостаточно выяснена.

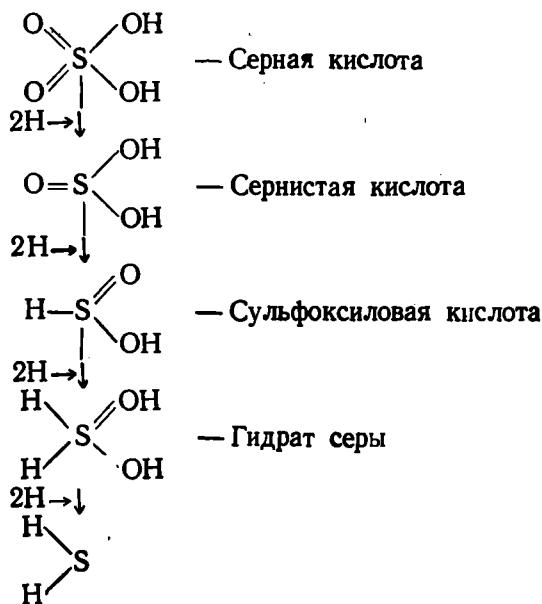
Цистеин — аминокислота, обнаруженная в природе в 1810 г. Уолластоном, имеет следующее строение: $\text{HS} \cdot \text{CH}_2 \cdot \text{CH} \cdot \text{NH}_2 \cdot \text{COOH}$. Принято считать, что в организме происходит взаимопревращение цистеина в цистин. При этом происходит преобразование сульфгидрильной группы (SH) цистеина в группу ($-\text{S}-\text{S}-$), свойственную цистину по схеме:



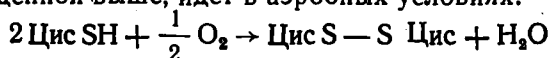
В связи с возможностью такого взаимопревращения предполагается, что в качестве питательных веществ цистеин и цистин могут заменять друг друга. Окончательного экспериментального обоснования такого предположения еще нет, однако установлено ферментативное восстановление цистина в цистеин у некоторых дрожжей и у высших животных. Имеются данные о том, что цистеин может реагировать с элементарной серой, в результате чего образуются цистин и сероводород.

В связи с тем, что источником пополнения запасов серы растениями являются в основном сульфаты, большой интерес представляет путь, каким сульфатная сера превращается в восстановленную серу сульфгидрильных групп цистеина и других соединений. Однако этот путь еще не выяснен, и промежуточные соединения, образующиеся при переходе от SO_4 к SH, также неизвестны.

Если путь серы в ходе прогрессивного метаморфоза недостаточно ясен, то диссимиляционное преобразование сульфата представляется в следующем виде (Клюйвер, Ван-Ниль, 1959):



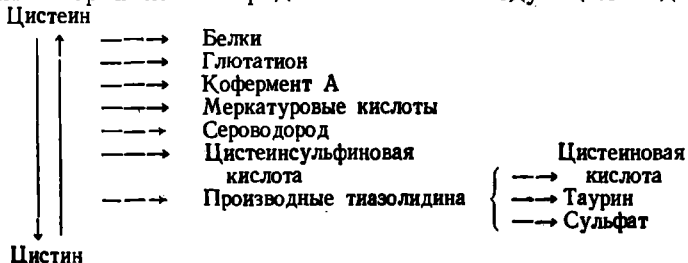
Окисление цистеина в цистин в живых организмах по схеме, приведенной выше, идет в аэробных условиях:



Этот процесс ускоряется в том случае, если в сфере реакции имеются следы Fe^{+++} , Cu^{++} и Mn^{++} . Показано также, что реакцию можно ускорить добавлением цитохрома С и цитохромоксидазы одновременно. При раздельном добавлении этих энзимов ускорения реакции не наблюдается.

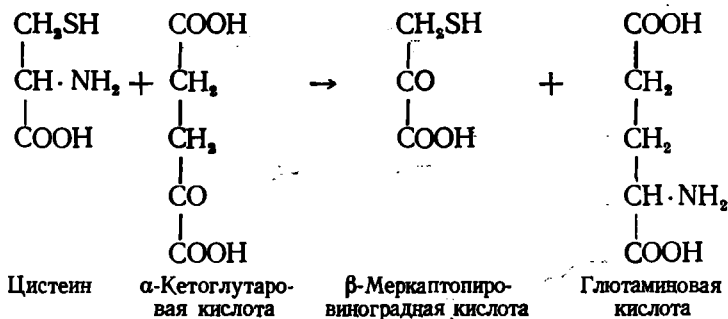
Цистеин является важной составной частью физиологически активных соединений — глутатиона и КоА, он обнаружен также в разных растениях в составе специфических соединений: S-метилцистеин — у бобовых, S-метилцистеинсульфоксид — в капусте и других растениях, S-аллилцистеинсульфоксид — в чесноке и т. д. Цистеин и цистин входят в состав белков, некоторых ферментов и гормонов.

Взаимосвязь цистеина и цистина с другими соединениями в живых организмах представляется в следующем виде:



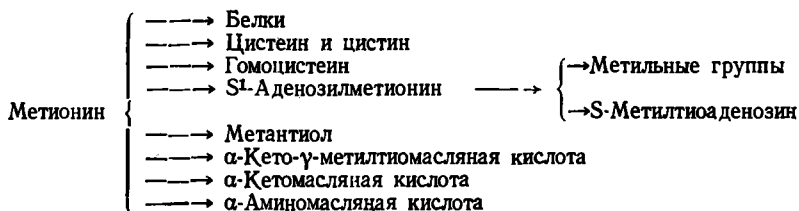
Некоторые из указанных в схеме соединений обнаружены только в животных организмах (таурин), но большинство из них представлены и в растениях и поэтому их можно считать важными звеньями обмена веществ во всей органической природе. Физиологическое значение некоторых из этих соединений будет охарактеризовано ниже.

Заслуживает внимания возможность переаминирования между цистеином и α -кетоглутаровой кислотой с образованием глутаминовой и β -меркаптопировиноградной кислот:



Наличие цистеина в митохондриях свидетельствует о большом значении этого соединения в энергетическом обмене. В этом случае сера, входящая в состав цистеина, если не непосредственно, то опосредованно может служить резервом для образования макроэргических связей.

Приведенные данные о значении цистеина в обмене веществ были получены только после обнаружения в 1922 г. метионина $\text{CH}_3 \cdot \text{S} \cdot \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{CH} \cdot \text{NH}_2 - \text{COOH}$. Несмотря на то что метионин открыт на 112 лет позже цистеина, о его роли в живых организмах накоплено уже много экспериментальных данных. Участие метионина в реакциях обмена можно представить следующей схемой:

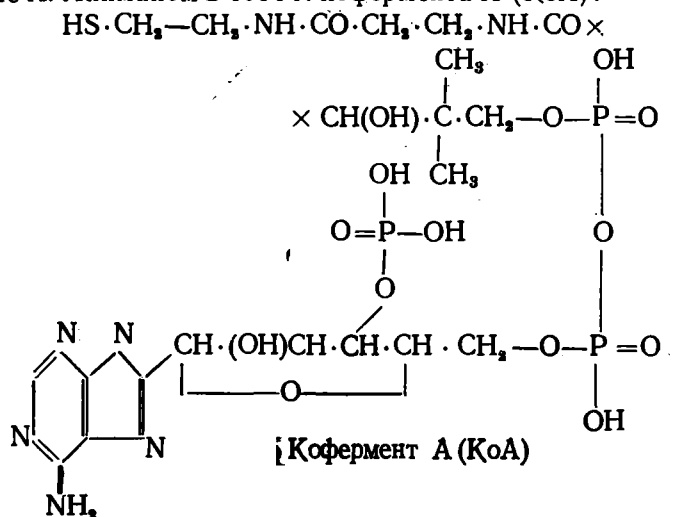


Из приведенной схемы следует, что метионин включается в белки, участвует в образовании цистеина и цистина, служит источником метильных групп, необходимых для синтеза многих соединений, служит основой образования кетокислот и т. д. Значение этих процессов неодинаково, а в ряде случаев еще недостаточно ясно. Метионин может дезаминироваться и

участвовать в реакциях переаминирования, т. е. служить донатором аминокрупп, переносимых к различным кетокислотам. Отсутствие метионина в пище животных приводит к приостановке их роста.

Одним из соединений, содержащих серу, широко распространенным в живых организмах, является глутатион, или γ -глутамилцистеинилглицин. Вероятно участие глутатиона в синтезе белка, однако прямых доказательств этому не получено. Восстановленный глутатион является необходимым компонентом среды, в которой может осуществлять свое катализирующее действие фермент глиоксалаза, широко распространенный в микроорганизмах, растениях и животных. Известно, что глиоксалаза катализирует превращение метилглиоксала в молочную кислоту. Есть довольно определенные данные об активном участии сульфгидрильных групп глутатиона в окислении триозофосфатов. Возможно, что простетической группой дегидрогеназ, катализирующих процесс преобразования триозофосфатов, является глутатион.

Огромное значение для понимания физиологической роли серы и ее соединений в жизни живых организмов имело открытие А. Липманом в 1954 г. кофермента А (КоА):



Синтез КоА в организме идет по схеме: пантотеновая кислота + цистеин $\xrightarrow{\text{АТФ}}$ пантотенилцистеин $\xrightarrow{\text{АТФ}}$ пантетеин $\xrightarrow{\text{АТФ}}$ фосфопантетеин $\xrightarrow{\text{АТФ}}$ дефосфо-КоА $\xrightarrow{\text{АТФ}}$ кофермент А.

Из приведенной схемы следует, что для биосинтеза КоА необходим цистеин. В ходе биосинтеза имеет место трехкратное фосфорилирование за счет АТФ. При взаимодействии пантотеновой кислоты и цистеина необходим АТФ, однако в

этом случае фосфорилирования не происходит, оно имеет место в последующих звеньях. Реакции биосинтеза КоА идут при наличии Mg^{++} и восстановленных субстратов.

Активной функциональной частью КоА является сульфгидрильная группа, в связи с чем фермент нередко обозначают $HS \cdot КоА$. Открытие КоА дало возможность понять, как

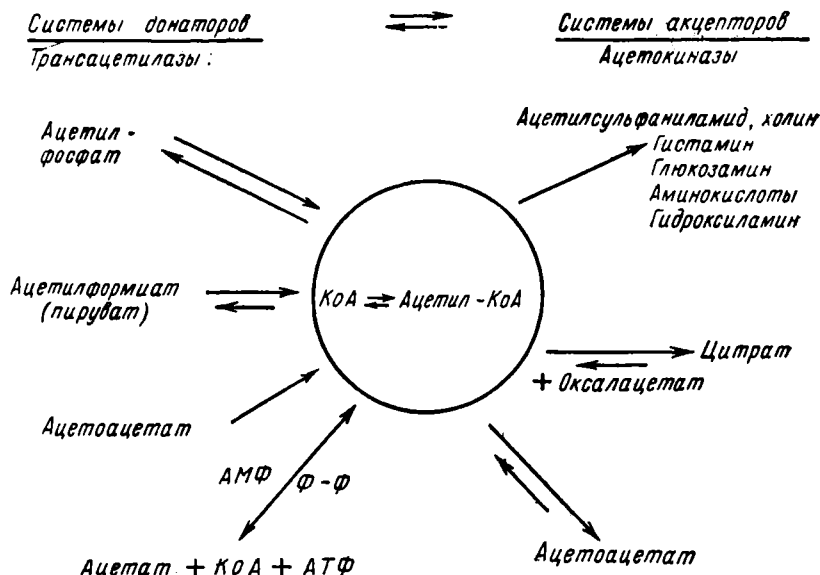
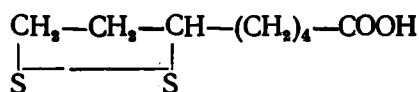


Рис. 8. Роль КоА как посредника в различных реакциях

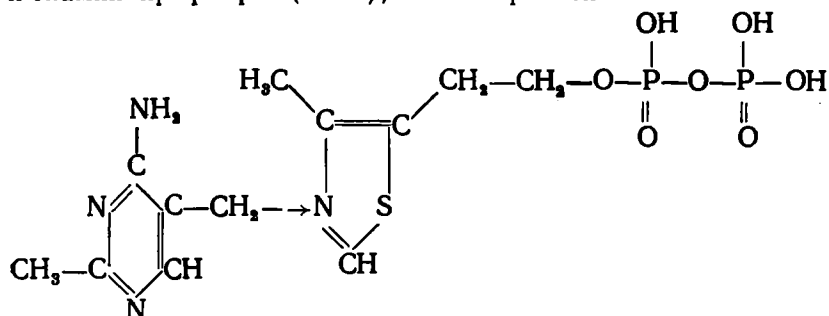
в организмах идут такие важные процессы обмена, как синтез и распад жирных кислот, кетоновых тел, лимонной кислоты и других соединений, в превращении которых большую роль играют ацилпроизводные. КоА в этих процессах действует как переносчик ацильных групп благодаря тому, что он участвует в образовании тиоловых эфиров, имеющих следующую общую структуру: $R \cdot CO \cdot S \sim КоА$.

Конечным продуктом взаимодействия КоА с жирными кислотами является ацетил-КоА, который, конденсируясь со щавелевоуксусной кислотой, образует цитрил-КоА, расщепляющийся под действием деацилазы на лимонную кислоту и КоА. Лимонная кислота подвергается дальнейшим превращениям в цикле Кребса. Место КоА в системе различных реакций иллюстрируется схемой, приведенной на рис. 8. Важной особенностью КоА является то, что он не циркулирует в плазме, в связи с чем его синтез должен происходить в каждом органе (подробнее о физиологической роли КоА см. в разделе дыхания и брожения).

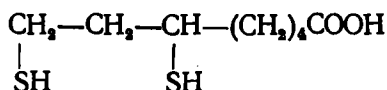
На примере микроорганизмов показано, что в системе реакций, протекающих с участием КоА, важное значение имеют также липоевая кислота:



и тиаминпирофосфат (ТПФ), или кокарбоксилаза:



Оба соединения участвуют в декарбоксилировании α -кетокислот. ТПФ и дегидрогеназа освобождают CO_2 кетокислоты, а образовавшийся альдегид фиксируется на ТПФ. В дальнейшем происходит взаимодействие «активированного» ТПФ альдегида с липоевой кислотой и образование ацетилмеркаптанового соединения с тиоловой макроэргической связью, а уже последнее соединение взаимодействует с КоА, в результате чего образуется ацетил-КоА. Липоевая кислота освобождается в восстановленном виде:



и, взаимодействуя с ДПН, отдает водород, превращаясь в окисленную форму.

Приведенные материалы дают довольно ясное представление о важном значении серы и ее соединений в жизни организмов, в осуществлении ими важнейших материальных и энергетических превращений.

Имеется еще группа соединений, содержащих серу, так называемые сульфониевые и сульфоновые соединения. Сульфониевые соединения во многих случаях являются донаторами метильных групп, необходимых для процессов обмена, что доказано на примере некоторых бактерий и дрожжей. Образовавшиеся метильные группы, участвуя в реакции трансметилирования, катализируемые метилферазами, включаются в состав многих важных соединений, например никотинамида, гликоциаммина и др.

Роль сульфоновых соединений еще недостаточно выяснена, однако есть предположение, что они могут принимать участие в реакциях переаминирования, являясь донаторами аминогрупп.

Важную роль в жизни растений играют такие соединения, как тиамин и биотин. На роль тиамина в качестве составной части кокарбоксилазы было указано выше. Образование кокарбоксилазы происходит за счет тиамина и АТФ в присутствии ионов Mg^{++} . Тиамин разрушается ферментом тиаминазой, обнаруженной у различных бактерий и у папоротников. Тиамин относится к витаминам, его физиологическое значение полностью еще не установлено.

Биотин встречается в организмах в свободной и связанной формах. Предполагают, что он используется для синтеза веществ, обладающих свойствами кофермента. Биотин принимает участие в процессах карбоксилирования и декарбоксилирования, а также, предположительно, в синтезе таких кислот, как щавелевоуксусная, аспарагиновая и др., однако это предположение не всеми исследователями считается правильным.

Есть сведения относительно участия биотина в дезаминировании некоторых аминокислот, а также в синтезе никотиновой и олеиновой кислот и пуринов.

К серусодержащим соединениям относятся пенициллины, которые образуются многими видами *Penicillium* и *Aspergillus*. Важная роль этих соединений в медицинской практике широко известна.

В процессе развития растения содержание разных соединений серы в нем существенно изменяется в сторону увеличения сульфатной серы и уменьшения белковой. Это объясняется тем, что с возрастом процессы синтеза белка заторможены, усиливается распад белковых веществ. Накапливающиеся сульфаты, возможно, связываются в виде солеобразных или адсорбционных соединений и выключаются из цикла превращений серы.

Важной чертой всех указанных превращений серы является тесная связь их с общим обменом веществ и прежде всего углеводов. Этим определяется их место в обмене веществ и связанных с ним энергетических преобразований.

Калий

Химический элемент I группы периодической системы элементов Менделеева; порядковый номер 19, атомный вес 39,102. Щелочной металл.

Представлен в природе тремя изотопами, из которых K^{39} составляет 93,31%, K^{40} — 0,01% и K^{41} — 6,68%. Изотоп K^{40} слабо радиоактивен, имеет период полураспада $12,10^8$ лет.

Искусственно получено пять радиоактивных изотопов калия. В разведанной части земной коры содержится 2,6% калия. В свободном состоянии он не встречается в связи с большой химической активностью. Известно большое количество природных соединений калия, представленных различными минералами: полевые шпаты, слюды, калийные соли (сильвинит, карналлит и др.). Крупнейшие в мире месторождения калийных солей открыты в СССР. Среди них самое крупное в мире — Соликамское на Урале.

Калий является сильным восстановителем. Он легко отдает свой внешний электрон и переходит при этом в одновалентный катион K^+ . Бурно взаимодействует с водой, при этом выделяется водород, который может загораться и взрываться.

В почве находится в форме воднорастворимых солей, обменного и необменного калия, силикатов и алюмосиликатов. До 98% калия, находящегося в почве, недоступно растениям. Воднорастворимых солей обычно мало. Наиболее доступный и важный для растений обменный калий. В почвах калий содержится в гораздо больших количествах, чем другие элементы, особенно много его (до 65—75 т на 1 га в пахотном слое) на черноземах, сероземах, каштановых почвах. Мало калия на подзолистой супеси, красноземе и особенно на торфяниках.

Растения поглощают калий из почвы. Запасы калия в почве пополняются внесением калийных удобрений, золы, навоза, помета птиц, минеральных солей. Обычно он находится в организмах в десятых или сотых долях процента, хотя в некоторых растениях (свекла, картофель, табак, подсолнечник и некоторые другие) содержание его очень велико. Много калия в растениях молодых, с интенсивно растущими органами — почками, листьями и др. В растительных организмах содержится в виде солей (KCl , $KHCO_3$, K_2HPO_4 , KH_2PO_4), а также в виде солей пировиноградной, лимонной и щавелевой кислот.

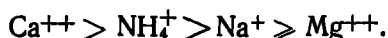
Внутри растительной клетки калий распределен неравномерно. Его не обнаружили в ядре и хлоропластах. Особенно много калия, как уже указывалось, у молодых растений, т. е. в период, когда у растений идет интенсивное деление клеток и синтезируются органические вещества. Максимум содержания калия у большинства растений отмечен к моменту цветения; особенно характерно это для злаков.

Физиологическая роль калия еще недостаточно ясна. Однако имеющийся экспериментальный материал позволяет сделать некоторые заключения о роли калия в растительных организмах. Важное значение имеет более или менее устойчивое соотношение концентраций ионов калия, натрия и кальция в организме. Калий, легко проникая внутрь клетки, увеличивает проницаемость клеточных мембран для различных веществ, чем оказывает значительное влияние на обмен веществ в самых разнообразных направлениях.

Процесс усвоения калия растениями из водных растворов зависит от состава анионов и катионов, входящих в питательную смесь. В последнее время получены доказательства того, что анионы по степени своего влияния на интенсивность поглощения калия располагаются в следующий ряд:



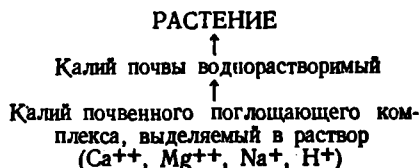
Катионы вступают в антагонистические взаимоотношения с калием, что сказывается определенным образом и на процессе его поглощения. По степени проявления антагонизма катионы составляют следующий ряд:



Изучение взаимоотношений калия с другими ионами продолжается в связи с наличием многих противоречий по этому вопросу.

Процесс усвоения калия зависит от рН среды. Наиболее благоприятными являются слабо кислая или нейтральная реакции. При сдвиге рН в сильно кислую или щелочную сторону поглощение калия сильно тормозится (Удовенко, Иванов, Ложкина, Урбанович, 1964).

В естественных условиях растения используют воднорастворимый калий, содержание которого в почвенном растворе пополняется за счет резервов почвенного поглощающего комплекса. Такой процесс идет на протяжении всей жизни растения (Чириков, 1951). Взаимосвязь растения с источниками калия в почве можно выразить схемой, приведенной ниже.



При недостатке калия в питательной среде у растений появляются признаки калийного голодания. Наблюдается краевой заплыв листьев: края и кончик листа как бы обожжены и приобретают желтый или желто-коричневый цвет. У некоторых растений развивается хлороз, а у картофеля на листьях появляется бронзовый оттенок. Признаки голодания раньше появляются у старых листьев, а потом и у более молодых. По-видимому, молодые листья могут некоторое время использовать запасы калия, накопленные в старых листьях, что свидетельствует о возможности повторного использования этого элемента. Семена, образовавшиеся у растений в условиях калийного голодания, нередко теряют всхожесть. Сильно снижается также устойчивость растений к различным заболеваниям.

ниям и неблагоприятным климатическим условиям (Баранов и Кореньков, 1956).

Физиологическая роль калия в растениях изучена недостаточно и многие аспекты влияния калия на процессы, протекающие в растительном организме, остаются неясными. Можно и сейчас считать в основном правильной оценку положения, данную М. А. Егоровым еще в 1923 г.: «Не только исчерпывающего, но и сколько-нибудь полного выяснения значения калия в жизни растения мы до сих пор не имеем». Накопленный к настоящему времени материал по этому вопросу позволяет сформулировать современные представления о физиологической роли калия в виде следующих положений.

1. Большое влияние оказывает калий на углеводный обмен растений. Наличие калия положительно сказывается уже на процессе образования углеводов при фотосинтезе, а также на процессах преобразования и передвижения углеводов в растении, что можно объяснить влиянием калия на активность ферментов амилазы и инвертазы, деятельность которых в условиях калийной недостаточности сильно тормозится.

2. Калий оказывает глубокое влияние на протоплазму клетки. При его наличии увеличивается гидратация коллоидов протоплазмы, в связи с чем снижается ее вязкость, а водоудерживающие силы возрастают, о чем можно судить по значительному увеличению количества связанной воды.

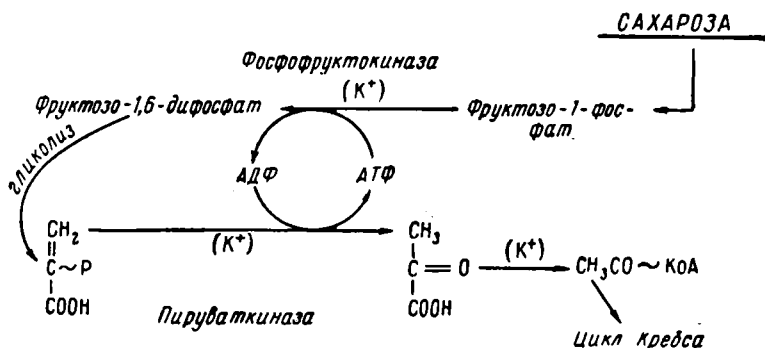
3. Обеспеченность растений калием положительно влияет на синтез растениями витаминов (в частности, тиамина), что, по-видимому, тоже связано с благоприятным ходом синтеза углеводов.

4. Большой интерес для практики представляет отмеченное многими исследователями положительное влияние калия на структуру урожая (продуктивную кустистость, озерненность колоса, натуру зерна и т. д.), так как эти показатели являются решающими в создании урожая.

5. При наличии калия повышается устойчивость растений к низким температурам, засухоустойчивость, а также устойчивость против различных заболеваний. Установлено в условиях эксперимента, что при недостатке калия снижается тургорное давление растений, особенно в сухую жаркую погоду, а транспирация сильно возрастает. Эти явления в естественных условиях, когда калий постоянно находится в некотором количестве в почве, выражены не очень сильно (Роголев, 1958).

6. Бесспорно влияние калия на процесс дыхания, однако данные по этому вопросу противоречивы. Имеются наблюдения, согласно которым при калийной недостаточности у растений усиливается процесс дыхания, а при увеличении содержания калия интенсивность дыхания снижается (Туркова, 1950). В противоположность этому имеются данные о сниже-

нии интенсивности дыхания в разных органах фасоли и кукурузы при отсутствии калия в питательной среде (Удовенко и Урбанович, 1964). Более вероятной представляется вторая точка зрения. Она обосновывается данными о том, что недостаток калия приводит к подавлению синтеза сахарозы и вызывает торможение некоторых звеньев окислительных процессов (гликолиза и цикла Кребса) прежде всего в связи с нарушением процессов метаболизма фосфата и образования фосфатных макроэргов (Выскребенцева, 1963). Схема участия калия в реакциях гликолиза и цикла Кребса, предложенная Э. И. Выскребенцевой, имеет следующий вид:



На том основании, что калий участвует в реакциях, приводящих к образованию ацетил-КоА, а значит — непосредственно связан с циклом Кребса, дано объяснение уменьшению количеств яблочной, α -кетоглутаровой и янтарной кислот в растениях при недостатке калия и дальше, логично тем отклонениям, которые имеются в этих же условиях в азотистом обмене, в частности в процессах образования аминокислот.

Нарушение дыхания непосредственно связано с нарушениями фосфорного обмена. При недостатке калия в растениях уменьшается содержание фосфора в нуклеотидах и увеличиваются стабильные, трудно гидролизуемые и бедные энергией соединения фосфора. По-видимому, в этих условиях затрудняется процесс ресинтеза макроэргических фосфорных соединений, а главное — нарушается процесс крайне важного для энергетического обмена растений окислительного фосфорилирования. Есть указание на связь калия с процессами окислительного фосфорилирования в митохондриях. При недостатке калия снижается коэффициент фосфорилирования (Р/О), что дает основание предполагать, что в этих условиях нарушается сопряженность окисления и фосфорилирования. Механизм подобного влияния калия пока неясен (Выскребенцева, 1963). В отсутствие калия в растении замедляются процессы этерификации поглощенного фосфора, в связи с чем снижается со-

держание макроэргических нуклеотидов и тем самым ограничивается синтез других фосфорорганических соединений.

7. Калий в числе многих других катионов активирует ряд ферментов. Уже указывалось на активацию амилазы и инвертазы. В последние годы получены данные об активации фосфотрансацетилазы, ацетил-КоА-синтетазы (совместно с Mg^{++} , NH_4^+ или Rb^+), пируватфосфокиназы, аденозитрифосфатазы, кетогексокиназы и, возможно, других (Диксон и Уэбб, 1961; Шестаков и Плешков, 1955).

8. Калий тесно связан с белковым и аминокислотным обменом. При инфильтрации калия в листьях яблони наблюдалось усиление синтеза белка (Сисакян и Рубин, 1939). Такая же закономерность отмечена и в опытах с другими растениями. При недостатке калия значительно замедляется синтез белка, а аммиачный азот не включается в метаболизм, что приводит к снижению синтеза аминокислот. В этих условиях интенсивность обновления белка также снижается. Накопление аммиака в растениях при недостатке калия так велико, что обнаруживается токсический эффект, а в некоторых случаях и гибель растений от аммиачного отравления. Глубина действия на растения недостатка калия зависит от источника азота. Особенно отрицательное действие вызывается недостатком калия в том случае, когда азот растение получает только в аммиачной форме $(NH_4)_2SO_4$ (Турчин, 1964).

Чувствительность различных растений к калийным удобрениям неодинакова. Особенно отзывчивы овощи, картофель, сахарная, столовая и кормовая свекла, гречиха, табак, махорка, бобовые, зерновые, чай, хлопчатник.

Разностороннее влияние калия на растение, на его продуктивность и в конечном счете на урожай, а также недостаточная изученность роли этого катиона в процессах жизнедеятельности организмов делают неотложной задачу всестороннего изучения роли калия в жизни растений и связей его с другими необходимыми элементами минерального питания.

Кальций

Химический элемент II группы периодической системы Менделеева; порядковый номер 20, атомный вес 40,08, щёлочноземельный металл.

Имеется шесть стабильных изотопов кальция (Ca^{40} , Ca^{42} , Ca^{43} , Ca^{44} , Ca^{46} , Ca^{48}), из которых Ca^{40} составляет 96,7%. В природе весьма распространен, занимая пятое место среди других элементов. В земной коре количество его составляет по весу 3,6%. Основные природные соединения кальция — известняк, мрамор, гипс. Обжигом известняка получается известь. Известняки и мел возникли благодаря жизнедеятельности морских беспозвоночных животных с известковым ске-

летом. Известняки состоят в основном из кальцита CaCO_3 , в котором в качестве примесей содержатся Mg, Fe, Mn, Zn, Sr. Мел содержит CaCO_3 до 99%. Кальций входит в состав многих осадочных и метаморфических пород — доломитов, песчаников, сланцев, водных алюмосиликатов и др. Месторождения пород, содержащих кальций, распространены в разных местах Советского Союза — на Украине, в Карелии, прибалтийских республиках и других местах.

В соединениях кальций двухвалентен, химически весьма активен, энергичный восстановитель. В практике сельского хозяйства употребляются: известняки — для известкования кислых подзолистых почв, азотнокислый кальций или кальциевая селитра $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ — как азотное удобрение; дикальцийфосфат (преципитат) CaHPO_4 и монокальцийфосфат — $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ под названием «суперфосфат» применяется как фосфатное удобрение. Цианамид кальция CaCN_2 применяется как азотное удобрение, а также для предуборочного удаления листьев хлопчатника.

В почве кальций представлен силикатами (авгит и др.), алюмосиликатами, карбонатами, гипсом и солями хлоридами, нитратами и фосфатами. Различают валовое содержание кальция в почве, обменный и воднорастворимый кальций. Растениями используются два последних, причем при наличии в почве значительных количеств обменного кальция она обладает хорошей для агрономических целей структурой и рядом других ценных свойств, необходимых для высокого плодородия. Разные типы почв отличаются по содержанию обменного кальция — больше всего его в черноземах, потом идут каштановые, сероземные, серые лесные и дерново-подзолистые почвы. Известкование как агротехнический прием направлено на то, чтобы увеличить насыщенность почвы обменным кальцием.

В растительных организмах кальций находится в виде щавелевокислого, серноокислого, углекислого, фосфорнокислого соединений, а также в виде солей пектиновой кислоты и некоторых других. Кальция больше в надземных органах, чем в корнях. Довольно много кальция в семенах. Различают кальцефильные растения, положительно реагирующие на значительные количества кальция в почве, кальцефобные (избегающие извести) и нейтральные по отношению к кальцию растения.

До настоящего времени нет полной ясности относительно подвижности кальция и возможности его реутилизации. Ряд ученых и среди них многие крупные физиологи полагают, что кальций является физиологически инертным элементом и реутилизация его, так же как и передвижение в растении, невозможны. Другие исследователи, в том числе Д. Н. Прянишников, К. К. Гедройц, А. П. Виноградов, считают возможной

реутилизацию кальция и его передвижение в растительном организме.

В последние годы этот вопрос тщательно изучался с применением методики меченых атомов на растениях, существенно отличающихся своими биологическими свойствами. Получены доказательства подвижности кальция у различных растений, получивших его через корни, причем направление передвижения в этом случае было акропетальным от старых листьев вверх, к более молодым. Наблюдалось перемещение кальция от листьев к органам плодоношения, находящимся от них в непосредственной близости. Передвижение кальция в растении было значительно меньшим или даже совсем не наблюдалось в том случае, когда листья содержали большое количество органических кислот (махорка), связывающее кальций и делающих его неподвижным, даже в пределах одного и того же листа в случае внекорневой подкормки (Мосолов, Лапшина и Панова, 1954, 1956).

В растительной клетке кальций содержится в протоплазме и клеточном соке. Распределение кальция внутри клеток зависит от их возраста. В более молодых клетках кальций содержится в протоплазме. В пользу такого заключения свидетельствует отсутствие кристаллов оксалата кальция в клеточном соке. По мере старения клеток и снижения их физиологической деятельности часть кальция переходит в клеточный сок и откладывается в вакуолях в форме нерастворимых в воде солей. У старых клеток по сравнению с молодыми содержание кальция в протоплазме незначительно (Абуталыбов, Алиева, 1956).

Подвижность кальция зависит от того, в какой форме он представлен в растении. Воднорастворимые и адсорбированные соединения кальция передвигаются снизу вверх, они содержатся в основном в протоплазме в связи со связыванием кальция кислотными группами белковых веществ. Кислоторастворимые формы кальция сосредоточены в старых листьях. Это более прочные, менее подвижные соединения, образование которых, по-видимому, связано со снижением интенсивности жизненных процессов растения. В молодых органах растения соединения кальция с протоплазмой столь лабильны, что даже слабого раздражения протоплазмы достаточно, чтобы он освобождался и переходил в ионное состояние и в клеточный сок (Абуталыбов, 1956; Абуталыбов и Джангирова, 1960; Mazia, 1940).

Доказательства подвижности кальция и возможности его реутилизации во вновь образующихся молодых органах получили, пользуясь методом меченых атомов, В. Ф. Альтергот и В. Е. Киселев (1960). Эти авторы считают, что поступление кальция и его подвижность зависят от общего физиологического состояния растения. Большую подвижность кальция при

введении его через корень они обнаружили в восходящем направлении. Содержание кальция при этом увеличивается от старых к более молодым листьям и другим органам.

Несмотря на довольно убедительные доказательства подвижности кальция и возможности его реутилизации, снабжение этим элементом должно обеспечиваться на протяжении всей жизни растения. При отсутствии кальция в первую очередь начинают страдать корни. Между тем содержание кальция в корнях гораздо ниже, чем в надземных органах, а передвижение его из одной части корневой системы в другую не установлено. В семенах содержание кальция относительно меньше, чем калия и магния.

Рост корней и надземных органов зависит от наличия кальция в питательной среде. При недостатке кальция клеточные стенки ослизиняются. Особенно сильно страдают стенки корневых волосков. В клеточных стенках различают кальций непрочно связанный, легко отмываемый водой и прочно связанный, не вымываемый даже при многократном отмывании водой. При заниженном в питательном растворе содержании кальция наблюдается усиление процесса лигнификации тканей. Отмечена необходимость кальция для процессов клеточного деления и для роста в фазу растяжения. Необходимость кальция для роста корней, по-видимому, связана с тем, что он входит в состав межклеточного вещества, состоящего, как известно, из пектата кальция.

Кальций — постоянный компонент многих органоидов клетки. Он обнаруживается в зоне ядра. Возможно, что с этим связан нормальный ход процесса деления клетки, нарушаемый в случаях отсутствия кальция в питательном растворе. Как выяснилось в последние годы, кальций содержится в хромосомах. Возможно, что ДНК связана с белком ядра кальциевыми и магниевыми мостиками. В рибосомах кальций обнаружен в небольших количествах. Вероятно, и здесь он является связующим звеном — мостиком между отдельными структурами или молекулами рибосом. Характер этих связей может быть определен лишь предположительно.

В хлоропластах и митохондриях постоянно содержится кальций, причем последние активно его поглощают. Предполагается, что он необходим для формирования митохондрий и поддержания их стабильности.

Т. М. Бушуевой (Бушуева, Есюнина, Чайкина, 1961; Бушуева, 1964) показано, что кальций действительно влияет на рост митохондрий. Механизм влияния кальция на процесс формирования и стабильность митохондрий неясен. Установлено лишь, что в отсутствие кальция митохондрии или разрушаются полностью, или нарушается в большей или меньшей степени их структура. Пластиды менее чувствительны к недостатку кальция.

Из митохондрий кальций можно извлечь, применив этилендиаминтетрауксусную кислоту (ЭДТА) в высокой концентрации. Низкие концентрации ЭДТА, достаточные для извлечения кальция из микросом, недостаточны для того, чтобы извлечь его из митохондрий.

Как уже было указано, кальций входит в состав протоплазмы клетки. В этом случае он, по-видимому, является постоянным компонентом клеточных протоплазматических мембран, входя в состав их липидного слоя, образуя соединения с фосфатидами. Кроме того, он, возможно, вступает в соединения с белками и нуклеопротеидами, из которых некоторые обладают ферментативной активностью. Находясь в протоплазме, кальций оказывает существенное влияние на гидратацию коллоидов и связанную с нею вязкость протоплазмы. Предполагают, что он снижает проницаемость клеточных мембран, хотя отмечено, что при наличии кальция поглощение ионов из окружающей среды улучшается и активно регулируется. Отмечено, например, что катионы K^+ и Mg^{++} вымываются из корней в отсутствие кальция; наличие его в среде, даже в незначительных количествах, устраняет процесс вымывания.

Кальций усиливает или ослабляет поглощение отдельных катионов. Так, в его отсутствие резко усиливается поглощение магния, в условиях кислой среды ($pH=4,0$) выделяется калий; при наличии кальция выделения калия не наблюдались.

До сих пор не обнаружено ни одного фермента, в состав протестической группы которого входил бы кальций, так же как очень мало ферментов, имеющих этот элемент в составе белка-носителя. Обнаружены ферменты (амилаза, протеазы некоторых микроорганизмов), у которых отдельные структурные группы связаны между собой кальцием. Это, между прочим, обеспечивает стабилизацию амилазы в условиях достаточно высокой температуры.

Ион кальция активизирует липазы, АТФ-азы, щелочную фосфатазу, апиразу картофеля, АТФ-азу митохондрий и другие ферменты. Механизм влияния на АТФ-азу митохондрий недостаточно ясен, и взгляды по этому вопросу противоречивы.

По своему влиянию на ферменты кальций нередко является антагонистом магния, ингибируя те ферменты, которые активизируются магнием, например пируватфосфокиназу, аргининсукцинатсинтетазу и др.

Установлено также, что ион кальция ингибирует окислительное и фотосинтетическое фосфорилирование, но механизм этого ингибирования неясен. Предполагается, что кальций подавляет перенос фосфата на АДФ.

Из всего сказанного выше можно сделать вывод, что фи-

физиологическая роль кальция в растениях изучена еще недостаточно. Несомненно, что эта роль гораздо многостороннее, чем предполагали еще совсем недавно. Кальций прежде всего — важный фактор поддержания необходимых коллоидно-химических свойств протоплазмы, он антагонист ряда одновалентных ионов и водородного иона в том числе. Кальций — необходимый фактор обмена веществ (азотного, углеводного, фосфорного), процессов дыхания и фотосинтеза (Бушуева, 1964). Кальций, наконец, — один из важных факторов плодородия почв, что имеет решающее значение для сельскохозяйственной практики. Ее запросами определяется необходимость дальнейшего, более тщательного и глубокого изучения физиологической роли кальция.

Магний

Химический элемент II группы периодической системы Менделеева; порядковый номер 12, атомный вес 24,32.

Представлен тремя устойчивыми изотопами: Mg^{24} , Mg^{25} и Mg^{26} . Содержание их в процентах равно соответственно 78,98; 10,05 и 10,97. Искусственно получено три радиоактивных изотопа: Mg^{23} с периодом полураспада 12,3 сек, Mg^{27} — 9,45 сек и Mg^{28} — 21,2 ч. В земной коре количество магния составляет по весу 2,10%; по распространенности он занимает среди других элементов шестое место. В природе встречаются крупные месторождения различных минералов, содержащих магний. Богатые залежи таких минералов имеются в СССР и других странах. Химический магний активен и во всех своих стойких соединениях двухвалентен. Соли магния в большинстве случаев хорошо растворимы в воде. Активный восстановитель. Процессы восстановления с участием магния происходят за счет двух электронов, находящихся во внешней оболочке атома. Эти электроны легко отдаются, а атом магния превращается в двухвалентный катион Mg^{++} .

В организме животных и растений магний обнаруживается постоянно, как правило, в небольших количествах (десятые или сотые доли процента), но в некоторых водорослях содержание его достигает 3,0—3,5%. Магний — составная часть хлорофилла, чем в значительной степени определяется его важная физиологическая роль в живой природе. Кроме того, магний участвует во многих реакциях обмена веществ, окислительно-восстановительных процессах и регулировании ферментативной деятельности растительных организмов.

В растениях магний представлен в трех состояниях: в связанной форме в протоплазме; в молекуле хлорофилла, в котором он играет специфическую роль; в свободном виде или в форме неорганических солей в клеточном соке. Соотношение между этими формами магния примерно следующее: в це-

лом растении в зависимости от вида содержится 300—800 мг магния на 1 кг свежих зеленых частей растения, а в хлорофилле — от 30 до 80 мг на 1 кг свежих листьев. Следовательно, в хлорофилле сосредоточено около 10% общего количества магния в зеленых частях растения. Наблюдения показывают, что на образование хлорофилла магний используется лишь в том случае, когда удовлетворены потребности растения в этом элементе для образования протоплазмы и других веществ, необходимых для роста и развития растений (Магницкий, 1952).

Физиологическое значение магния очень разносторонне. Кроме уже упомянутого участия магния в молекуле хлорофилла, и тем самым в важнейшем процессе — фотосинтезе, он является составной частью ряда веществ или участвует в физиолого-биохимических превращениях растительного организма. Магний обнаружен в пектиновых веществах и фитине. Значительное количество его содержится в плазме, в ионизированном или связанном с белками плазмы виде. Есть предположение, что, находясь в протоплазме, он играет важную роль в поддержании коллоидно-химических свойств органоидов клетки в нормальном состоянии. В частности, считают, что отдельные субъединицы рибосом связываются между собой магнием. Некоторая часть магния содержится в клеточном соке.

Находясь в составе протоплазмы, отдельных органоидов клетки и в клеточном соке, магний активирует большое число ферментов, участвующих в процессах дыхания и брожения. Он же активно участвует в процессах деления клеток, оказывая влияние на синтез нуклеиновых кислот и нуклеопротеидов. Не имея возможности перечислить все ферментные системы, деятельность которых активируется магнием, укажем лишь на некоторые наиболее распространенные ферменты, каталитическая активность которых тесно связана с этим элементом. К числу таких ферментов относятся ацетил-КоА-синтетаза, пируватфосфокиназа, аденозинтрифосфатаза, нуклеотидаза, глутаминсинтетаза, флавокиназа, неорганическая пирофосфатаза, энлаза, α -карбоксилаза, кетогексокиназа, фитаза, фосфоглюкомутаза и многие другие. Уже из этого краткого перечня видно, что магний является необходимым фактором в процессах преобразования фосфорных соединений, тесно связанных с дыханием и энергетическими преобразованиями, он необходим также для многих процессов синтеза, стимулирует деятельность медиаторных ферментов и т. д. (Диксон и Уэбб, 1961).

Возможно, что активация ферментов является причиной глубокого влияния магния на процессы образования и транспорта углеводов, а также на синтез белков и жиров. Положительное действие магния на углеводный обмен установлено

многочисленными экспериментами. Так, в картофеле на фоне полного азотнофосфокалийного удобрения NPK содержание крахмала составляло 10,8—11,9%, а при добавлении к этому фону сернокислого магния количество крахмала повысилось до 12,8—14,7%. Положительное действие наблюдалось и при внесении других источников магния — доломита, серпентинита и др. Эффективность от добавления магния в питательную среду возрастает при добавлении на кислых почвах известки частично, по-видимому, за счет создания более благоприятных условий pH, а кроме того, за счет внесения вместе с известняком или мелом некоторого количества магния, находящегося в этих минералах в виде окиси магния в количестве примерно около одного процента (Магницкий, 1952).

Высокая чувствительность к магнию характерна для сахарной свеклы. При добавлении магниевых удобрений в виде калимагнезии, димагнийфосфата и др. значительно повышается общий урожай свеклы и примерно на 1% возрастает содержание сахара в ее корнях. Положительное действие магниевых удобрений на урожай и сахаристость сахарной свеклы наблюдается как на дерново-подзолистых, так и на черноземных почвах, несмотря на различия в содержании магния в этих почвах. Высокая чувствительность к магниевым удобрениям характерна для многолетних бобовых трав, люпина; она несколько меньше для злаковых культур (ржи, проса и др.).

Положительное действие оказывает магний на синтез физиологически активных веществ, в частности синтез витаминов А и С (Валиханова, 1964).

При недостатке магния заметно усиливаются окислительные процессы в растениях. Окислительный потенциал в органах с явно выраженным магниевым голоданием значительно выше, чем при нормальном обеспечении растений магнием. В опытах с итальянской коноплей было установлено, что, когда растения получали одновременно с NPK еще сульфат магния, окислительно-восстановительный потенциал (Eh) в 6—8-м листе колебался от 192 до 197 мв, в то время как на среде без магния он у этих же листьев был равен 229—300 мв, причем листья имели ясно выраженные признаки магниевое голодания (Мазаева, 1957). Известно, что окислительно-восстановительный потенциал отражает общее состояние организма, соотношение в нем окислительно-восстановительных процессов.

С глубоким влиянием магния на окислительно-восстановительные процессы в организме связано наблюдавшееся неоднократно у некоторых растений благоприятное действие магниевых удобрений на формирование и развитие репродуктивных органов. Именно со снижением активности окислительных процессов при наличии магния связан сдвиг в сторону женской сексуализации у растений. Характерно также, что при

недостатке магния он сосредоточивается в основном в репродуктивных органах, причем этот процесс может быть замечен уже на ранних фазах развития растений. Так, у проса с явно выраженными признаками магниевго голодания, снятого за две недели до выбрасывания метелки, наибольшее количество магния было обнаружено в бесхлорофильной части стебля, в которой находились зачатки метелки (Мазаева, 1957). В том случае, если недостаток магния в питательной среде не устраняется длительное время, растения мобилизуют этот элемент в листьях, начиная с нижних, и используют его для формирования репродуктивных органов. В связи с этим признаки магниевой недостаточности раньше всего обнаруживаются в нижних листьях.

Использование магния, находящегося в листьях, для формирования репродуктивных органов свидетельствует о том, что он может перераспределяться в растении и реутилизироваться. С возможностью перераспределения магния в организме растения непосредственно связана эффективность внекорневых подкормок. В некоторых случаях (плодовые растения) внекорневые подкормки оказывались более эффективными, чем внесение магниевых удобрений в почву. Распределение магния в репродуктивных органах свидетельствует о его важной роли уже на первых этапах жизни растения. В основном он концентрируется в зародыше. Например, в зерновке кукурузы найдено магния: в эндосперме — 0,04%, в зародыше — 1,16%, в кожуре — 0,19%. Можно предполагать, что одной из причин повышенной всхожести семян, собранных с растений, обеспеченных магнием, является высокое содержание его в зародыше, благодаря чему стимулируются процессы деления клеток, новообразования необходимых для этого структур, в частности нуклеиновых кислот.

Зерновки злаков — не единственный пример высокого содержания магния в органах размножения. Аналогичные наблюдения имеются по конопле, дыне, гороху и другим растениям.

Заслуживает особого внимания еще один аспект действия магния на растительный организм. Имеются многочисленные доказательства того, что недостаток магния в почве не только непосредственно сказывается на плодородии ее, но и косвенно на него влияет в связи со снижением эффективности азотных, фосфорных и калийных удобрений.

Между магнием, фосфором, азотом и калием существует очень сложное взаимодействие, сказывающееся в конечном счете на продуктивности растений. Имеются наблюдения, согласно которым при увеличении содержания калия в питательном растворе уменьшается поступление магния в растения картофеля, табака, свеклы, ячменя, яблони и др. Оптимальное соотношение калия к магнию для сахарной свеклы

4 : 1. Такие же соотношения вполне возможны и для других культур, так же как и для других ионов, взаимодействующих с магнием. Для получения самых высоких урожаев растений необходимо иметь оптимальный баланс магния, а также азота, фосфора, кальция и калия в питательной среде (Zimmetman, 1947). Для обеспечения такого баланса необходимо дальнейшее, более тщательное и глубокое изучение физиологической роли отдельных элементов и комплекса их в питательной среде.

Кислотность среды

Кислотность среды, характеризующаяся величиной, получившей название водородного показателя (рН), имеет большое физиологическое значение для всех растительных организмов. Интенсивное изучение значения рН среды для жизни растений началось во втором десятилетии текущего столетия, после того как Сёренсен предложил методы определения концентрации водородных ионов. Накопление экспериментальных данных о значении концентрации водородных ионов для физиологических и биохимических процессов, по справедливой оценке А. В. Благовещенского (1958), обесценило результаты многих исследований, проведенных ранее без учета этого фактора.

Влияние рН среды на растение нельзя рассматривать в отрыве от всего комплекса условий, определяющих ход физиологических процессов в данном организме. Варьирование величины рН в почвах с помощью такого приема, как известкование, существенно изменяет возможности использования растением ряда элементов минерального питания, что, естественно, отразится на состоянии организма в целом. То же можно сказать и о варьировании рН при проведении вегетационных опытов. В связи с этим возникло представление о косвенном и прямом действии рН на растительный организм, сущность которого заключается в том, что при косвенном действии рН оказывает влияние не непосредственно на организм, а на условия, от которых зависит его нормальное существование (количество и состав элементов минерального питания, их доступность растению, возможность проявления токсических свойств и т. д.). В качестве примера косвенного действия рН на растение можно указать на использование железа, значительно изменяющееся при разной кислотности среды (Успенский, 1963).

При оценке прямого влияния рН рассматриваются прежде всего изменения состояния биокolloидов протоплазмы, возможность их диссоциации по щелочному или кислотному типу, а также возможность изменений концентрации водородных ионов непосредственно в клетке, в частности в клеточном соке,

и влияние этих изменений на физиологическое состояние клетки.

Несмотря на широкое распространение последнего представления, его нельзя признать основательным. В природе не существует таких факторов, которые, оказывая то или иное влияние на организм, не были бы теснейшим образом связаны с другими факторами и не оказывали бы влияния на их напряженность и глубину действия на растения. Кислотность (рН) среды не является в этом смысле исключением, а следовательно, и оценивать ее действие на растение необходимо разносторонне, по тому эффекту, который она оказывает с учетом специфики действия в каждом отдельном случае.

Эффект действия рН на растение на первых этапах изучения этого фактора определялся величиной урожая. Так, Аррениус (Arrhenius, 1922) показал, что урожай многих растений возможен лишь в пределах довольно узких значений рН. Впоследствии эти наблюдения были подтверждены другими исследователями. Однако при дальнейшем изучении зависимости урожая растений от рН почвы установлено, что существует большое разнообразие в реакции растений на действие кислотности среды. У таких растений, как сахарная свекла, люцерна, некоторые сорта овса, наблюдается отчетливо выраженный максимум урожая в зависимости от величины рН. У красного клевера, гороха и других растений кривая урожайности в зависимости от рН имеет две вершины, и верхняя их часть уплощена, т. е. довольно значительный урожай этих растений возможен в пределах широкой зоны изменений величин рН.

Наиболее вероятной причиной влияния рН на продуктивность растений является изменение процесса поглощения, а следовательно, и использования элементов минерального питания. В кислой среде относительно лучше поглощаются анионы, в щелочной среде — катионы (Колосов, 1962). Подобная зависимость не всегда проявляется достаточно отчетливо, что связано со многими обстоятельствами. Так, установлено, что влияние рН на поглощение фосфора и азота наблюдается только в том случае, когда концентрация первого не превышает 6,5, а второго 10 мг на литр раствора (Баславская, 1936).

Глубина влияния рН на растения зависит от типа почвы. На почвах, отличающихся большой буферностью, значительной емкостью поглощения и связанным с ней высоким содержанием оснований (черноземы), растения менее чувствительны к рН, чем на почвах, у которых указанные свойства гораздо меньше выражены (песчаных) (Прянишников, 1931; Петербургский и Сидорова, 1957; Петербургский, 1959). Именно слабой выраженностью указанных свойств у песчаных почв объясняется низкая продуктивность или даже гибель растений как в кислой, так и в щелочной зоне рН. В конечном счете

дело сводится к наличию и состоянию различных веществ в тех или иных почвах. Ионы Ca^{++} , содержащиеся в значительных количествах на черноземах, смягчают действие водородных ионов. В этом же направлении, хотя и слабее, действуют ионы K^+ и Mg^{++} . Достаточно высокое содержание Ca^{++} снижает количество подвижного Al^{+++} , что благоприятно сказывается на растительном организме. Количество марганца и железа в свободном состоянии зависит от кислотности почвы и может регулироваться также варьированием количества Ca^{++} .

Низкая кислотность почвы является причиной фосфорного голодания растений, а также недостатка железа, марганца, бора и других микроэлементов, которые в этих условиях находятся в нерастворимой, а следовательно, недоступной для растений форме (Рассел, 1955).

Весьма тщательно продуманные опыты по изучению влияния рН на поглощение растениями элементов минерального питания позволили установить также специфические различия отдельных элементов. Ионы кальция и фосфат-ионы хуже поглощаются при низких значениях рН, а фосфат-ион и при высоких, т. е. в условиях сильно щелочной реакции среды. На поглощение магния, калия, азота реакция среды в пределах рН 4,0—9,0 существенного влияния не оказывает (Агпон, Johnson, Fratzcaе, 1942).

Продуктивность растений при различных рН связана также и с разносторонним действием этого фактора на ряд важнейших физиологических процессов. Так, фотосинтез высших растений (кукурузы) значительно снижается в условиях кислой реакции питательной среды (Андрееенко, Алехина, 1961; Климашевский, 1964 и др.). При этом в растениях значительные изменения наблюдаются и в содержании и соотношении разных форм сахаров, белкового и небелкового азота и различных аминокислот (Авдонин, 1957; Андрееенко и др., 1960, 1961, 1962, 1963).

Возможно, что в кислой среде снижение продуктивности растений, которая связана прежде всего с интенсивностью ростовых процессов, обусловлено нарушением синтеза ростовых веществ в корнях и дальнейшего использования их растениями. Показано, что пасока кукурузы, выращенной при кислой реакции среды (рН=4,0), содержит так много ростаактивирующих веществ, что тормозит, даже при низких концентрациях пасоки, рост корневого каллюса моркови, дающего огромный прирост при выращивании его на питательной среде с добавлением пасоки растений, выросших при рН=7,0 (Андрееенко, Потапов, Косулина, 1964).

Одним из важных путей влияния рН на растительный организм следует считать глубокое действие кислотности среды на активность ферментных систем. Необходимо строго

кондиционировать рН, чтобы определить удельную активность фермента при оптимальной дозировке этого фактора. Каждый фермент может быть максимально эффективным только при оптимальном для его действия значении рН. Установлено, что рН влияет на сродство фермента к субстрату и к ингибитору. Константы действия ингибиторов ферментов в значительной степени зависят от рН. От него же зависит скорость ферментативной реакции в условиях насыщения субстратом, а также стабильность самих ферментов. Большинство ферментов инактивируется в растворах с рН ниже 5,0 или выше 9,0. Имеются лишь некоторые исключения из этого правила (Диксон, Узбб, 1961).

Влияние рН на сродство ферментов к субстрату находит свое выражение в том, что по обе стороны от оптимума рН активность фермента падает в связи со снижением насыщения субстратом из-за уменьшения сродства.

Причина влияния рН на активность ферментов, так же как и влияние рН на все другие процессы в организме, может заключаться в изменении ионизации отдельных компонентов действующей системы при изменении рН. Ионизация может меняться у свободного фермента, у субстрата или у фермент-субстратного комплекса.

В белках (а ферменты, как известно, являются веществами белковой природы) имеется большое число ионизирующихся групп. С наличием этих групп связана возможность существования различных ионных форм белка, а распределение фермента между этими различными ионными формами белка зависит от рН и констант ионизации разных групп. Вероятно, только одна из многочисленных ионизирующихся групп белка каталитически активна (с этим связан ограниченный оптимум рН), но состояние ионизации остальных групп, находящихся в непосредственной близости от активного центра, оказывает очень большое влияние на уровень активности фермента. Нередко в целях упрощения рассматривают изменения активности фермента в зависимости от степени ионизации его кислой или основной группы. Степень ионизации, в свою очередь, может изменяться при сдвиге рН в кислую или щелочную сторону от оптимума. На активность фермента оказывает влияние степень ионизации субстрата, зависящая также от рН.

Все изложенные выше соображения о связи активности ферментов с рН среды возникли за последние 10—15 лет, однако данных по этой важнейшей проблеме еще очень мало (Диксон, Узбб, 1961).

рН оказывает сильное влияние на устойчивость белков и возможность их денатурации. Область значений рН, в которой обеспечивается устойчивость белков, относительно узкая, и отклонение от нее путем подкисления или подщелачивания растворов приводит к быстрой денатурации белка.

pH, близкие по значению к pH нейтрального раствора, обеспечивают белковой молекуле максимальную устойчивость. Наименее устойчив белок при pH, соответствующем изоэлектрической точке, специфической, как известно, для каждого индивидуального белка.

Корневые системы растений способны смещать pH окружающей их питательной среды и создавать в зоне, непосредственно прилегающей к корням, наиболее благоприятные условия pH. Сабинин получил эти результаты еще в 1928 г. Однако в сельскохозяйственной практике эта особенность растительного организма не всегда достаточна для обеспечения высокой продуктивности растений.

Почвенная среда очень обширна, ее емкость велика, процессы очень динамичны, а все это, взятое вместе, во много раз превосходит возможности растения регулировать кислотность среды в сторону, благоприятную растению. Регуляция кислотности достигается путем известкования почв, применения наиболее эффективных агротехнических приемов земледелия. Для земледелия СССР, ведущегося на больших массивах кислых почв, постоянный учет действия pH на растения, все более глубокое и разностороннее изучение этого фактора остаются одной из важнейших задач.

ЛИТЕРАТУРА

- Абуталыбов М. Г. Физиол. раст., 1956, 3, 4. Абуталыбов М., Алиева Э. Уч. зап. Азерб. ун-та, 1956, 10. Абуталыбов М. Г., Джангирова Ш. Г. Физиол. раст., 1960, 7, 5. Авдонин Н. С. Вопросы земледелия на кислых почвах. М., Сельхозгиз, 1957. Альтергот В. Ф., Киселев В. Е. «Иzv. CO АН СССР, 1960, 2. Андреенко С. С. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1961, 4; ДАН СССР, 1962, 147, 5. Андреенко С. С., Алексина Н. Д. Вестн. МГУ, сер. 6, 1961, 1; Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1962, 4. Андреенко С. С., Алексина Н. Д., Ширшова Е. Д. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1963, 4. Андреенко С. С., Казаринова Л. А. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1958, 1. Андреенко С. С., Потапов Н. Г., Косулина Л. Г. ДАН СССР, 1964, 155, 4. Андреенко С. С., Прозоровская Н. Н. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1960, 4. Баранов П. А., Кореньков Д. А. Калийные удобрения и их применение. М., Сельхозгиз, 1956. Баславская С. С. Тр. НИУИФ, 1936, 130. Белозерский А. Н. Нуклеопротеиды и нуклеиновые кислоты растений и их биологическое значение. «Баховские чтения» (14). М., Изд-во АН СССР, 1959. Благовещенский А. В. Биохимия обмена азотсодержащих веществ у растений. М., Изд-во АН СССР, 1958. Бородулина А. А., Овчаров К. Е. Физиол. раст., 1962, 9, 3. Бушуева Т. М. Бот. ж., 1964, 49, 3. Бушуева Т. М., Есюнина А. И., Чайкина Л. Ф. Вестн. ЛГУ, 1961, 3. Валиханова Г. Ж. Агрохимия, 1964, 5. Виноградский С. Н. Микробиология почв. М., Изд-во АН СССР, 1952. Владимиров А. В. Физиологические основы применения азотистых и калийных удобрений. М., 1948. Выхребенцева Э. И. Физиол. раст., 1963, 10, 1 и 3. Выхребенцева Э. И., Курсанов А. Л. Физиол. раст., 1959, 6. Диксон М., Уэбб Э. Ферменты. М., ИЛ, 1961. Дмитренко П. А., Томашевская Е. Г., Штурмова В. С. Физиол. раст., 1963, 10, 2. Егоров М. А.

Вопросы зольного питания растений. К вопросу о роли калия и магния в жизни растений. Харьков, 1923. Жолкевич В. и Корецкая Т. Физиол. раст., 1959, 6, 6. Зайцева М. Г., Седенко Д. М., Позднякова В. А. Физиол. раст., 1962, 9, 1. Зув Л. А., Голубева П. Ф. Физиол. раст., 1962, 9, 1. Иванов Л. А. Тр. СПб. о-ва естествоисп., 1905, 34, 1. Климашевский Э. Л. Питание кукурузы на дерново-подзолистых почвах. М., Изд-во АН СССР, 1964. Ключевер А., Ван-Ниль. Вклад микробов в биологию. М., ИЛ, 1959. Колосов И. И. Поглощательная деятельность корневых систем растений. М., Изд-во АН СССР, 1962. Коровин А. И., Сычева З. Ф., Быстрова З. А. Физиол. раст., 1963, 10, 2. Кулаева О. Н., Силина Е., Курсанов А. Л. Физиол. раст., 1957, 4, 4. Курсанов А. Л. Взаимосвязь физиологических процессов в растении. «Тимирязевские чтения», 20. М., Изд-во АН СССР, 1960. Курсанов А. Л., Бровченко М. И. Физиол. раст., 1961, 8, 3. Курсанов А. Л., Кулаева О. Н. Физиол. раст., 1957, 4, 3. Магницкий К. П. Магниевые удобрения. М., Сельхозгиз, 1952. Мазаева М. М. Бот. ж., 1957, 4; Агрохимия, 1964, 5. Мосолов И. В., Воллейдт Л. П. Физиол. раст., 1962, 9, 2. Мосолов И. В., Лапшина А. Н., Панова А. В. ДАН СССР, 1954, 88, 3; Удобрение и урожай, 1956, 7. Павлинова О. А., Афанасьева Т. П. Физиол. раст., 1962, 9, 2. Петербургский А. В. Обменное поглощение в почвах и усвоение растениями питательных веществ. М., «Высшая школа», 1959. Петербургский А. В., Сидорова Н. К. Изв. ТСХА, 1957, 3. Прянишников Д. Н. Удобрение и урожай, 1931, 1. Рассел Э. Почвенные условия и рост растений. М., ИЛ, 1955. Ратнер Е. И. и Самойлова С. А. Физиол. раст., 1958, 5, 3. Роголев И. Е. Физиол. раст., 1958, 5, 6. Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1955. Сингх Дж. Н. Физиол. раст., 1962, 9, 3. Сисакян Н. М., Рубин Б. А. Биохимия, 1939, 4, 2. Туева О. Ф. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 5. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1947; Физиол. раст., 1960, 7, 1. Туркова Н. С. Сб. «Памяти акад. Д. Н. Прянишникова». М., Изд-во АН СССР, 1950. Турчин Ф. В. Агрохимия, 1964, 5. Удовенко Г. В., Иванов Н. П., Ложкина Н. Н., Урбанович Т. А. Физиол. раст., 1964, 11, 4. Удовенко Г. В., Урбанович Т. А. Агрохимия, 1964, 5. Успенский Е. Е. Физико-химические условия среды как основа микробиологических процессов. М., Изд-во АН СССР, 1963. Чириков Ф. В. Изв. АН СССР, сер. биол., 1951, 5. Шестаков А. Г., Плешков Б. П. Изв. ТСХА, 1955, 3. Школьник М. Я., Маевская А. Н. Физиол. раст., 1962, 9, 3. Штраусберг Д. В. Физиол. раст., 1958, 5, 3. Янг Л., Моу Дж. Метаболизм соединений серы. М., ИЛ, 1961.

Arnon D. Agrochim., 1959, 3, 2. Arnon D., Johnson G., Fratzscae W. Plant Physiol., 1942, 17, 4. Arrhenius O. Bodenreaction und Pflanzenleben. Leipzig, 1922. Epstein E. Plant Physiol., 1961, 36, 4. Longman B. C., Russell R. S. J. Expt. Bot., 1957, 8, 23. Mazia D. Cold Spring Harbor. Simp. on quantitative biology, 1940, 8. Russell R. Martin R. J. Expt., Bot., 1953, 4, 108. Weissflog J., Mengdehl H. Planta, 1933, 19. Zimmerman M. Soil. Sci., 1947, 63, 1.

НЕОБХОДИМЫЕ РАСТЕНИЯМ МИКРОЭЛЕМЕНТЫ

В растительных и животных организмах содержатся почти все известные химические элементы. В настоящее время в растениях обнаружено 74 химических элемента. Одиннадцать из них — углерод, водород, кислород, азот, сера, фосфор, кальций, магний, калий и натрий, носящие название макроэлементов, и микроэлемент кремний — составляют 99,95% живого субстрата, и только 0,05% приходится на долю остальных шестидесяти с лишним элементов, известных под названием микроэлементов. Многие из микроэлементов, несмотря на то что они находятся в организмах в ничтожных количествах, играют чрезвычайно важную физиологическую роль. Как видно из данных табл. 5, такие важные в жизни растений микроэлементы, как бор, марганец, цинк, молибден, медь и др., содержатся в растении в тысячных и даже десятитысячных долях процента.

Долгое время в науке господствовало представление о том, что обнаруженные в растениях в ничтожных количествах элементы являются примесями, что они попадают в растение случайно благодаря наличию их в окружающей среде.

Однако физиологическими опытами в конце прошлого и начале нашего века было доказано, что внесение некоторых из этих элементов в почву или в питательную смесь при выращивании растений в водных и почвенных культурах оказывает положительное влияние на рост и урожай растений. Эти элементы стали рассматривать как стимуляторы, и им было дано название «каталитических», или «стимулирующих» удобрений. Позже благодаря разработке тонких методов очистки питательных растворов в водных культурах (Steinberg, 1935; Stout a. Arnon, 1939) была доказана совершенная невозможность нормального развития растений в отсутствие микроэлементов — бора, марганца, цинка, меди, молибдена, а для не-

Содержание химических элементов (в %) в почвах и в растениях
(по А. П. Виноградову)

Химические элементы	В почвах	В растениях
Кислород	49,00	70,00
Водород	—	10,00
Кремний	33,00	0,15
Алюминий	7,13	0,02
Натрий	0,63	0,02
Железо	3,80	0,02
Кальций	1,37	0,3
Магний	0,60	0,07
Калий	1,36	0,3
Титан	0,46	0,0001
Углерод	2,00	18,00
Фосфор	0,08	0,07
Азот	0,10	0,3
Марганец	0,085	0,001
Сера	0,085	0,05
Фтор	0,02	0,00001
Хлор	0,01	Несколько сотых
Литий	0,003	0,00001
Барий	0,05	Несколько десятиты-
		сячных
Стронций	0,03	Несколько десятиты-
		сячных
Хром	0,02	0,0005
Ванадий	0,01	0,0001
Рубидий	0,006	0,0005
Цирконий	0,03	Меньше одной десяти-
		тысячной
Никель	0,004	0,00015
Медь	0,002	0,0002
Цинк	0,005	0,0003
Кобальт	0,0008	0,00002
Бор	0,001	0,0001
Свинец	0,001	Несколько сотысяч-
		ных
Мышьяк	0,0005	0,00003
Цезий	0,0005	Несколько миллионных
Молибден	0,0003	0,00002
Торий	0,0006	—
Уран	0,0001	—
Селен	0,000001	Меньше одной мил-
		лионной
Кадмий	0,00005	0,00001
Йод	0,0005	0,00001
Ртуть	0,000001	Несколько десятимил-
		лионных
Радий	0.000000000008	Крайне ничтожное
		количество (вдвое мень-
		ше, чем ртути)

которых растений алюминия и кремния. Эти элементы были признаны абсолютно необходимыми.

Еще задолго до появления указанных открытий выдающийся русский ученый В. И. Вернадский предсказал важность этих элементов для живых организмов и создал основу учения о микроэлементах. Вернадский является основателем науки биогеохимии, объединившей некоторые геологические, биологические и химические проблемы.

Исследования Вернадского о тесной связи между химическим составом организмов и химическим составом земной коры и о непрерывно идущем обмене между ними являются блестящим образцом глубокого понимания и обоснования взаимосвязи организма и среды.

Впоследствии, в 1934 г., известный геохимик А. Е. Ферсман, развивая идеи В. И. Вернадского, писал о том, что не случайно «кларки¹ почвы и кларки живого вещества очень близки, и жизнь, очевидно, следовала прежде всего за количественным соотношением элементов, которые находятся под руками в почвенном покрове».

Большое значение открытий о роли микроэлементов в жизни растений заключается не только в том, что наши знания обогатились фактами о необходимости элементов, до того считавшихся ненужными растениями, а главным образом в том, что эти исследования показали, как велика зависимость органического мира от большинства встречающихся в природе элементов.

В процессе эволюции органическая материя оказалась тесно связанной со многими минеральными элементами, содержащимися в окружающей среде. А. П. Виноградов (1935) высказал предположение не только о возможности нахождения всех химических элементов в живом веществе, но и о физиологическом их значении, однако экспериментального подтверждения это допущение еще не имеет.

Наука о питании растений быстро развивается. Двадцать лет назад было известно, что для растений необходимы только четыре микроэлемента: бор, марганец, цинк и медь. Однако вскоре была выяснена необходимость молибдена для высших и низших растений. Почти одновременно с этим открытием, в 1939—1940 гг., была выяснена необходимость кремния для некоторых растений, в частности для свеклы. К тому же времени относятся факты, говорящие о необходимости галлия, вольфрама и ниобия для низших растений.

Сейчас доказано, что в определенных условиях и скандий является элементом, необходимым для низших растений. Выяснилось также, что для некоторых бактерий, водорослей

¹ Кларки элементов — числа, выражающие средние содержания химических элементов в земной коре в весовых или, реже, в атомных процентах.

и грибов необходимы кобальт и ванадий. Недавно доказана необходимость никеля для конских бобов, селена для определенных видов астргалов, алюминия для папоротников, иода для томатов, хлора для сахарной свеклы и способность брома в значительной степени заменять последний.

Нет сомнения, что по мере усовершенствования методов очистки питательных растворов от загрязнения следами микроэлементов будет доказана необходимость для растений еще ряда микроэлементов.

« Проблема микроэлементов имеет общебиологическое значение. Здесь проявляется единство и общность обоих миров — животного и растительного. Известно, что ряд микроэлементов (марганец, цинк, медь, железо, кобальт и, по-видимому, также и другие) необходим для нормального развития не только растений, но животных и человека. Не случайно, что в животном организме, питающемся растениями, встречаются те же микроэлементы, что и в растительном.

Отсутствие или недостаток в растительной пище того или иного микроэлемента, необходимого для человека и животных, может привести к ряду заболеваний. Исследования физиологической роли отдельных микроэлементов особенно усилились с тех пор, как выяснилось, что недостаток отдельных микро- и макроэлементов в почвах вызывает заболевания растений, животных и человека. Не только недостаток, но также и избыток микроэлементов, чрезвычайно ядовитых даже в малых дозах, может быть причиной болезней животных и человека.

Недостаток усвояемых микроэлементов в почвах снижает урожайность растений и продуктивность животных.

УЧЕНИЕ О БИОГЕОХИМИЧЕСКИХ ПРОВИНЦИЯХ

А. П. Виноградов (1938) выдвинул учение о биогеохимических провинциях. Области, ареалы, в пределах которых наблюдается определенная реакция у организмов на избыток или недостаток микро- и макроэлементов в окружающей среде, называются биогеохимическими провинциями. В основе учения о биогеохимических провинциях лежит представление о миграции микро- и макроэлементов в системе почва — растение — животный организм.

В результате резкой недостаточности или избыточности того или другого химического элемента (или элементов) в пределах данной биогеохимической провинции возникают эндемические заболевания растений и животных.

Виноградов выделяет два типа биогеохимических провинций. Первый тип биогеохимических провинций, встречающихся в виде небольших пятен или занимающих большие области, постоянно наблюдается в пределах определенных со-

временных почвенно-климатических зон. В качестве примера он указывает на существующие в пределах зоны подзолистых и дерново-подзолистых лесных почв северного полушария ряд биогеохимических провинций и эндемий. Они тянутся от границ США, через всю Европу — Голландию, Данию, Польшу, через прибалтийские республики, Подмоскowie, на Урал, далее через всю Сибирь, до рек Зеи и Буреи на востоке. Это биогеохимические провинции, связанные с недостаточностью J, Ca, Co, Cu и др. Этот тип биогеохимических провинций и эндемий является зональным и носит негативный характер, возникающий в результате недостаточности определенных химических элементов.

Второй тип — биогеохимические провинции и эндемии, находящиеся вне связи с определенной почвенно-климатической зоной. Биогеохимические провинции этого типа могут встретиться в любой зоне. Вторым типом является в областях образования ареолов рассеивания солевых отложений, вулканических эманаций, рудных тел и месторождений и носит позитивный характер, т. е. связан с избыточным содержанием химических элементов в среде и в организмах. Примером могут служить борная провинция в районе борных месторождений вокруг оз. Индер, фторные провинции вокруг действующих вулканов, молибденовые провинции Закавказья и т. д.

К учению о биогеохимических провинциях близко стоят идеи В. В. Докучаева о зональности почв, А. Е. Ферсмана об изучении геохимических провинций, Л. И. Прасолова о почвенных провинциях, Б. Б. Польшова о геохимических ландшафтах. Однако наиболее полно и всесторонне выражено единство химии среды и живых организмов в учении о биогеохимических провинциях.

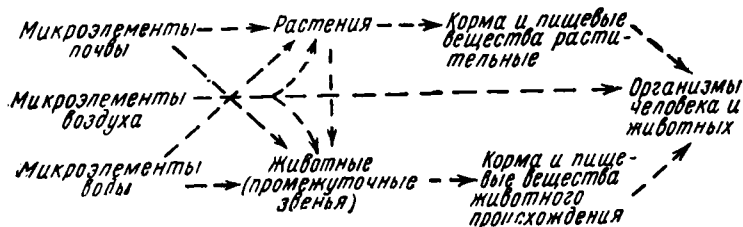
Изучение биогеохимических провинций приводит к установлению глубоких связей, существующих между химической средой и живыми организмами, — их морфологической и химической изменчивостью.

Показано, что избыточное или недостаточное содержание в различных биогеохимических провинциях определенных химических элементов влияет на характер синтеза и функций многих биологически активных соединений, например ферментов, витаминов и гормонов, в состав которых входят микроэлементы (Ковальский, 1960; Шахова, 1961; Яровая, 1962 и др.). Это ведет к изменениям в обмене веществ у животных и растений, носящих часто патологический характер.

Выявлен и изучен ряд новых биогеохимических провинций. Результаты этих исследований обобщены в работах В. В. Ковальского (1960, 1963, 1964). В последней из этих работ приводится схематическая карта биогеохимического районирования СССР, во второй — данные о биогеохимических провинциях СССР и сравнительные данные о провинциях

различных стран мира. М. А. Ришу (1964) принадлежит исследование о биогеохимических провинциях Западного Узбекистана.

В. В. Ковальский подчеркивает в своих работах (1964) важность развития исследований по геохимической экологии — области экологии, изучающей взаимоотношения живых организмов с геохимическими факторами среды. Он указывает, что степень накопления микроэлементов организмами и обмен веществ у них определяются не только геохимией среды и биологическим состоянием организмов, но и характером пищевых цепей, или цепей питания, и их отдельных звеньев, показывающих биохимические пути миграции микроэлементов в биосфере. Цепями питания называются последовательные ряды организмов, связанных между собой пищевыми отношениями.



Изучение эндемических заболеваний и нарушений в обмене веществ животных в различных биогеохимических провинциях приняло довольно большой масштаб в нашей стране: особенно подробно изучены акабальтозы и иодная недостаточность у животных. В меньшей степени оказывается исследованным поведение растений в биогеохимических провинциях.

В работе М. Я. Школьника (1960) сделана попытка выделить наиболее крупные биогеохимические провинции с недостаточностью определенных микроэлементов для растений и обобщить имеющиеся данные о функциональных болезнях и явлениях изменчивости растений в связи с избыточностью и недостаточностью макро- и микроэлементов в различных биогеохимических провинциях. Биогеохимические провинции с избытком микроэлементов в почвах чаще всего ведут к нарушению обмена веществ и к страданию как животных, так и растений. В некоторых же случаях, как например в биогеохимических провинциях, отличающихся избытком селена, нарушения в обмене веществ наблюдаются только у животных и не имеют место у растений.

Чаще всего биогеохимические провинции с недостаточностью тех или иных микроэлементов являются общими —

вызывают нарушения в обмене веществ как у животных, так и у растений. Однако в тех случаях, когда нет полного совпадения в необходимых растениям и животным микроэлементах или при различии в необходимых тем и другим концентрациях микроэлементов, отдельные биогеохимические провинции могут являться ими по отношению только к растениям или животным. Примером этому служат биогеохимические провинции, характеризующиеся недостатком необходимого для животных иода или отличающиеся недостатком необходимого растениям молибдена и бора.

Такое же явление наблюдается в отношении биогеохимических провинций с комплексной недостаточностью микроэлементов. Так, например, сильно опесчаненные дерново-подзолистые и торфяно-болотные почвы, выделенные Ковальским как биогеохимические провинции с недостатком кобальта и меди, для растений являются провинциями с недостаточностью не только этих двух элементов, но и часто с недостаточностью бора в случае торфянисто-болотных почв и цинка, магния и часто молибдена в случае с сильно опесчаненными дерново-подзолистыми почвами.

Необходимо также учесть большую пестроту почвенного покрова в пределах одной и той же биогеохимической провинции.

Так, например, Я. В. Пейве (1960), указывая, что Латвийская ССР относится к биогеохимической провинции, бедной по содержанию кобальта, меди, цинка, молибдена и других микроэлементов, отмечает, что в республике наблюдаются большая пестрота почвенного покрова и резкие различия в содержании микроэлементов в почвах различных районов. Он совершенно справедливо считает, что в пределах биогеохимической провинции, бедной по содержанию микроэлементов, необходимо в целях дифференциации применения их в сельском хозяйстве детальное изучение и картирование содержания микроэлементов в различных почвах. Это сейчас осуществлено в Латвийской ССР в отношении Co , Cu и Zn , а также в значительной части Украинской ССР в отношении B , Mn и Zn .

Для биогеохимических провинций, отличающихся недостаточностью определенных макро- и микроэлементов, характерно распространение эндемических болезней растений при резко выраженном их недостатке; для провинций же с избытком определенных микроэлементов, судя по имеющимся, еще немногочисленным данным, типично не только распространение эндемических болезней, но и появление морфологических изменений растений вплоть до появления новых видов.

Так, например, избыток, селена сыграл, по-видимому, определенную роль в видообразовании астрагалов, которые являются концентраторами селена. Районы с высоким содержанием

селена в почвах, как показали американские исследователи, отличаются наибольшим видовым разнообразием астрагалов. Некоторые астрагалы (*Artragalus pectinatus* Dougl., *Aplorappus fromontii* A. Grey) совсем не найдены на почвах, не содержащих селена.

Следуя представлениям А. П. Виноградова (1952), что химический состав организмов отражает историю их формирования, М. А. Ришем и Л. А. Ездаковой (1960) была сделана попытка увязать высокую концентрацию лития в дерезе русской (*Lyrium ruthenicum* (Murr.) L.) и дерезе туркменской (*L. turkomanicum* Turcz) с обильным распространением этого растения в определенных местностях, чтобы получить представление об условиях, в которых формировался указанный вид. На основании проведенных исследований авторы приходят к выводу, что дереза русская и туркменская формировались как вид на обогащенных литиевыми солями почвах пойменных тугаев, приспособляясь к ее повышенной засоленности. Дереза русская служит индикатором литиевого засоления почвы.

Согласно данным И. В. Шаховой (1961), полыни и маревые, являющиеся концентраторами бора, самые характерные растения борной биогеохимической провинции Северного Казахстана, отличающейся избыточностью бора в почве.

Выявлены эндемические заболевания у растений и явления изменчивости у многих видов в биогеохимической провинции Южного Урала, обогащенной никелем (Сторожева, 1954). Были обнаружены белые и безлепестковые уродливые формы *Anemone patens*, а также уродливые формы астры мохнатой и астры татарской. У этих астр обычные соцветия с желтыми цветками совершенно не образуются, а цветки располагаются по всему стеблю в каждом междоузлии. Уродливые формы астр настолько приурочены к никелевым месторождениям, что могут быть использованы как индикаторы при поисках этих месторождений.

Под влиянием избыточности бора наблюдается угнетение точек роста, в результате чего у растения появляется распластанная или плотная подушковидная форма наземной части (Швыряева и Малашкина, 1960). Такая распластанная форма наблюдается у прутняка (*Kochia prostrata* Schrad.), образующего на гидроборацитовых месторождениях густые, горизонтально стелющиеся ветви, которые несут на себе большое количество почек, раздвигающихся затем в очень короткие вертикальные побеги. Образуется характерная распластанная или плотная подушковидная форма прутняка, почти не имеющая генеративных побегов. Аналогичное явление угнетения верхушечной точки роста наблюдается также у биорггуна (*Anabasis salsa* v. *depressa* Benth.)— возникает своеобразная распластанная форма с щитовидно торчащими члениками,

резко отличающимися от нормального облика биюргуна. Одновременно изменяется и сама форма члеников; верхушка члеников обычно засыхает и отмирает, оставшаяся же часть сильно увеличивается в диаметре, вздувается, и весь членик приобретает характерную бутылкообразную форму.

Описаны морфологические изменения под действием избыточности бора у терескена (*Eurotia ceratoides* С. А. М.) и признаки функциональных заболеваний ряда других растений: шерстистой солянки (*Salsola lanata* Pall.), листовичной солянки (*Salsola laricina* Pall.) и др.

В результате нарушения физиологических процессов под действием избыточных количеств бора появляется хлороз и дегенерация хлоропластов. Характерной особенностью борной геохимической провинции является массовое распространение галлообразования у растений, что связано со снижением их устойчивости.

Высокие концентрации В в почвенном растворе оказывают большое влияние не только на морфологическое строение растений, но и на их внутреннюю структуру. Избыток бора в почвах приводит к образованию специфических клеток, не свойственных данному виду растений в нормальных условиях существования. Так, у итсегека (*Anabasis aphylla* L.) в сердцевине стебля появляются в большом количестве каменистые клетки; у кермека полукустарникового (*Limonium suffruticosum* (Ktз.) L.) камбий одновременно с клетками сердцевинки образует толстостенные клетки, являющиеся видоизмененными волокнами, которые выполняют механическую функцию; у солероса (*Salicornia herbacea* L.) в ассимиляционной ткани возникают сферические, вытянутые клетки типа водоносных трахеид со спиральными утолщениями стенок, служащих для избыточного вывода солевого раствора из растения.

Однако не все растения на месторождениях бора обнаруживают морфологические изменения. Например, натронная солянка и кермек полукустарниковый очень устойчивы к бору и способны произрастать даже на чистом улексите, не образуя измененных форм. Очень устойчивы также злаки, способные в условиях борной избыточности незначительно увеличить содержание бора в тканях. Здесь проявляется различная видовая, а часто и индивидуальная способность растений к приспособлению по отношению к избытку определенных химических элементов.

У мака спутанного (*Papaver commutatum* F. et M.) была обнаружена форма с необычно большим развитием черной окраски на лепестках (черный крест); эта форма оказалась приуроченной к выходу грунтовых вод, обогащенных медью и молибденом на Кармир-Карском участке Каджаранского месторождения Армянской ССР (Малюга, Малашкина и Макарова, 1959). Изменение формы цветка мака крупнокоробочно-

го (*Papaver macrostomum* Boiss et Huet) обнаружено в районе сел. Аткаыз в Южной Армении на почвах, обогащенных свинцом и цинком (Малашкина, 1960). Нормальный цветок данного вида мака имеет четыре лепестка венчика с цельными ровными краями. Измененные цветки обладают рассеченными, лопастными краями венчика; число лопастей и степень рассеченности сильно варьируют (от однолопастных лепестков до пяти-шестилопастных). Встречались и формы, у которых рассечение края лепестка доходило до основания, что приводило к увеличению числа лепестков — появлению махровости.

Все эти факты показывают правильность утверждений В. В. Ковальского (1964), что в биогеохимических провинциях, по-видимому, совершается и совершался естественный отбор морфологических и физиологических форм, устойчивых и приспособленных к особенностям химической среды.

В провинциях с недостатком микроэлементов хотя и наблюдаются также некоторые морфологические изменения, как например розеточность и мелколистность при недостатке цинка, деформация плодов при недостатке бора и меди, но эти изменения не столь значительны и не смогли сыграть какую-либо роль в процессах формо- и видообразования у растений, как это могло наблюдаться при избытке определенных микроэлементов в среде.

Однако в условиях эксперимента М. Я. Школьник и А. Н. Маевская (1960) наблюдали интересные морфологические изменения при недостатке бора. При исключении бора у всех бывших в опыте растений листья оказались не цельнокрайними, а имели весьма причудливую форму с различной степенью рассеченности, отличались большими изменениями в характере жилкования, которое отдаленно напоминало параллельное жилкование злаков. Во многих появлялись полностью или частично редуцированные листья или листья с частичной или полной редукцией только одной половины листа, асимметричные листья. Как показали дальнейшие исследования (Школьник, Маевская, Боженко, Алексеева, 1964), при исключении бора в начальные периоды роста два года подряд у подсолнечника появлялся лист, напоминающий сложный лист, и двойной лист, у которого две листовые пластинки сидели на одном общем черешке. Было также обнаружено сохранение морфологических изменений у восьми растений из сорока растений первого семенного поколения.

Авторы высказывают предположение, что морфологическую изменчивость, вызванную борной недостаточностью, можно связать с нарушениями в нуклеиновом и энергетическом обмене, наблюдающимися при недостатке бора.

В последние годы появились исследования, в которых показано, что внесение аналогов пуриновых и пиримидиновых

оснований (2-тиоурацила, 5-бромурацила, 8-азагуанина и др.) приводит к морфологическим изменениям растений. Так, с помощью 8-азагуанина у получавших бор растений подсолнечника были вызваны типичные морфологические изменения, характерные для не получавших бора растений (Школьник, Троицкая и Маевская, 1965).

Известно, что аналоги оснований нуклеиновых кислот, вступающая в конкурентные отношения с естественными основаниями, замещая их, ведут к нарушениям в структуре нуклеиновых кислот, подавлению синтеза белка и к синтезу необычных нуклеиновых кислот, белков и ферментов, что ведет к нарушению жизнедеятельности меристем, деления клеток и появлению морфологических изменений. Таким образом, наблюдающиеся в отсутствие бора морфологические изменения связаны, очевидно, с какими-то наступающими при лишении растений бора изменениями, ведущими к нарушениям в системе синтеза белка и, возможно, к синтезу не свойственных данному растению нуклеиновых кислот и белков.

Есть основания предполагать, что морфологические изменения растений, наблюдающиеся в биогеохимических провинциях с избыточным содержанием приведенных выше микроэлементов, также объясняются какими-то нарушениями биохимических процессов, приводящими к синтезу не свойственных растению нуклеиновых кислот и белков. В связи с изложенным представляют большой интерес данные о мутагенном действии марганца (Demerec a. Hanson, 1951). Так, показано, что это действие Mn связано с его способностью реагировать с ДНК (Roberts a. Altous, 1951). Имеются также данные о влиянии на мутагенез ртути и меди.

Приведенные материалы о значении бора в морфогенезе высших растений, а также новые факты о его влиянии на морфологическую изменчивость микроорганизмов (Pegini a. Zamgini, 1958) указывают на перспективность подобных исследований.

Имеющиеся в литературе данные (Ломаци, 1935; Шанкар и Барт, 1955) о влиянии кобальта, меди и других тяжелых металлов на морфологическую изменчивость дрожжей указывают на необходимость изучения влияния недостаточности и избыточности целого ряда микроэлементов на морфологическую изменчивость высших и низших растений.

Большой интерес представляет вопрос о мутациях, приспособленных к высоким токсическим дозам меди. Из литературы известны факты адаптации *Ankistrodesmus* и дрожжей к высоким, токсическим дозам меди. Интересно, что препараты РНК из приспособленных к меди дрожжевых клеток вызывают повышение устойчивости к высоким дозам меди в нормальных клетках.

Дальнейшие исследования в этой области помогут рас-

крыть механизмы, лежащие в основе морфологической изменчивости, вызванной избытком и недостатком микроэлементов, что несомненно будет иметь значение для развития теории эволюции.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ

Форма микроэлементов, обнаруживаемых в организме

Многие металлы, в том числе необходимые растениям микроэлементы (В, Мп, Zn, Cu, Fe, Mo, Co), имеют весьма выраженную способность к комплексообразованию с различными органическими соединениями. Поэтому есть основание считать, что эти элементы в растительных клетках находятся главным образом в составе органо-минеральных комплексов.

Способность микроэлементов давать с органическими соединениями органо-минеральные комплексы или внутрикомплексные соединения имеет большое значение в процессах внутриклеточного обмена. Первую рациональную постановку вопроса о значении органо-минеральных соединений мы встречаем у известного русского химика Г. Г. Густавсона (1937), который почти 90 лет назад в своей известной актовой речи «О химической роли минеральных солей в органической природе» высказал следующее: «В растениях, да вообще в организмах, большая часть солей находится уже не в виде солей, а в виде сложных органо-минеральных тел. До сих пор на эти тела обращали мало внимания... Одна из элементарнейших истин химии, с которой приходится знакомиться с самого начала изучения этой науки, заключается в том, что свойства соединения отличны от свойств тел, его составляющих. Соединение способно вступить в такие реакции, в которые не вступают тела, из которых оно произошло». Густавсон указывал, что нельзя упускать из виду возможную связь и зависимость органического мира от минерального и что необходимо исследовать этот вопрос, так как иначе нельзя постигнуть явления, происходящие в природе, овладеть ею.

Дальнейшее развитие науки показало верность высказываний Густавсона. Так, известный специалист по металлоэнзимам Р. Дж. П. Вильямс (1961) отмечает, что изучение белков или ионов металлов вне их связи друг с другом невозможно, так как роль иона металла в ферменте не определяется только его собственными свойствами или свойствами белка. Ион металла влияет на свойства белковой молекулы, воздействуя на свойства окружающих его групп белка либо путем образования химической связи, либо через посредство возникающих по соседству с ионом электростатических полей. Он может также влиять на конфигурацию белковой молекулы. В свою очередь, белок изменяет свойства иона металла, снабжая его партнерами для образования координационных комп-

лексов, причем эти партнеры связываются с различной силой и располагаются в окружающем ион металла пространстве в разнообразных симметричных или асимметричных сочетаниях, что существенно изменяет свойства отдельных катионов. Примером может служить железо, проявляющее различные свойства в различных протеидах: железопорфирины образуют с белком комплексы с участием карбоксильных ионов белка (каталаза), аминокрупп белка (пероксидаза), имидазольных остатков белка (гемоглобин).

В настоящее время уже хорошо изучены химические соединения бора, меди, железа, молибдена. Установлено, например, что борная кислота легко вступает в соединения по типу эфирной связи со спиртами, углеводами, оксикислотами (Gergard, 1961). Показано, что борная кислота дает комплексы с рядом соединений, известных как составные части клетчатки: *d*-фруктозой, *d*-галактозой, α -*d*-глюкозой, *d*-арабинозой, *d*-маннозой, *l*-рамнозой, *d*-рибозой, *d*-арабитолом, *d*-маннитом, перситолом, пиридоксином (витамин В₆), пирокатехином, аскорбиновой кислотой, некоторыми флавонами, дульцитолом и др. (Winfield, 1945).

Имеются сведения (Kuthy, 1956), что В дает комплексное соединение с АТФ, которое под влиянием света легче отщепляет фосфорную кислоту, чем одна АТФ. По-видимому, под влиянием В увеличивается фотосенсибилизирующая роль АТФ.

Много данных о комплексных соединениях меди с различными органическими соединениями. Обнаружена высокая стабильность медных комплексов с рядом органических соединений, они обладают большей стойкостью, чем никелевые, цинковые, кобальтовые, марганцевые, кадмиевые, железные и магниевые комплексы (Albert, 1953). По степени стабильности некоторых внутрикомплексных соединений медь уступает только трехвалентному железу. Точно так же имеется огромное количество данных о комплексах и других необходимых микроэлементах с различными органическими соединениями и об устойчивости этих комплексов.

В сочетании с органическим комплексом активность микроэлементов возрастает в сотни, тысячи, а иногда и в миллионы раз по сравнению с его ионным состоянием.

При изучении различий в каталитическом действии свободного иона железа, обладающего слабым окислительным действием с железом в органо-минеральном комплексе, было показано, что комплексно связанное железо в сочетании с пиррольным кольцом в несколько раз более каталитически активно (Троицкий, 1960). При связи железа с четырьмя пиррольными кольцами такой комплекс уже в 1000 раз более активен, чем неорганическое железо. В геминном же комплексе, где железо связано не только с пиррольными кольцами,

но и со специфическим белком, например в геминовом ферменте каталазе, его активность выше в десяток миллионов раз. 1 мг комплексно связанного таким образом железа эквивалентен, как указывает А. И. Опарин, каталитическому действию 10 т неорганического железа.

Точно так же кобальт в кобаламине (витамин В₁₂) в тысячи раз реактивнее неорганического кобальта.

При изучении комплексных соединений меди с различными органическими соединениями, содержащими азот, выяснилось, что некоторые из этих соединений обладают способностью разлагать перекись водорода в миллионы раз быстрее, чем серноокислая или хлористая медь (Николаев, 1954).

Приведенные факты представляют огромный интерес и показывают, насколько повышается реактивность микроэлементов в сочетании с органическими соединениями.

При соединении микроэлементов с белками возникают вещества, обладающие выраженной биологической активностью даже в том случае, когда эти образовавшиеся соединения не являются ферментами. Известно, например, что гемицианин, содержащий в своем составе медь, — основной дыхательный пигмент крови многих видов беспозвоночных животных; гемакупреин, гематокупреин и железо-медь-нуклеопроteidные комплексы представляют собой промежуточные соединения, участвующие в синтезе гемоглобина, цитохромов и цитохромоксидазы у высших животных и человека.

Комплексообразование металлов с белками обычно сопровождается значительным усилением каталитических свойств, однако это наблюдается не всегда.

Большой интерес представляют неферментные белковые и небелковые комплексы меди, обладающие каталитическими свойствами. В зависимости от химической природы белка, с которым комплексируется медь, и от соотношения компонентов такие протеиновые комплексы могут обладать или не обладать каталитической активностью (Михлин, 1956). Известна большая чувствительность аскорбиновой кислоты к ионам и к белковым комплексам меди, что объясняется, как выяснилось, структурными особенностями этой кислоты. Альбумин, например, дает с ионами меди комплексы, очень активные по отношению к аскорбиновой кислоте. Согласно Л. А. Николаёву, инсулин усиливает аскорбиноксидазное действие меди. С другой стороны, комплексы меди с эдстином и желатиной каталитически активны только при определенном сочетании.

Точно так же как и белковые, небелковые комплексы меди могут обладать более слабой или, наоборот, более сильной каталитической активностью по сравнению с ионогенной медью. Так, например, показано, что оксидазная активность меди по отношению к аскорбиновой кислоте снимается при комплек-

сировании металла с гликоколом, еще более — с тирозином и аланином (Николаев, 1954); при комплексовании меди с гистидином, наоборот, наблюдается усиление медного катализа (Михлин, 1956).

Имидазольный комплекс меди энергично окисляет гидроксид и пирогаллол, в то время как ионогенная медь не способна усиливать окисление последнего. Вообще же оксидазная активность меди очень мала по сравнению с пероксидазной.

Имеются интересные данные о комплексах металлов с нуклеиновыми кислотами.

Получены высокоочищенные препараты РНК из печени, поджелудочной железы, из *Euglena gracilis* и других материалов (Wacker a. Vallee, 1959). При выделении препаратов нуклеиновых кислот все реактивы предварительно очищались от загрязнений металлами. Обнаружено, что препараты РНК из различных органов содержат значительное количество металлов. Хром, никель и марганец обнаружены в концентрациях значительно больших, чем в исходном материале, из которых выделены препараты РНК. Металлы удаляются из препаратов РНК с трудом при диализе. Показано, что железо в РНК из печени телят образует смешанный комплекс с 1,10-фенантролином, что указывает на прочность связи этого металла с РНК. Среднее содержание металла в препаратах РНК из печени телят (в μ на грамм РНК): Са — 930, Мп — 500, Fe — 360, Zn — 291, Cu — 147, Ва — 99, Сг — 86, Ni — 63, Al — 37, Sr — 26. Авторы указывают, что постоянное обнаружение многих металлов в высокоочищенных препаратах РНК позволяет предполагать, что металлы принимают участие в сохранении конфигурации молекулы РНК, может быть в связывании пуриновых и пиримидиновых оснований с помощью ковалентных связей, в которых, видимо, участвуют атомы азота или электроны оснований. Высказано также предположение, что металлы функционально связаны с синтезом белка или передачей генетической информации. Данные о наличии металлов в нуклеиновых кислотах позволяют, по мнению этих авторов, приблизиться также к решению вопроса о биологической функции и специфичности этих соединений.

В другой работе этих же авторов приводятся данные о выделении из бычьей печени рибонуклеотида, содержащего хром. Спектральным анализом кроме хрома обнаружены также Mg, Sr, Ва, Al, Fe, Ni, Zn. Авторы считают, что найденные металлы могут играть значительную биологическую роль в стабилизации структуры нуклеиновой кислоты благодаря межмолекулярным сшивкам через ионы металлов по типу «сэндвичей». Специфическое комплексование между белком и нуклеиновой кислотой, согласно их предположению, зависит от ионов металлов.

Открытия о металлоорганических комплексах и металлоэнзимах привели к новым взглядам на антагонизм ионов.

Высказано предположение о существовании биологического (Ramamoorthy, 1955) антагонизма между микроэлементами, соревнующимися за один и тот же органический комплекс. Это допущение может служить объяснением действия и взаимодействия микроэлементов, а также может помочь пониманию эволюции таких, например, органических структур, как хлорофилл и гемоглобин. Действительно, показано, что рубидий, цезий и калий в состоянии конкурировать друг с другом за соединение с органическими веществами в корнях ячменя (Erstein a. Hagen, 1952).

Выявление способности элементов конкурировать за один и тот же органический комплекс привело к новому пониманию фактов, открытых Хопкинсом (Hopkins, 1930) и другими исследователями о важности определенных соотношений Fe : Mn. В опытах этих авторов избыток Mn был равносителен недостатку Fe, и наоборот. Раньше предполагалось, что это связано с тем, что избыток одного из этих элементов ведет к окислению другого, вызывая его недостаток, и что Mn оказывает влияние на соотношение окисного и закисного железа в клетках.

Однако в дальнейшем было показано (Hewitt, 1951), что не только марганец, но некоторые другие элементы, например кадмий и цинк, могут вызвать недостаток железа, и это явление не зависит от окисления — восстановления, так как эти элементы не могут менять валентность, подобно марганцу. При изучении (Weinstein a. Robbins, 1955) влияния различных количеств марганца и железа на активность железосодержащих ферментов — каталазы и цитохромоксидазы при недостатке Fe и избытке Mn, была обнаружена низкая активность этих ферментов. Авторы считают, что эти данные подкрепляют представление о том, что недостаток Fe при избытке Mn вызван прямой конкуренцией между Fe и Mn за положение в геме железосодержащих энзимов.

Вопрос о металлоорганических комплексах получил особое значение в связи с открытием возможности применения внутрикомплексных соединений — хелатов в борьбе с хлорозами, вызванными недостатком железа, и в борьбе с недостаточностью микроэлементов. Эти открытия внесли много нового и интересного в биологию, особенно в вопрос о формах нахождения микроэлементов в растениях, и дали возможность подойти к изучению физиологической роли микроэлементов с несколько иной стороны. Они произвели, как указывает Г. Уолтон (1960), целую революцию в аналитической химии и знаменуют собой развитие новой области химии.

Остановимся на истории этого вопроса, чтобы показать, как решение практических вопросов может стимулировать

появление огромных по своему масштабу открытий в области теории.

Эти открытия связаны с поисками путей устранения хлорозов растений. Вопрос о снабжении растений железом, как известно, представляет во многих случаях большие трудности. Хлорозы причиняют огромный вред, особенно плодоводству. Корневое и внекорневое питание растений железом часто не дает положительных результатов. Хлорозы относятся во многих случаях к трудноизлечиваемым болезням.

В связи с этим зарубежные ученые начали искать методы снабжения растений железом, находящимся в комплексной форме, стараясь обойти его ионогенную форму. В принципе такие комплексы можно было бы получить с ферроцианидом, но он отравляет растения. Гуматы железа были бы годны, но их трудно получить. Широкое распространение получили лабораторные опыты с применением солей железа, лимонной, винной и щавелевой кислот, но эти соединения оказались негодными для практики, так как почвенные микроорганизмы быстро разрушают их, и железо выпадает в осадок.

В 1951 г. Джекобсон (Jacobson) обратил внимание на внутрикомплексные соединения (хелаты), или комплексоны, которые были давно известны русским химикам-аналитикам (Ильинский, 1885; Чугаев, 1905 и др.), но которым до этого не придавали большого значения.

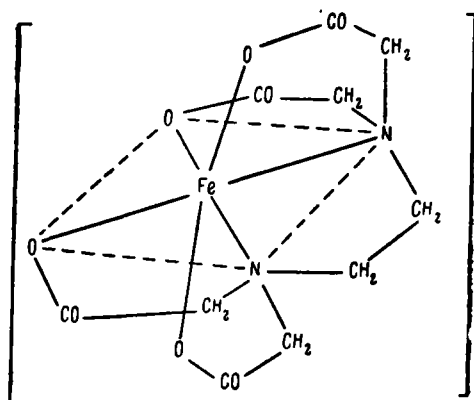
Хелатами, или «клешневидными комплексами», называются внутрикомплексные соединения, имеющие клешневидные связи. Разнообразие применения внутрикомплексных соединений зависит от одного их особого свойства — способности схватывать как бы клешней краба атомы металла и связывать их в соединения; они связывают даже следы металла, имеющегося в жидкости.

Теория всех типов комплексных соединений была создана в 1893 г. Вернером путем введения двух понятий: побочной валентности и координационной, или донорно-акцепторной, связи.

Одним из примеров, на котором можно познакомиться со структурой внутрикомплексных соединений — хелатов, может служить гликолят меди.

В этом соединении медь замещает два водорода в двух группах — COOH — силами так называемой главной валентности, в данном случае электровалентности. Кроме того, Cu связан пунктирной линией с аминным азотом этого соединения. Азот здесь использовал три своих валентных электрона на ковалентную связь: 1 — с двумя водородами и 2 — с одним атомом углерода. Кроме того, азот взаимодействует имеющимися у него еще в запасе 2 электронами с атомами меди, связываясь с ней так называемой координационной, или побочной, валентностью.

bach, Kampitsch a. Steiner, 1945) и продолжено в США (Martell, 1947). В настоящее время промышленность выпускает несколько внутрикомплексных соединений, известных под названием версен, секвестрен, нуллагион, трилон.



Структурная формула хелата железа с этилендиаминотetraуксусной кислотой (Fe EDTA)

Леонард и Стюарт (Leonard a. Stewart, 1953) и другие исследователи использовали открытие Якобсона и через год нашли нити для излечения опасных железных хлорозов во Флориде. В дальнейшем аналогичные опыты начали весьма успешно проводить везде. Кроме хелатов железа были получены хелаты таких микроэлементов, как медь, цинк, марганец, молибден: CuЭДТА, ZnЭДТА, MnЭДТА, MoЭДТА, которые применяются как микроудобрения, особенно для внекорневых подкормок.

Позже появился ряд новых хелатов, примененных с успехом в практике. К ним относятся диэтилентриаминпентауксусная кислота (ДТПА), оксиэтилэтилендиаминтриуксусная и диэтилентриаминди-о-оксиуксусная кислоты, которые отличаются устойчивостью в присутствии значительных концентраций кальция. Применение ДТПА дало положительные результаты в работе с хлорозом ряда плодовых растений и винограда (Островская, Железнова и др., 1963).

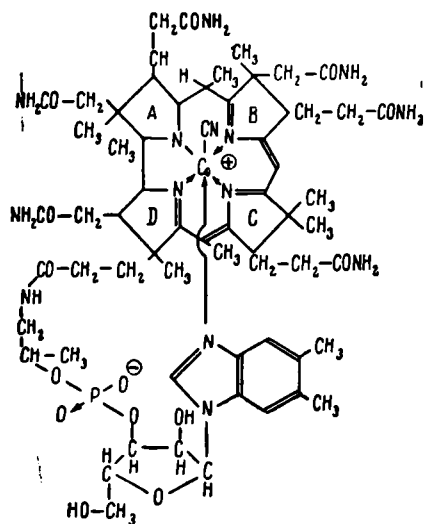
В ряде районов Советского Союза, в частности на Украине, в Грузии, Молдавии, в республиках Средней Азии, районах Поволжья, распространение хлороза на нейтральных и карбонатных почвах приводит к снижению продуктивности и гибели на значительных площадях ряда ценных культур (винограда, плодовых деревьев, ягодников, масличной розы, табака, кукурузы). Применение комплексон-хелатов в настоящее время является одним из наиболее действенных средств по борьбе с известковым хлорозом растений.

При рассмотрении характерных свойств хелатов возник вопрос, не образуются ли в растительных и животных организмах такие вещества и не используются ли они в обмене веществ с большой активностью.

Установлено, что это действительно имеет место. Такие важные соединения, как хлорофилл, гемины — составные части гемоглобина и железосодержащих дыхательных ферментов, а также некоторые другие ферменты являются хелатами, в которых Fe, Cu, Mg, Co весьма сильно связаны с органическим комплексобразованием и часто могут быть освобождены только при распаде органического вещества. Интересно, что дыхательные функции беспозвоночных также осуществляются при посредстве внутрикомплексных соединений, являющихся производными металлов переменной валентности, например ванадия, меди, марганца и др.

Хлорофилл и гемоглобин, играющие совершенно исключительную роль в жизнедеятельности растений и животных, представляют собой типичные внутрикомплексные соединения. Они являются прототипами или структурными аналогами большого количества других внутрикомплексных и органо-минеральных соединений в организмах. Достаточно сказать, что они имеют с витамином В₁₂ общие черты в химической структуре молекул.

Витамин В₁₂ — сложное соединение с атомом кобальта в центре; для его структуры характерно наличие пиррольных группировок.



Витамин В₁₂

Применение метода меченых атомов позволило глубже познать структуру как хлорофилла, так и гема (Годнев и Шлык, 1955; Шлык, 1956).

Известно большое количество и других гемов. Преобладающей формой железопорфириновых соединений является протогематин, входящий в состав пероксидазы, каталазы и группы цитохромов.

К ферментам, содержащим во внутрикомплексном связанном виде медь, относятся полифенолоксидаза и аскорбиноксидаза.

Н. Д. Ермоленко (1960) приходит к заключению, что микроэлементы Mg, Fe, Cu, Mn, V и др. связаны в значительной своей части в организмах растений и животных в органо-минеральных соединениях внутрикомплексно и что именно такая форма связи в сочетании этих соединений часто с белками создает наиболее благоприятные условия для активирования связываемых ими газообразных веществ (O_2 , CO_2). Это играет существенную роль в окислительно-восстановительных процессах дыхания и в синтезе органических соединений в процессе фотосинтеза. В этих процессах, как считает Ермоленко, роль металла сводится к каталитическому воздействию и иницированию ценных реакций окисления — к гормональной функции организма, по его выражению.

Е. П. Троицкий (1960), рассматривая вопрос о механизме влияния столь малых концентраций микроэлементов в физиолого-биохимических процессах, также предполагает, что микроэлементы в форме внутренних комплексов иницируют цепной процесс, осуществляемый через свободные радикалы, из которых только первый возникает под воздействием микроэлементов, а в дальнейших стадиях радикальных реакций микроэлементы не принимают участия. По его мнению, начавшаяся цепная реакция может сама создавать условия, необходимые для возникновения одного звена за другим, без того, чтобы при каждом из них обязательно участвовал специальный микроэлемент. Таким образом, микроэлемент только зачинает, иницирует цепной процесс.

Хелаты играют важную роль в фермент — субстрат реакции, в том отношении, что с помощью хелатообразно связанных металлов между ферментом и субстратом образуются мостики, которые могут привести, например, к смещению конфигурации электронов.

Естественными хелатообразователями являются дикарбоновые аминокислоты, белки, гумусовые соединения, лишайниковые кислоты.

Показано (Malmström, 1953), что Mg, Mn и Zn как активаторы ферментов комплексно связаны с белком. Согласно Сент-Дьорди (Szent-Györgyi), можно стабилизировать АДФ и АТФ при помощи образования хелатов с двухвалентными

ионами магния на высоком энергетическом уровне — иначе нельзя понять, почему переносчиками энергии не могут служить также пирофосфаты.

Установлено (Martell a. Calvin, 1952; McElroy a. Nason, 1954), что металлы, не связанные с белком, могут путем хелатирования каталитически реагировать с субстратом, например при неэнзиматическом декарбоксилировании α -кетокислот. При декарбоксилировании кетоянтарной кислоты в присутствии меди образуются медь-хелатные структуры, что способствует передаче электронов от карбоксила к меди и в дальнейшем — к другим акцепторам электронов.

Показано, что пиридоксаль (производное от витамина B_6) образует со щелочными и щелочноземельными металлами хелаты, что облегчает их передвижение через мембраны.

Особый интерес представляет исследование (Heath a. Clark, 1956), выявившее, что ЭДТА и другие хелатообразователи обладают действием ростовых веществ, которое основывается на хелат-эффекте соединений. В опыте с колеоптилем пшеницы ЭДТА в количестве 10^{-5} М после 19 ч оказывали такое же действие, как 10^{-5} М β -индолилуксусной кислоты. Действие ЭДТА как ростового вещества основано, вероятно, на вмешательстве в обмен Са в клеточных стенках.

По вопросу о действии хелатов и их значении в обмене веществ накопилась огромная литература, имеются интересные обзорные статьи (Scholz, 1957; Atkinson a. Wright, 1957; Scheffer, Ulrich a. Hiesterman, 1957; Wallace, Shannen, Lunt a. Impey, 1957; Stewart a. Leonard, 1957 и др.). Исследования в этой области открывают новую страницу не только в физиологии и биохимии растений, но и в физиологии и биохимии животных, почвоведении, в аналитической химии и ряде других наук.

Микроэлементы и ферменты

Открытия о вхождении микроэлементов в состав большого числа ферментов сыграли большую роль в понимании их физиологического значения и выдвинули учение о микроэлементах в одну из важнейших проблем биологии. Стало ясно, что микроэлементы — основа основ жизни, так как почти все процессы синтеза и превращения веществ осуществляются при помощи ферментов, в состав которых часто входят микроэлементы.

Активирование ферментов металлами описано приблизительно для 200 ферментов, т. е. примерно для одной трети известных в настоящее время ферментов. К металлам, активирующим ферменты, относятся 17 катионов с атомными номерами между 11 и 56 периодической системы.

В последние годы появился ряд новых работ о значении

микроэлементов в различных энзиматических системах и о механизме их действия в этих системах. Учение о металлоэнзимах стало одной из центральных проблем биохимии и физиологии растений и животных (Gurd a. Wilcox, 1956).

В ряде обзорных сводок рассматривается основной вопрос о механизме действия микроэлементов в усилении катализа при соединении металлов с протеином (Warburg, 1949; Najjar, 1951; McElroy a. Nason, 1954; Vallee, 1955; Gurd a. Wilcox, 1956; Nicholas, 1957; Nason, 1958; Пейве, 1961). Знание функции металлов в энзиматических системах чрезвычайно важно вообще и, в частности, для понимания их совместного действия на обмен веществ.

В наиболее полном и подробном обзоре Мак Эрлоу и Нэзона (McElroy a. Nason, 1954) помимо общих сведений о металлоэнзимах приводятся интересные данные о механизме действия микроэлементов в энзиматических системах, о каталитических свойствах металлопротеиновых комплексов, о значении металлоэнзимов в углеводном обмене и в цикле лимонной кислоты, о металлофлавопротеинах и медных энзимах, о множественной активации энзимов металлами и о влиянии недостатка определенных микроэлементов, входящих в состав энзимов, на активность последних. Имеются обзоры, посвященные вопросу о значении микроэлементов в фосфорилировании (Lardy, 1951), о роли металлов в пептидазе (Smith, 1954), об окислительных металлоэнзимах (Singer a. Kearney, 1954).

Большинство микроэлементов относится к металлам. Все они в той или иной мере проявляют себя как катализаторы. Каталитическая активность иона металла может быть повышена в тысячи и миллионы раз, если к иону металла присоединить молекулы или части молекул (так называемые радикалы).

Приведем еще пример, указывающий на то, что металл, вступая в комплексное соединение с протеином, приобретает новые качества. Так, каталитическое окисление аскорбиновой кислоты медью увеличивается примерно в 1000 раз медьсодержащим ферментом аскорбиноксидазой. При этом реакция идет без образования перекиси водорода, что указывает на изменения в механизме окисления. Исследования этого фермента, так же как и содержащих медь фенолаз, показали, что ион меди, когда он связан с протеином, приобретает новые качества, дающие металлу возможность эффективно участвовать в переносе электронов.

Нэзон (Nason, 1958), разбирая вопрос о функционировании металлов в энзиматических системах, считает, что основная роль в механизме, посредством которого ион металла в комбинации со специфическим белком ферментов ведет к усилению каталитического действия, принадлежит физико-химическим связям между ионом металла и белком.

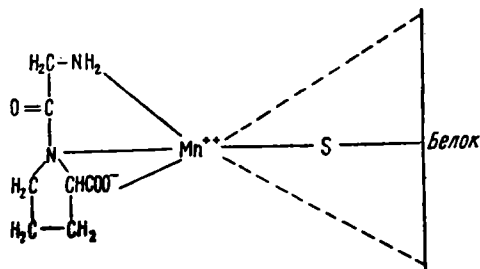
Белки ферментов могут образовывать с микроэлементами металлоорганические комплексы, так как многие аминокислоты образуют хелатные комплексы с металлами через карбоксильные или аминогруппы.

Клотц (Klotz, 1954), рассматривая типичные свойства полярных боковых цепей протеина, пришел к выводу, что в сложные соединения с металлами вступают имидазольная, карбоксильная, фенольная, α - и ϵ -аммонийная и сульфгидрильная группы. Так как большинство белков имеет по крайней мере несколько таких боковых цепей, можно ожидать, что они образуют стойкие комплексы со многими металлами. Важной функцией металла является его действие подобно мостику в связывании белка с субстратом — с соединениями низкого молекулярного веса. Клотц привел ряд примеров связывания незаряженных органических молекул с серум-альбумином в присутствии некоторых металлов. Белок, металл и органическая молекула, по-видимому, действуют вместе, чтобы образовать тройной комплекс. Автор рассматривает три общие категории действия металла как катализатора в комбинации с белком или простетической группой.

1. Первичное влияние протеина на свойства металлов. Пример такого влияния приведен выше при разборе каталитического окисления аскорбиновой кислоты медью в составе фермента аскорбиноксидазы.

2. Первичное влияние металла на качества белка фермента. Комбинация металла с белком может привести к изменению заряда последнего, благодаря чему может измениться воздействие энзима на субстрат. В качестве примера можно привести данные о том, что изменение соотношения между цинком и магнием приводит к смещению оптимума активности фосфатазы в щелочную или в кислую сторону (Sadasivan, 1950). Удалось также обнаружить, что ряд анионов, как например сера, селен, бор, активируют свободную от солей кристаллическую фумаразу и способны смещать оптимум активности фермента в щелочную сторону. Как полагает Нэзон (Nason, 1958), влияние металлов на изменение заряда белков может быть причиной влияния необходимых элементов на метаболизм растений и животных.

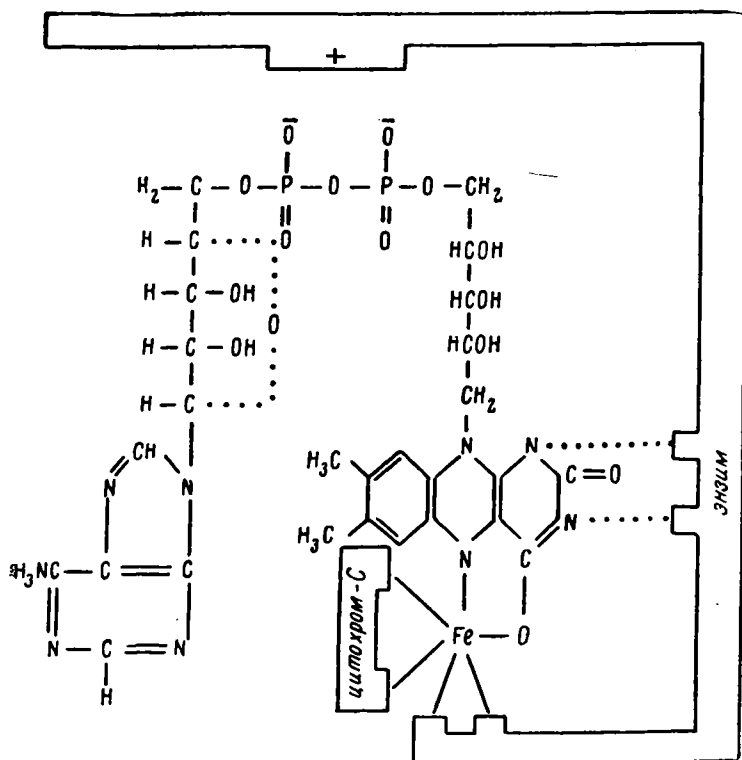
3. Совместное влияние металла и белка. Металлы и белки могут действовать совместно на усиление каталитической активности. Здесь выступает роль металла как мостика, через который энзим связывается с субстратом. Подчеркивается важность хелатной структуры между ионом металла и субстратом для обеспечения энзиматической активности. Участие марганца как связующего звена в активных промежуточных веществах ферментативных реакций происходит по схеме (McElroy a. Nason, 1954):



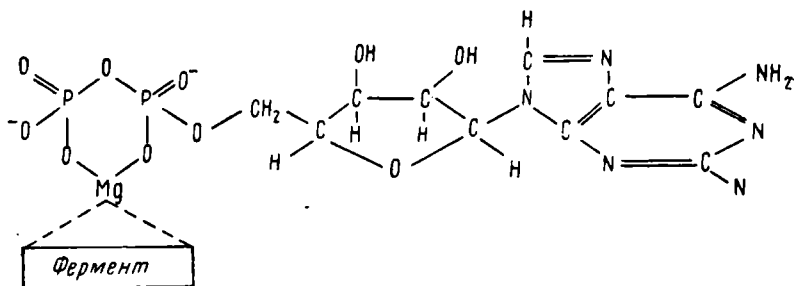
Связь с марганцем здесь осуществляется через карбоксильную и аминную группы.

Имеется и другое объяснение механизма действия металла (Klotz, 1954), согласно которому функция металла может заключаться в формировании и стабилизации промежуточной связи в органо-минеральном комплексе. Кроме того, комплексно связанный и положительно заряженный металл может увеличивать местную концентрацию ОН-групп, и эти два фактора приводят к увеличению гидролиза.

Примером связующей роли металла в сложном комплексе являются флавопротеины, которые связываются с протеином и субстратом через металл, в частности через железо, что видно из следующей схемы:



Образование клешневидной связи металла с энзимом, когда металл является связующим звеном между энзимом и субстратом, можно показать и на примере связи пирофосфатной структуры кофермента с энзимом через магний. Магний и марганец при благоприятных условиях легко образуют хелатные структуры с соединениями, содержащими пирофосфат. По Кальвину (Calvin, 1954), хелаты магния образуются при связывании АТФ, ДПН, ТПН и других пирофосфатных структур с ферментом. При этом металл магний связан двумя основными связями с рядом стоящими атомами кислорода и двумя дополнительными связями с белковой частью ферментов:



Корнберг с соавторами (Kornberg, Ochoa a. Mahler, 1948) указывает на необходимость металлических ионов в энзиматических реакциях декарбоксилирования, особенно в бета-декарбоксилировании кетокислот.

Другие исследователи (Steinberg a. Westheimer, 1951) считают, что наиболее активным участком молекулы в ферментативном действии комплекса металл — фермент, по крайней мере в каталитическом активировании процессов декарбоксилирования, является структура особого вида комплексной или клешневидной связи между металлом, карбонильными и α -карбоксильными группами субстрата, благодаря большей подвижности электронов в месте указанной комплексной связи.

Наиболее легко смещают электроны, комплексно связанные ферментом, железо, медь, марганец и молибден. Эти металлы как связующие агенты между белком и субстратом являются как бы электронными посредниками при окислительно-восстановительных процессах.

Хотя активирующее действие металлов проявляется, по-видимому, главным образом в образовании внутрикомплексного соединения в связи с пиррольными кольцами (что характерно для гема, хлорофилла) или в образовании хелатной связи (что характерно для активирования металлами действия ферментов), однако очевидно, что и при иной форме внутрикомп-

лексной связи металлы могут проявлять активирующее действие в отношении ферментов. Доказательством этому может служить, например, то, что Mn^{++} и Mg^{++} хотя и слабее образуют хелатную связь, однако хорошо активируют гидролитические ферменты.

Комбинации иона металла с субстратом и ферментом недостаточны для активации ферментов. Действие металлов в активировании ферментов имеет, по-видимому, некоторую специфичность помимо обычного комбинирования с субстратом и белком. Мальмстрем (Malmström, 1953) показал в случае с энولاзой, что бериллий, кальций и никель, которые образуют комплексы с ферментом, снижают активность последнего; магний, образующий наиболее слабый комплекс с энولاзой и субстратом, дает наилучшую активность, однако цинк, который крепко связан, также показывает высокую активность.

Многие металлы оказывают не только активирующее, но и тормозящее действие в отношении ферментов. Н. Д. Ермоленко (1960) отмечает, что это свидетельствует о том, что металлы своим положительным полем поляризуют молекулы субстрата, вызывают смещение электронов. В одних случаях это приводит к ослаблению отдельных связей, к снижению энергии активации и увеличению реакционной способности, в других случаях это может и не иметь места. Все зависит от структуры молекул субстрата, от характера реактивных групп в протеине и способности их к реакции не только с металлом, но и с молекулами субстрата. Тормозящее действие наблюдается для металлов, способных денатурировать белки.

Нейер (Najjar, 1951) разделил металлоферменты на две группы: 1) настоящие металлоферменты, обладающие четкой и определенной специфичностью к определенному металлу; металл в них крепко связан с протеином и не может быть оторван от него; 2) металлоферменты, обладающие плохо выраженной специфичностью; металл в них может быть сравнительно легко оторван от протеина и заменен другим или другими металлами в активном комплексе. К первой группе относятся ферменты, содержащие Cu и Fe , карбоангидраза, содержащая Zn , и др. (табл. 6). Ко второй — фосфоглюкомутаза, которая может быть активирована Mg , Mn , Zn и др.

Имеются указания о том, что у металлоферментов, образующих непрочные связи с металлами, ион металла находится в подвижном равновесии с органической молекулой, действующей хелатирующим образом (Пейве, 1960). В этом случае сам фермент является металлохелатом, образование которого можно изобразить следующим образом:



Из приведенного выше уравнения следует, что всякое ве-

Истинные металлоэнзимы, специфичные в отношении
определенного металла

Фермент	Металл	Фермент	Металл
Карбоангидраза	Цинк	Цитохромы	Железо
Дегидропептидаза	»	ДПН-Н-цитохром-с-редук- таза	»
Глицил-глицин-дипептидаза	»	Уриказы	Медь
Карбоксипептидаза	»	Тирозиназа	»
Алкогольдегидрогеназа	»	Лакказы	»
Глутаматдегидрогеназа	»	Аскорбиноксидаза	»
Лактикодегидрогеназа	»	Пролидаза	»
Неорганическая пирофосфа- таза	Магний	Нитратредуктаза	»
Сукциндегидрогеназа	Железо	Ксантинооксидаза	»
Каталаза	»	Альдегидоксидаза	»

щество, которое осаждает или прочно связывает металл, будет вызывать отщепление иона металла от ферментов и вызывать его инактивацию. Подобным образом могут действовать фосфаты при умеренных величинах рН, оксалаты, фториды или цианиды.

В настоящее время металлоэнзимы подразделяют (Бойченко, 1963) на пять групп:

<i>Ферменты</i>	<i>Характер связи металлов с ферментами</i>
I. Активируемые неспецифично металлами Na, Mg, Al, K, Ca, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Rb, Mo, Cd, Cs, Ba	Металлы не присоединяются прочно к ферменту
II. Протеины, содержащие Cu	Металлы являются активной группой фермента
III. Протеины, содержащие Zn	Металл входит в активную группу, содержащую кроме него и пиримидиннуклеотиды
IV. Гемопротеины, содержащие Fe	Металл входит в активную группу в прочном соединении с порфиринами
V. Металлофлавопротеины, содержащие Fe, Mo, Cu или Mn	Металл входит в активную группу фермента, содержащую кроме того и флавины

Не останавливаясь на хорошо изученных ферментных системах, содержащих медь или железо в качестве специфического металлокомпонента, рассмотрим лишь данные, касающиеся остальных трех групп ферментов. Особенно интересны сделанные в последние годы открытия об участии металлов в флавопротеиновом катализе. Обнаружено значение металлов как специфических составных частей флавопротеиновых

ферментов — в содержащих молибден нитратредуктазе и ксантиноксидазе и в содержащих железо дегидрогеназе фумаровой кислоты и редуктазе цитохрома *c* (Nicholas a. Nason, 1954). В состав простетической группы этих ферментов входят металл и рибофлавин. Позже (1954—1956) были обнаружены и другие ферменты, относящиеся к металлофлавопротеинам (табл. 7).

Таблица 7

Металлы во флавопротеинах (по Nicholas, 1957)

Энзим	Металл	Энзим	Металл
Бутирил-СоА-дегидрогеназа .	Cu	Ксантиноксидаза (молоко)	Fe и Mo
ДПН-цитохром- <i>c</i> -редуктаза .	Fe	Ксантиноксидаза печени	
Дегидрогеназа фумаровой		птиц	»
кислоты	»	Ксантиноксидаза печени	
Сукциндегидрогеназа	»	млекопитающих	»
Нитритредуктаза (<i>Escherichia</i>		Ксантиноксидаза (бакте-	
<i>coli</i>)	»	рии)	»
Дегидрогеназа (<i>Azotobacter</i>		Альдегидоксидаза	Mo
<i>vinelandii</i>)	»	Дегидрогеназа (<i>Clostridium</i>	
Лактикооксидаза дрожжей		<i>pasteurianum</i>)	Mo
ДПН-Н оксидазный ком-		Нитратредуктаза (<i>Neuro-</i>	
плекс	Fe и Cu	<i>spora crassa</i>)	»
Нитритредуктаза (<i>Neurospora</i>		Нитратредуктаза (<i>Escheri-</i>	
<i>crassa</i>)	»	<i>chia coli</i>)	»
Гипонитритредуктаза (<i>Neuro-</i>		Нитратредуктаза (зеленые	
<i>spora crassa</i>)	»	растения)	»
Нитритредуктаза (<i>Pseudomonas</i>		Гидроксиламинредуктаза .	Mn
<i>stutzeri</i>)	»	Дегидрогеназа	»
Нитритоксидредуктаза ((<i>Pse-</i>			
<i>udomonas stutzeri</i>)	»		

В категорию флавопротеиновых ферментов, содержащих в своей простетической группе металл, входят как раз такие флавопротеины, которые способны окисляться цитохромами и, таким образом, участвовать в переносе электронов. Установлено также, что между этими двумя обстоятельствами существует прямая причинная связь (Малер, 1957).

Недавно найденные в растительных и животных организмах ТПН-Н- и ДПН-Н-оксидазы также оказались ферментами, содержащими кроме железа и медь (на молекулу 5 атомов меди) (Green, 1954 и др.). Эти металлофлавопротеиновые окислительные системы непосредственно, без участия флавопротеиновых редуктаз и без цитохрома *c*, переносом электрона окисляют молекулярным кислородом восстановленные пиридиновые соединения. Открытие ТПН-Н- и ДПН-Н-оксидаз существенно изменило представления о химизме переноса водорода на кислород и в особенности о биологической роли цитохромной системы.

Особый интерес представляет открытие молибдена в составе нитратредуктазы (Nason a. Evans, 1953; Nicholas a. Nason, 1954), что объяснило большую роль молибдена в редукации нитратов. Так, концентрация активной нитратредуктазы у растений, страдающих от недостатка Мо, в 15—20 раз ниже по сравнению с нормальными (Donald, 1953). В очищенных препаратах нитратредуктазы содержится около 10^{-4} М молибдена на 1 г белка. Было показано, что активность этого фермента пропорциональна содержанию в нем молибдена (Nicholas a. Nason, 1954).

При восстановлении нитрата в нитрит, как указывает Д. М. Михлин (1956), Мо функционирует в качестве переносчика электронов между флавиновым динуклеотидом (ФАД) или моонуклеотидом (ФМН) по следующему пути:



Молибден, восстановленный химическим путем, передает электроны нитрату (восстанавливает его) в присутствии нитратредуктазы.

Таким образом, в этой ферментной системе Мо играет роль специфического промежуточного катализатора между флавопротеином и завершающим акцептором водорода или электронов. Молибден способствует более легкому, последовательному (по одному) переносу электронов с восстановленного рибофлавина на нитрат, который при этом восстанавливается до нитрита.

Металлофлавопротеиды участвуют не только в восстановлении нитратов, но и в фотосинтетическом фосфорилировании. Они, по-видимому, играют также важную роль в образовании эфиров неорганических фосфатов. Это связано со способностью металлов менять свою валентность, связывать фосфаты в фосфорилированные производные, участвовать в процессах обмена энергии. Возможно, что значение некоторых микроэлементов в энергетическом обмене является важнейшей стороной их физиологической роли¹.

Выявляется огромная роль марганца как составной части большого количества ферментов. Помимо того что он входит в состав некоторых флавопротеиновых ферментов (см. табл. 7), имеются данные, показывающие, что Мп является компонентом многих ферментных систем, особенно карбоксилазных.

Марганец входит в состав аргиназы и является наиболее активным металлом по отношению карбоксилаз щавелевоуксусной и пировиноградной кислот (Михлин, 1956). Без Мп не может проявлять свое действие маликоэнзим, окисляющий

¹ Обзор по металлофлавопротеидам см. Я. В. Пей в е. Микроэлементы и ферменты. Рига, 1960.

Таблица 8

Активация металлами энзимов углеводного обмена
(по McElroy a. Nason, 1954)

Энзим	Реакция	Металл
Галактокиназа	Галактоза + АТФ → галактозо-1-фосфат + АДФ	Mg ²⁺
Фруктокиназа	Фруктоза + АТФ → фруктозо-1-фосфат или фруктозо-6-фосфат + АДФ	Mg ²⁺ , K ⁺
Глюкокиназа	Глюкоза + АТФ → глюкозо-6-фосфат	Mg ²⁺ , Mn ²⁺
Гексозокиназа	Фруктоза } Глюкоза } + АТФ → гексозо-6-фосфат Манноза } + АДФ	Mg ²⁺ , Mn ²⁺
Триокиназа	Глицеральдегид + АТФ → трифосфоглицеральдегид	Mg ²⁺
Рибокиназа	Рибоза + АТФ → рибозо-5-фосфат + АДФ	Mg ²⁺
Глюконокиназа	Глюконовая кислота + АТФ → 6-фосфоглюконовая кислота + АДФ	Mg ²⁺ , Mn ²⁺
Фосфоглюкомутаза	Глюкозо-1-фосфат ⇌ глюкозо-6-фосфат	Mg ²⁺ , Mn ²⁺ , Co ²⁺ , Cr ²⁺
Фосфофруктокиназа	Фруктозо-6-фосфат + АТФ → фруктозо-1,6-дифосфат + АДФ	Mg ²⁺
Альдолаза дрожжей и <i>Clostridium</i>	Фруктозо-1,6-фосфат ⇌ ⇌ фосфоглицеральдегид-диоксиацетонфосфат	Fe ²⁺ , Co ²⁺ , Zn ²⁺
Киназа фосфоглицериновой кислоты	Трифосфоглицериновая кислота + АТФ ⇌ 1,3-дифосфоглицериновая кислота	Mg ²⁺ , Mn ²⁺
Энолаза	Дифосфоглицериновая кислота ⇌ 1,3-энолфосфопировиноградная кислота + H ₂ O	Mg ²⁺ , Mn ²⁺ , Zn ²⁺
Киназа пировиноградной кислоты	Пировиноградная кислота + АТФ ⇌ фосфопируват + АДФ	Mg ²⁺ , K ⁺ , NH ₄ ⁺ , Rb ⁺

яблочную кислоту до пировиноградной (Mehler, Kornberg, Grisolia a. Ochoa, 1948). Этот энзим считают ферментом, наделенным функциями дегидрогеназы и карбоксилазы при наличии марганца в среде.

Для действия дегидрогеназы изолимонной кислоты, осуществляющей дегидрирование изолимонной кислоты до щавелевойантарной, необходим Mn или Mg (Anderson a. Evans, 1956). Щавелевойантарная кислота в растениях, в свою очередь, декарбоксируется в α-кетоглутаровую кислоту при наличии двухвалентного марганца (Михлин, 1956).

Показано большое значение Mn в процессах карбоксили-

рования и декарбоксилирования (Nagary, Kogega a. Ochoa, 1953).

Обнаружен специфический препарат карбоксилазы, отщепляющий CO_2 от щавелевоуксусной кислоты и превращающий ее в щавелевоуксусную (Ochoa a. Weiss-Tabori, 1948); этот энзим может работать только в присутствии Mn .

Точно так же для действия ДПН-киназы, катализирующей необратимую реакцию превращения одной кодегидрогеназы в другую $\text{ДПН} + \text{АТФ} \rightarrow \text{ТПН} + \text{АДФ}$, также требуется Mn .

Марганец входит также в состав ферментов переноса — фосфораз, осуществляющих перенос остатков фосфорной кислоты от аденозинтрифосфата (АТФ). Этот элемент является также кофактором окислительного фосфорилирования и входит в состав пролидазы.

Марганец входит в состав целого ряда ферментов, связанных с углеводным обменом, в которых первенствующую роль играет магний (табл. 8).

Точно так же в фосфорилирующих реакциях ферменты активируются магнием и марганцем (табл. 9). Кальций хотя и является тормозящим агентом в этих реакциях, но иногда он может замещать магний. Только некоторые АТФ-азы требуют скорее Ca , чем Mg .

Позже было показано, что Mg^{2+} и Mn^{2+} сильно активируют активность апиразы.

В отдельных ферментах марганец может быть заменен на магний (см. табл. 9). Последний не относят обычно к микроэлементам, так как он обнаруживается в растительном организме в сравнительно больших количествах. Однако Mg , равно как и Fe , играет такую же важную роль в составе металлоэнзимов, как и микроэлементы, и его можно по этому важнейшему признаку относить к микроэлементам. Для фосфофераз Mg является наиболее необходимым.

В то время как Mg принадлежит ведущая роль в гликолитическом цикле, в котором важен перенос фосфатов, Mn является ведущим ионом в цикле лимонной кислоты (табл. 9). Это влияние Mn^{++} связано с важными окислительными и неокислительными процессами декарбоксилирования, происходящими при метаболизме ди- и трикарбоновых кислот.

Как видно из данных табл. 9, некоторые ферменты могут активироваться рядом металлов. Здесь налицо факты так называемой множественной активации.

Все больше накапливается фактов о значении цинка как компонента целого ряда ферментов. Как выяснилось, Zn входит как специфический металлокомпонент не только в состав карбоангидразы, но и в состав ряда ферментов углеводного, фосфорного, азотистого обмена, а также и окислительно-восстановительных процессов. Обнаружено, что альдолаза содержит Zn и Cu (Warburg a. Christian, 1943). Так, например,

Активация металлами различных реакций фосфорилирования
(по McElroy a. Nason, 1954)

Энзим	Реакция	Металл
Миокиназа Аденозинмиокиназа	$2\text{АДФ} \rightleftharpoons \text{АМФ} + \text{АТФ}$ $\text{Аденозин} + \text{АТФ} \rightarrow \text{АДФ} + \text{АМФ}$	Mg^{2+} $\text{Mg}^{2+}, \text{Mn}^{2+}$
Креатиномикиназа	$\text{Креатин} + \text{АТФ} \rightleftharpoons \text{креатинофосфат} + \text{АДФ}$	Mg^{2+}
Аргининмиокиназа	$\text{Аргинин} + \text{АТФ} \rightleftharpoons \text{аргининофосфат} + \text{АДФ}$	$\text{Ca}^{2+}, \text{Mn}^{2+}, \text{Mg}^{2+}$
Флавокиназа	$\text{Рибофлавин} + \text{АТФ} \rightarrow \text{рибофлавин фосфат} + \text{АДФ}$	$\text{Mg}^{2+}, \text{Mn}^{2+}$
ДПН-киназа	$\text{ДПН} + \text{АТФ} \rightleftharpoons \text{ТПН} + \text{АДФ}$	$\text{Mg}^{2+}, \text{Mn}^{2+}$
АТФ-аза	$\text{АТФ} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{АМФ} + 2\text{PO}_4$	$\text{Mg}^{2+}, \text{Ca}^{2+}$
Апираза дрожжей	$\text{АТФ} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{АМФ} + 2\text{PO}_4$	Mn^{2+}
Апираза картофеля	$\text{АТФ} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{АМФ} + 2\text{PO}_4$	Ca^{2+}
Никотинамид—метилкиназа	Метилирование никотинамида метионином	Mg^{2+}
Глутамил-трансфераза	$\text{Глутамин} + \text{NH}_2\text{OH} + \text{АТФ} \rightarrow \text{глутамогидроксая кислота} + \text{NH}_3$	Mg^{2+}
Дифосфо-СоА-киназа	$\text{Дифосфо-СоА} + \text{АТФ} \rightarrow \text{СоА} + \text{АДФ}$	$\text{Mg}^{2+}, \text{Mn}^{2+}$

было выяснено, что активность этого фермента у овса при недостатке Zn оказывается резко сниженной, что не наблюдается при недостатке Cu, и это указывает на специфическую роль Zn в активности фермента (Quinland-Watson, 1951).

Имеются данные, что Zn является специфическим металлокомпонентом гексокиназы, выделенной из гриба *Neurospora crassa* (Medina, Nicholas, 1957).

Показано, что α -амилаза является цинк-белковым комплексом. Она содержит кроме Ca^{2+} небольшие количества Zn^{2+} и существует в виде моно- и димеров. Цинк способствует димеризации молекул *L*-амилазы. Описано действие «активирующего CO_2 фермента», катализирующего расщепление АТФ в присутствии бикарбоната и NH_2OH с образованием АДФ и содержащего фосфатсоединения (Куріескі а. Сооп, 1959). Этот фермент проявляет свое действие в присутствии Zn и Co, его слабо активирует Mn и никакого влияния на его активность не оказывают Cu и Mg.

Показано, что карбоксипептидаза является содержащим цинк металлоэнзимом, снижение ферментной активности этого фермента пропорционально количеству удаленного из него Zn (Vallee, Rupley, Coombs a. Neurath, 1960). Полученная в кристаллическом виде карбоксипептидаза, у которой Zn был полностью удален, оказывалась лишенной ферментативной

Таблица 10

Роль металлов в активировании энзимов цикла лимонной кислоты
(по McElroy а. Nason, 1954)

Энзимы	Реакция	Металл
Пировиноградная карбоксилаза	Пировиноградная кислота → ацетальдегид + CO ₂	Mg ²⁺ , Mn ²⁺
Пировиноградная оксидаза	Пировиноградная кислота + H ₂ PO ₄ → ацетил-фосфат + CO ₂	Mg ²⁺ , Mn ²⁺
Пировиноградная оксидаза	Пировиноградная кислота + CoA → ацетил CoA + CO ₂	Mg ²⁺
Щавелевоуксусная декарбоксилаза	Щавелевоуксусная кислота → пировиноградная кислота + CO ₂	Mg ²⁺ , Co ²⁺ , Zn ²⁺ , Mn ²⁺
Трансацетилаза	Ацетилфосфат + CoA ⇌ PO ₄ + ацетил-CoA	Mg ²⁺ , K ⁺
Изолимонная дегидрогеназа	Изолимонная кислота + ТПН ⁺ ⇌ щавелевоянтарная кислота + ТПН-Н	Mg ²⁺ , Mn ²⁺
Щавелевоянтарная декарбоксилаза	Щавелевоянтарная кислота → кетоглотаровая кислота + CO ₂ + O ₂	Mn ²⁺
α-Кетоглотаровая оксидаза (растительная)	α-Кетоглотаровая кислота → янтарная кислота + CO ₂	Mg ²⁺ , Mn ²⁺
Янтарная дегидрогеназа	Янтарная кислота → фумаровая кислота + 2H	Ca ²⁺ , Al ³⁺ , Cr ³⁺ , Fe ²⁺
Маликоэнзим	Малат + ТПН ⁺ → пируват + CO ₂ + ТПН-Н	Mn ²⁺ , Co ²⁺
Конденсирующий энзим	Щавелевоуксусная кислота + ацетил-CoA ⇌ лимонная кислота	Mg ²⁺ , Mn ²⁺

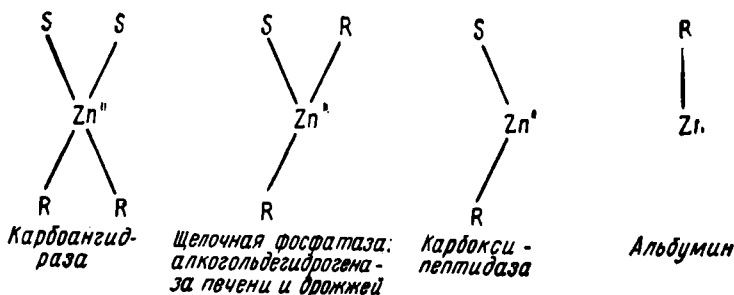
активности. Активность фермента восстанавливалась не только цинком, но и Сг, Со, Fe и Mn. По прочности связи металла с белком в ферменте карбоксипептидаза занимает среднее положение между металлоэнзимами с прочной связью и металлоэнзимами с непрочной связью. Имеются также данные о вхождении Zn в качестве металлокомпонента в состав дегидропептидазы и глицил-глициндипептидазы.

Имеются данные, что Zn является составной частью дегидрогеназы глюкозо-6-фосфогликоната (Bertran а. Wolf, 1957) и что он является специфическим металлокомпонентом алкогольдегидрогеназы (Vallee а. Hoch, 1955; Theorell а. Wopnichsen, 1957). Еще раньше было обнаружено, что при недостатке Zn в грибе *Neurospora crassa* падает активность этого фермента, а также фермента, синтезирующего триптофан из серина и индола, в то же время активность дифосфопиридиннуклеотидазы резко повышается.

При недостатке Zn подавляется активность дегидрогеназ: трифосфопиридиннуклеотид-Н-диафразы (ТПН-Н-диафразы

зы) и ДПН-Н-диафоразы. Остается, однако, невыясненным, входит ли Zn в состав этих двух диафораз или он влияет на образование белковой части фермента. При изучении фермента, синтезирующего флавинадениннуклеотид, было обнаружено, что Mg и Zn являются его активаторами. Цинк входит также в состав глутаматдегидрогеназы (Vallee, Aldestein a. Olson, 1955). Среди различных металлов только недостаток Zn уменьшает активность глутаматдегидрогеназы. Добавление Zn к мицелию *in vivo* повышало активность фермента.

Р. Дж. П. Вильямс (1961) указывает на следующие возможные координационные связи цинк-ферментов:



Данные о вхождении Fe, Cu, Zn, Mg и Mo в состав окислительно-восстановительных ферментов сделали понятной столь большую роль этих элементов в окислительно-восстановительных процессах. Недостаток Cu ведет к резкому снижению активности медьсодержащих ферментов полифенолоксидазы и аскорбиноксидазы (Островская, 1961), а недостаток Zn — цинкосодержащей карбоангидразы (Wood a. Sibly, 1952). Совершенно противоположное наблюдается, однако, в отношении влияния Cu на активность сукциндегидрогеназы изолированной кислоты. В работе Д. М. Михлина (1956) приводятся данные о том, что ионы двухвалентной меди значительно инактивируют сукциндегидрогеназу при концентрации металла 10^{-8} .

В растениях, получающих следы меди, часто бывает очень трудно обнаружить действие этого фермента, несмотря на то, что этот фермент, участвующий как в цикле трикарбоновых кислот, так и в дикарбоксильном цикле, может считаться обязательным для всякой нормальной дышащей азробной клетки. Так, было обнаружено (Михлин и Брновицкая, 1953), что в проростках ячменя на 6—7-й день после начала прорастания семян содержится приблизительно 10^{-5} г меди на 1 г сырого материала, т. е. такая концентрация меди, которая полностью инактивирует этот фермент. Точно так же было выявлено (Nason, 1952), что в растениях, выросших без Cu, актив-

ность дегидрогеназы изолимонной кислоты в 30 раз выше, чем в растениях, получавших Cu .

Подавление активности дегидрогеназы изолимонной кислоты и сукциндегидрогеназы под влиянием Cu Д. М. Михлин объясняет связыванием медью сульфгидрильных групп, необходимых для действия дегидрогеназ, или через хиноны, образующиеся при каталитическом действии тяжелых металлов, и в свою очередь окисляющих сульфгидрильные группы сукциндегидрогеназы.

Имеются данные о действии кобальта на пероксиды. Показано, что Co как-то влияет на разрушение пероксидов по мере их формирования, прежде чем они используются в пероксидных реакциях (Galston a. Siegel, 1954). Такое же явление наблюдается под влиянием красного света. Предполагается, что морфогенетическое влияние красного света может быть связано с пероксидным обменом, возможно, через оксидазную систему индолуксусной кислоты.

Обнаружен также интересный факт влияния алюминия на окислительно-восстановительные процессы (McElroy a. Nason, 1954). Оказалось, что Al является активатором аскорбиноксидазы.

Выявлены корреляции между содержанием марганца и таннидов, являющихся сильными восстановителями (Леванидов и Давыдов, 1961). Как выяснилось, растения-таннидоносы концентрируют большие количества Mn .

Большой интерес представляют флавопротеиновые ферменты, в состав которых входят два металла, так называемые биметаллические ферменты (см. табл. 7). Они содержат кроме Fe еще Mo или Cu или Mn . Эти ферменты превосходят металлофлавопротеины — редуктазы, в которые входит только Fe , как восстановители широкого круга трудновосстанавливаемых веществ. И в то же время присутствие кислорода в окружающей атмосфере обычно не тормозит, а усиливает восстановление ими других акцепторов электронов.

Биметаллические ферменты Бойченко рассматривает как переходные к еще более сложным ферментным системам, так называемым электроны переносящим частицам (ЭПЧ). Такая частица является единой ферментной системой, в которой несколько специфических белков со своими активными группами соединены липидами, чтобы образовать цепь переноса электронов, проходящего с освобождением энергии во всех живых клетках. В последнее время удалось выделить эти частицы из митохондрий — этих силовых установок клетки. Как выяснилось (Stape, 1958), основными ферментами в частицах являются металлофлавопротеины и гемопроотеины. В них также находятся большие количества негеминового железа и медь. Около 30% от веса таких частей составляют фосфатиды. Липиды играют огромную роль в электронопереносящей

цепи (Грин и др., 1961). Они образуют среду, в которой протекают окислительно-восстановительные процессы структуризованного сегмента цепи переноса электронов, являясь проводником электронов. Так, например, показано (Stumpf a. Bradbeer, 1959), что из 13 исследованных ферментативных процессов липидного обмена 8 связаны с митохондриальными частями. Интересно, что почти все они содержат металлы в составе кофакторов.

Как выяснилось из работ последних лет, окислительные процессы, происходящие в живых организмах, обеспечивают реакции синтеза органических веществ не только энергией, но и промежуточным исходным материалом. Это относится к образующимся в процессе дыхания органическим кислотам, участвующим в фиксации углекислоты воздуха зелеными растениями, поглощении и обеспечении обмена веществ растений минеральными элементами и служащим вместе с тем источником синтеза и ресинтеза белков, углеводов, жиров и других веществ растениями.

Отсюда можно допускать, что микроэлементы, оказывая влияние на окислительно-восстановительные процессы, участвуют не только в освобождении энергии, но и в образовании органических кислот, необходимых для синтетических процессов. В этом и заключается большое косвенное значение микроэлементов в синтезе различных органических веществ, в том числе и белков. Эта сторона значения микроэлементов остается пока еще очень мало изученной.

Микроэлементы, стимуляторы роста и витамины

Получены новые данные о связи микроэлементов с другими химическими системами, регулирующими функции организмов — стимуляторами роста и витаминами. Большое значение имеют известные факты о роли цинка в синтезе ауксинов. Зависимость содержания в растениях ауксинов от обеспеченности их цинком впервые была обнаружена в опытах с подсолнечником и томатами (Skoog, 1940). Оказалось, что в терминальных почках или в стеблях недостаточных в отношении цинка растений ауксин отсутствовал или содержался в виде следов. Прибавление Zn таким растениям вело к возрастанию содержания ауксина. Увеличение содержания ауксина под влиянием Zn объяснялось автором его влиянием на окислительно-восстановительные процессы: в отсутствие Zn происходит усиление разрушения ауксина в результате усиления процессов окисления в клетках.

Позже была найдена еще более важная причина повышения содержания ауксинов в растениях под влиянием цинка (Tsui Cheng, 1948; Nason, 1950; Tsui Cheng a. Wu, 1960). Было показано, что при недостатке Zn резко снижается содержа-

ние триптофана, являющегося, как известно, предшественником индолилуксусной кислоты. Обнаружено снижение при недостатке Zn синтеза триптофана из индола и серина (Nason, 1950); показано, что активность синтезирующего триптофан энзима триптофансинтетазы значительно снижена у *Neurospora crassa* при недостатке Zn (Nason, Kaplan a. Colowick, 1951).

Показано (Школьник и Давыдова, 1962), что с помощью витаминов B₁ и B₆, играющих большую роль в биосинтезе триптофана и в образовании и превращении других аминокислот, можно частично устранить недостаточность Zn. При недостатке цинка значительно снизилось содержание витамина B₁ и B₆. Этот факт позволили авторам выдвинуть предположение, что Zn оказывает на биосинтез триптофана помимо прямого также и косвенное влияние благодаря своему положительному действию на биосинтез указанных витаминов, играющих столь важную роль в биосинтезе триптофана.

Интересны имеющиеся в литературе данные о связи Mn с ауксиновым обменом.

Сульфат марганца был очень эффективен в вызывании изгибов у обезглавленных coleoptiles овса (Tang a. Yao, 1942). В связи с этим сравнительные исследования о влиянии марганца и индолилуксусной кислоты на прорастание семян и рост пыльцевых трубок, а также на удлинение coleoptiles овса и на анатомическую структуру покровных тканей во всех случаях действие Mn отлично от действия гетероауксина. Это позволило прийти к выводу, что хотя марганец способен вызывать изгибы у овса, однако он, по-видимому, не является ростовым гормоном и, по всей вероятности, Mn и другие микроэлементы действуют только как катализаторы, ускоряя различные биологические реакции. Позже другими работами также было обнаружено стимулирующее действие Mn на удлинение coleoptiles овса (Ting Chin Lu a. Tsung Le Loo, 1950).

Известно, что марганец оказывает специфическое действие на активность ауксиноксидазы: он является необходимым фактором как для энзиматического, так и для неэнзиматического разрушения индолилуксусной кислоты *in vitro* (Hillman a. Galston, 1956). Активность ауксиноксидазы возрастает тем сильнее, чем дольше Mn присутствует в реактивной среде (Masaki a. Galston, 1961). Ни один из испытанных восьми микро- и макроэлементов не мог оказать такого действия, как Mn.

Показано, что кобальт усиливает удлинение стеблей гороха в присутствии β-индолилуксусной кислоты (Thiman, 1956). Кобальт в этом случае, по-видимому, не действовал через образование витамина B₁₂, его действие также не было связано с его влиянием на поглощение солей. Автор исследования

пришел к заключению, что Со стимулирует какую-то стадию в окислительном обмене, которая является источником энергии для роста, возможно АТФ.

Выявлено (Torsell, 1956), что органические соединения бора — арилборные кислоты, имеющие структуру, сходную со структурой бензойных кислот, которые, как известно, обладают свойствами регулирования роста, близкими со свойствами ауксинов, оказывают очень сильное положительное влияние на рост корней за счет удлинения клеток корня (более чем на 200%). Наиболее сильными соединениями оказались фенилборная кислота и 4-метокси-фенилборная кислота.

В работе другого автора (Odhnoff, 1961) высказано представление, что удлинение клеток корня при действии бора и арилборных кислот является результатом действия последних на растяжение клеточных стенок; предложена модель, объясняющая растяжимость клеточной стенки как результат взаимодействия бора и фенилборных кислот с углеводами.

Отсутствие прямых данных о влиянии бора на содержание ауксинов в растениях привело к специальному изучению этого вопроса (Школьник, Крупникова, Дмитриева, 1964). На кукурузе и подсолнечнике удалось показать, что исключение В из питательной среды приводит к понижению уровня кислых свободных ауксинов, которые, по мнению некоторых авторов, являются активной формой ауксинов, и к увеличению содержания связанных форм ауксинов. Возможно, что участие В в ауксиновом обмене связано с его значением в синтезе ауксинов, хотя вероятно и другое объяснение: В влияет на соотношение свободных и связанных форм ауксинов.

Имеются данные (Aarts, 1958), что нафтилукусная кислота уменьшает опадение цветков у *Lupinus polyphyllus*, особенно в присутствии сахарозы; такое же действие оказывает бор, особенно в комбинации с сахарозой. Показано, что бор ускоряет передвижение стимуляторов роста (Mitchell, Dugger a. Gauch, 1956; Michniewitz a. Kurowska, 1959). Эти работы позволяют высказать предположение, что наблюдавшиеся разными исследователями (Школьник, Абашкин и Гринингер, 1940; Таги-Заде, 1957 и др.) уменьшение опадения завязей у лимона, люцерны, хлопчатника и других растений связано не только с улучшением передвижения углеводов под влиянием этих микроэлементов, как это допускалось раньше, но и с улучшением синтеза и передвижения стимуляторов роста.

Прибавление к культуре азотобактера бора и молибдена усиливает образование этой бактерией гетероауксина (Рубенчик и Бершова, 1959). Обнаружено положительное влияние В, Мо и Zn на образование гетероауксина целым рядом ризосферных микроорганизмов (Бершова, 1963). Выявлена определенная взаимосвязь между действием гетероауксина и меди

(Островская, 1956). Гетероауксин сильнее повышает энергию всхожести семян, содержащих относительно меньшее количество Си, чем семян, более богатых этим элементом.

Обнаружено, что оксидаза индолилуксусной кислоты содержит Си и что Мп также играет определенную роль в действии последней (Wagenknecht a. Burgis, 1956). Имеются данные о том, что Си снижает ингибирующее действие высоких доз ауксина на рост гриба *Nectria galligene* Bres. Это действие Си является косвенным и связано с повышением под ее влиянием активности тирозиназы, инактивирующей ауксин.

В последние годы начали появляться данные, показывающие наличие связи в действии микроэлементов и гиббереллинов: мы имеем в виду данные о синергетическом действии цинка и гиббереллинов на рост растения (Danceg, 1955), о способности бора устранять тормозящее действие гиббереллина на синтез нуклеиновых кислот (Тимашов, 1963).

Сведений по этому вопросу еще очень мало, но уже имеющиеся факты указывают на большую перспективность исследований в этом направлении.

Приведенные материалы свидетельствуют о том, что отдельные микроэлементы влияют на синтез ауксинов, улучшают их передвижение, снижают их ингибирующее действие или способны оказывать сходное со стимуляторами роста влияние на растяжение клеток. Вопрос же механизма этого действия микроэлементов, равно как и вопрос о взаимосвязи микроэлементов и стимуляторов роста, в обмене веществ, остается совершенно открытым. Выяснение этого вопроса — задача будущих исследований.

Имеются данные о том, что Мп, Zn и другие микроэлементы локализируются в органах и частях растений, наиболее богатых витаминами, и что богатые витаминами растения содержат больше и микроэлементов, особенно марганца (Школьник, 1950). Так, например, листья очень богатого витамином С грецкого ореха выделяются высоким содержанием Мп. Грибы, дрожжи, отличающиеся высоким содержанием витаминов группы В, содержат вместе с тем большие количества Zn.

Больше всего в литературе можно встретить указаний на существующую связь между содержанием марганца и содержанием витамина С. Присутствие этого элемента значительно повышает содержание витамина С в растениях.

Положительное влияние на накопление витамина С в растениях оказывают В (Школьник и Стеклова, 1956; Кокин, 1956), Zn (Таги-Заде, 1957), Мо (Боженко, 1957; Hewitt, Agarwala a. Jones, 1950). При изучении последнего микроэлемента (Hewitt, Agarwala a. Jones, 1950) обращено внимание на взаимосвязь между молибденом, являющимся необходимым кофактором в восстановлении нитратов, и аскорбиновой

кислотой, также играющей роль в этом процессе. По мнению авторов исследований, не исключена возможность участия Мо в биосинтезе аскорбиновой кислоты.

Интересно, что, несмотря на то что в присутствии Си витамин С *in vitro* быстро окисляется, в растениях же под влиянием Си содержание аскорбиновой кислоты, наоборот, повышается (Жизневская, 1958; Школьник и Макарова, 1958). Это объясняется тем, что в тканях растений имеются системы, предохраняющие витамин С от окисления. Так, например, в опытах, проведенных *in vitro*, показано, что прибавление белка к растворам аскорбиновой кислоты и сернокислой меди полностью предохраняет витамин С от окисления. Увеличение содержания витамина С наблюдалось под влиянием нескольких микроэлементов: В, Си, Мп и Zn (Пейве и Крауя, 1957).

Имеются данные о повышении содержания витамина С в растениях под влиянием кобальта. Согласно имеющимся данным, Со и Mg повышают биосинтез аскорбиновой кислоты у плесневого грибка *Aspergillus tumarii* Kita.

Таким образом, повышение содержания витамина С происходит под влиянием всех необходимых для растений микроэлементов (В, Мп, Zn, Си, Мо, Со). Здесь, возможно, имеют место факты неспецифического действия отдельных микроэлементов, о котором будет идти речь ниже. Возможно, что положительное влияние указанных микроэлементов на содержание аскорбиновой кислоты связано с их положительным действием на синтез углеводов, за счет которых идет биосинтез аскорбиновой кислоты. Не исключена, однако, возможность, что Мп и Мо, а может быть и некоторые другие микроэлементы, играют какую-то специфическую роль в биосинтезе аскорбиновой кислоты.

Влияние микроэлементов на биосинтез других витаминов, кроме витамина С, мало изучено. Имеются сведения о повышении содержания тиаминна рибофлавина и никотиновой кислоты под влиянием бора (Lyop a. Parks, 1944). Показано (Кустова, 1959), что под действием обработки семян медными и цинковыми солями заметно повышается содержание тиаминна в семенах хлопчатника.

Обнаружено положительное влияние молибдена и меди у гороха на накопление витаминов группы В (В₁, В₂ и В₆) и на увеличение прочности связи витаминов этой группы с белком. Имеются данные о повышении под влиянием молибдена содержания витаминов группы В (тиаминна и пиридоксина) в различных бобовых растениях, содержания пиридоксина в корнях сои (Ратнер, 1964), содержания провитамина А — каротина (Ратнер, Буркин, Цхвоберашвили, 1961), накопления тиаминна.

На *Aspergillus niger* наблюдалось специфичное для недостатка цинка снижение содержания рибофлавина (Naik a.

Das, 1964). Недостаток меди, наоборот, вел к повышению содержания этого витамина. Недостаток Zn приводит к снижению содержания витаминов В₁ и В₆ в растениях томатов, когда цинковая недостаточность внешне уже проявилась; до ее проявления в содержании витаминов В₁ различий у цинкнедостаточных и получавших цинк растений не наблюдалось (Давыдова, 1966).

Обнаружено положительное влияние В, Мо, Zn, Cu и Mn на синтез микроорганизмами пантотеновой и никотиновой кислот (Бершова, 1963). Zn и в меньшей мере Mn стимулировали синтез витамина В₆, Mn и В — биотина.

Стимулирующее влияние микроэлементов на образование биологически активных веществ микроорганизмами ризосферы, возможно, является одной из причин их положительного влияния на рост растений и их урожай.

Большой интерес представляет открытие вхождения Co в состав витамина В₁₂ (C₆₃H₉₀N₁₄O₁₄PCo). Этот витамин содержит 4,5% комплексно связанного кобальта. Из структурной формулы витамина В₁₂ (см. стр. 147), видно, что молекула витамина представляет собой сложное соединение с атомом кобальта в центре. Благодаря наличию цианогруппы в молекуле витамина В₁₂ он получил название цианокобаламина. Витамин В₁₂ играет огромную роль в жизнедеятельности животных. Необходимость витамина В₁₂ для высших растений пока не доказана, но он абсолютно необходим микроорганизмам, в отношении которых обладает резко выраженным, стимулирующим рост действием. Необходим он также для роста водоросли эвглены (*Euglena gracilis*). На этом построен один из наиболее чувствительных биологических методов определения витамина В₁₂.

В некоторых работах указывается о витамин В₁₂-факторах, встречающихся в водорослях (*Stichococcus*); водоросли хризомонады (тип *Chrysophyta*) реагируют, по-видимому, только на витамин В₁₂, но не на сходные соединения.

Недавно обнаружено (Maitra a. Roy, 1960), что Fe и Zn необходимы для синтеза витамина В₁₂; хорошее действие на синтез витамина оказывает также Cu. Показано, что витамин В₁₂ играет важную роль в фиксации атмосферного азота азотобактером (Iswaran, Sundara Rao a. Mathur, 1960),

Вопрос о влиянии микроэлементов на биосинтез витаминов представляет большой интерес, но еще более важным является выяснение взаимосвязи микроэлементов и витаминов в обмене веществ. Известно, что витамины, так же как и микроэлементы, являются катализаторами и входят в состав ряда ферментов и влияют на ряд обменных реакций.

Первые подходы к выяснению взаимосвязи микроэлементов и витаминов имеются в работах Е. И. Ратнера и Т. А. Акимочкиной (1962) и М. Я. Школьника и В. Н. Давыдовой

(1962). Авторам последней работы удалось добиться частичного устранения цинковой недостаточности у томатов с помощью внесения в питательный раствор витаминов В₁ и В₆, играющих важную роль в образовании и превращении аминокислот, в том числе в биосинтезе триптофана. Это исследование указывает на взаимосвязь цинка и витаминов В₁ и В₆ в азотистом обмене.

Ратнер и Акимочкина показали сходное влияние молибдена и витаминов группы В на восстановление нитратов. Им было обнаружено, что в условиях резко выраженной молибденовой недостаточности нитратредуктазная активность листьев салата заметно повышалась не только при инфильтрации в них молибдата натрия, но и при инфильтрации витаминов группы В. Очень важным является также изучение механизма влияния микроэлементов на биосинтез витаминов. По-видимому, их действие осуществляется через влияние на ферментные системы. Не исключена возможность, что одной из причин нарушения определенных физиологических процессов в растительном организме при недостатке того или другого микроэлемента является задержка в биосинтезе определенных витаминов, играющих столь большую роль в жизнедеятельности растений.

Микроэлементы, фотосинтетический аппарат, фотосинтез, углеводный, фосфорный и белковый обмены

В последнее время усилились работы по изучению влияния микроэлементов на фотосинтетический аппарат. Многие исследователи (Whatley, Ordin a. Arnon, 1951; Ramamoorthy, 1955) все больше склоняются к выводу, что для синтеза хлорофилла необходимы не только железо и магний, но также и концентрирующиеся в хлоропластах марганец и медь. Имеются работы, в которых показано накопление Mn в хлоропластах (Власюк и Климовицкая, 1958), положительное влияние Mn, Cu, B, Co, Mo на процесс зеленения растений, а также что Mo, Mn и особенно B и Cu уменьшают разрушение хлорофилла в темноте (Макарова, Соловьева, 1959).

Обнаружено положительное влияние микроэлементов на накопление каротиноидов (Ратнер, Буркин и Цхвоберашвили, 1961; Пейве, Жизневская и Крауя, 1961); получены данные об увеличении количества и размера хлоропластов под влиянием микроэлементов (Липская и Годнев, 1963).

Положительное влияние микроэлементов на синтез хлорофилла и каротиноидов необходимо искать в их участии в ферментных системах и в первую очередь, по-видимому, в тех, которые определяют качественные особенности окислительного аппарата растений (Рубин и Чернавина, 1959; Ладыгина, 1962 и др.)

В ряде работ (Власюк, 1956; Соловьева и Макарова, 1960; Абуталыбов, 1961; Суйковский, 1963 и др.) было обнаружено усиление связи хлорофилла с белком под влиянием ряда микроэлементов.

Имеются данные о положительном влиянии Со, а также Си и Zn на устойчивость хлорофилла (Вострилова, Дулова, 1959; Кухтевич, 1959); получены данные, указывающие, что при взаимодействии хлорофилла с ионами Zn и Со получают комплексы, отличающиеся большей устойчивостью к различным реагентам, чем хлорофилл.

И. Л. Кухтевич (1959) показал, что можно расположить феофитин и феофитинаты металлов по фотохимической устойчивости в следующий ряд: феофитин > феофитинат меди > > феофитинат кобальта > феофитинат серебра > феофитинат ртути > феофитинат цинка > феофитинат кадмия. Автор высказывает предположение, что примерно в той же последовательности соответствующие элементы должны вызвать стабилизацию хлорофилла.

Обнаружено, что Zn и Со обуславливают преобладание синтетического процесса над процессом разрушения каротина в фазе стеблевания и Mn, Mo и В — в фазе цветения (Эйстер, 1958).

Много интересных исследований посвящено изучению причин хлорозов у растений, вызванных известью (De Kock, 1955), недостатком железа и особенно вызванных токсичностью тяжелых металлов (Brown, Holmes and Specht, 1955). Была выявлена особая роль фосфора и меди в вызывании хлороза. Содержание меди и фосфора оказалось выше, а железа ниже в хлоротичных растениях независимо от того, какой металл являлся причиной токсичности. Наиболее сильный хлороз развивался при совместном внесении фосфора и меди. Эти данные согласуются с наблюдениями, указывающими, что недостаток фосфора не приводит к хлорозу (Макарова, 1940).

Согласно имеющимся данным, большая часть железа в хлоропластах присоединена к нуклео- или фосфопротеинам. Тяжелые металлы также, по-видимому, присоединяются к фосфопротеинам, и это определяет причину хлороза, вызываемого токсичными дозами тяжелых металлов (Crooke, Hunter, 1954).

Как и следовало ожидать, микроэлементы, участвуя в окислительно-восстановительных процессах, оказывают большое влияние на фотосинтез.

Получены новые данные о повышении интенсивности (Абуталыбов и Самедова, 1959; Островская, Починок и Дорохов, 1959; Школьник и Грешищева, 1959) и продуктивности (Таги-Заде, 1957) фотосинтеза под влиянием В, Mn, Zn, Cu, Mo. Обнаружено, что В (Абаева, 1956), Mn, Zn, Cu, Mo (Школь-

ник и Грешищева, 1959) и Со способны уменьшить полуденную депрессию фотосинтеза. В, Мо и Zn способны также снижать возрастную депрессию фотосинтеза (Школьник и Грешищева, 1959; Таги-Заде, 1957).

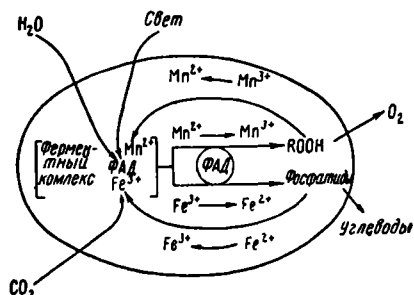
Как выяснилось, В, Си и Zn оказывают наиболее сильное положительное действие на фотосинтез при высоких критических температурах, резко снижающих интенсивность этого процесса (Школьник и Давыдова, 1959). То же наблюдается и при дефиците влаги в почве (Таги-Заде, 1957).

В последние годы появились исследования, показавшие большое значение Fe и Mn в реакциях фотосинтеза (Бойченко, 1951; Бойченко и Захарова, 1959; Бойченко и Саенко, 1961; Бойченко, Саенко и Удельнова, 1964; Арнон, 1962; Пирсон, 1962; Эйстер, Браун и Таннер, 1962; Браун, Эйстер и Таннер, 1962; Gerretsen, 1950; Kessler, 1955; Kenten a. Mann, 1955 и др.).

Особый интерес представляют работы по значению Mn в процессе фотосинтеза, которые будут освещены при рассмотрении физиологической роли этого микроэлемента.

Большое значение имеют работы Е. А. Бойченко и сотрудников о наличии содержащей железо и марганец дегидрогеназы в хлоропластах разнообразных высших растений и участии ее комплекса в восстановлении углекислоты.

Выделенный Е. А. Бойченко с сотрудниками металлофлавопротеин, восстанавливающий углекислоту с одновременным образованием перекиси, является биметаллическим ферментом, содержащим Fe и Mn. На свету при разложении воды флавинов восстанавливал железо и образовал с участием марганца липидную перекись, являющуюся, по всей вероятности, предшественником выделения свободного кислорода фотосинтеза. Далее железо восстанавливало углекислоту в первичный продукт, из которого затем образовались углеводы. Исходя из этих экспериментальных данных и работ других авторов об окислительно-восстановительных реакциях при восстановлении углекислоты в растениях, предложена (Саенко, 1964) следующая схема участия железа и марганца в восстановлении углекислоты растением.



Данные о вхождении некоторых микроэлементов в состав ферментов углеводного обмена (Mn — в составе карбоксилазы, энлазы, фосфоэнолтрансфорилазы, глицерофосфатазы, Zn — в составе карбоангидразы, карбоксилазы, фосфатазы, Mo — в составе альдегидоксидазы) и их участие в реакциях фотосинтеза делают понятными выявившиеся факты о значении микроэлементов в синтезе и превращении углеводов.

По вопросу о влиянии микроэлементов на повышение содержания углеводов имеется много данных (Власюк, 1940; Школьник, Макарова и Стеклова, 1947; Яковлева, 1950; Новицкая, 1958; Таги-Заде, 1957; Загриценко, 1960; Кибаленко и Сидоршина, 1963). Показано, что Zn и Co повышают содержание сахаров в плодах винограда и одновременно снижают титруемую кислотность (Добролюбский и Славво, 1955). Медь снижает гидролитическую активность амилазы пшеницы (Окунцов и Роньжина, 1956). Последнее наблюдение находится в соответствии с данными японских исследователей о том, что медь является ингибитором α -амилазы. Обнаружено (Tsung Le Loo a. Tsing Shan Ni, 1943), что марганец способствует гидролизу крахмала при прорастании семян пшеницы в значительно большей степени, чем индол-3-уксусная кислота и колхицин.

Имеются данные (Кокин, 1957), что у растений ветвистой пшеницы при предпосевной обработке семян В, Mn и Cu, особенно в сочетании с яровизацией, направленность углеводного обмена во все фазы развития характеризуется наиболее выгодным сочетанием процесса синтез — гидролиз.

Под влиянием бора обнаружено усиление общей и особенно гидролитической активности инвертазы в листьях и ее синтетической деятельности в клубнях картофеля, в результате чего в листьях всегда содержалось больше растворимых углеводов, а в клубнях — крахмала (Бузовер, 1951).

На землянике показано (Азимов, 1958), что в фазе созревания, когда синтетическая деятельность листьев ослабляется, В, Zn, Mg, усиливая гидролитический распад сахарозы в листьях, одновременно поддерживают процессы синтеза сахарозы в плодах на более высоком уровне.

О причастности бора к превращению углеводов указывает его действие на синтез и распад сахарозы. Выявлено положительное влияние В на крахмальную фосфорилазу (Dugger, Humphreys a. Calhoun, 1957). В опытах *in vitro* наблюдалось влияние бора на синтез сахарозы (Dugger, a. Humphreys, 1960); показано, что В стимулирует синтез сахарозы в системе, содержащей уридинтрифосфат (УТФ), аденозинтрифосфат (АТФ), гексокиназу, фосфофруктомутазу, фруктозу и гомогенат проростков гороха.

При рассмотрении вопроса о роли В в углеводном обмене следует учесть его способность образовывать комплексы с глю-

козо-6-фосфатом, рибозо-5-фосфатом и другими эфирами, которая, возможно, указывает на то, что В участвует в метаболизме сахарно-фосфорных эфиров. Предполагается, что В влияет на деятельность фосфоглюкомутазы — фермента, катализирующего взаимно обратимое превращение глюкозо-1-фосфата и глюкозо-6-фосфата.

В последнее время показано, что не только В, но и Мп, Zn, Cu и Мо улучшают синтез и передвижение углеводов, особенно сахарозы, из листьев к органам плодоношения и к корням (Школьник и Абдурашитов, 1958). Авторы исследования приходят к выводу, что это связано со способностью указанных микроэлементов, усиливающих дыхание, улучшать энергетическую сторону передвижения веществ. Аналогичные выводы имеются и в работе, посвященной изучению влияния микроэлементов на дыхание проводящих тканей (Алиев, 1963). Высказано предположение (Школьник и Абдурашитов, 1958), что если микроэлементы — В, Мп, Zn, Cu и Мо — улучшают энергетическую сторону передвижения веществ, то вполне вероятно, что они способны улучшать передвижение не только углеводов, но и других органических соединений. Так, показано, что под влиянием бора улучшается передвижение аскорбиновой кислоты (Chkolnik, Steklova, Makarova, Kovalieva, Gretchistcheva, 1956), каротиноидов, играющих очень важную роль в оплодотворении, а также в передвижении веществ типа биоса (Старцева и Васильева, 1956), имеющих важное значение в делении клеток. Имеются наблюдения, что В улучшал передвижение ростовых веществ (Mitchell, Dugger a. Gauch, 1956), а также фосфора (Журбицкий и Вартапетян, 1954; Нелюбова, 1956).

Наиболее интересные факты получены в отношении значения Zn и Мп в фосфорном обмене. О вхождении Мп в состав ферментов переноса — фосфораз, осуществляющих перенос остатков фосфорной кислоты от аденозинтрифосфата, было уже указано выше; значение Zn в фосфорном обмене будет рассмотрено при изложении вопроса о его физиологической роли.

Большой интерес представляют полученные в последние годы данные о значении микроэлементов в энергетическом и нуклеиновом обменах¹. Участие В, Zn и Cu в нуклеиновом обмене рассмотрено в разделах, посвященных физиологической роли этих микроэлементов.

Все больше накапливается сведений о значении микроэлементов в белковом обмене. Вхождение микроэлементов в состав глицил-глициндипептидазы, глицин-1-лейциндипептидазы, пролидазы, лейцилпептидазы, карнозиназы, карбоксипеп-

¹ Подробнее см. М. Я. Школьник. Значение микроэлементов в жизни растений и в земледелии. «Тимирязевские чтения», 23. М., Изд-во АН СССР, 1963.

тидазы и способность некоторых из них (Mn, Fe, Zn, Co и Ni) повышать активность аргиназы, лецитиназы, аминопептидазы, ди- и полипептидазы говорят о возможном непосредственном участии этих микроэлементов в белковом обмене. Как выяснилось, Mn, Fe и Co оказывают положительное влияние на активность аргиназы и содержание белка (Vaidynatham и Giri, 1956). В опытах с подкормкой растений солями, мечеными тяжелым азотом, показано значение Cu в синтезе белка (Островская и Геллер, 1955).

Бесспорно значение бора в белковом обмене. Обнаружено повышение содержания белкового азота под влиянием В (Школьник, 1950). Показано, что при недостатке В значительно повышается количественное содержание 16 свободных аминокислот, что могло быть результатом подавления синтеза белка или усиления его гидролиза (Шерстнев, Куриленок, 1963); влияние бора приводило к ускорению включения меченого C^{14} тирозина в белки, что позволило авторам прийти к выводу о значении В в биосинтезе белка. Высказано предположение (Школьник, 1963), что положительное влияние В на биосинтез белка связано с его положительным влиянием на биосинтез нуклеиновых кислот. Не исключена возможность, что положительное влияние на биосинтез белка Cu, играющей важную роль в нуклеиновом обмене (Озолина, 1963), имеет ту же причину. В последние годы все больше накапливается данных в пользу аналогичного объяснения положительного влияния Zn на биосинтез белка.

Очень большое значение придается Mn и Mo в процессе восстановления нитратов. Показано значение Mn в восстановлении нитратов (Burstöm, 1939), его роль в процессе ассимиляции нитратов в качестве компонента по крайней мере одной из ферментных систем, участвующих в этом процессе (Nason, 1956).

Выявлено, что Mn и Mo участвуют в процессе восстановления нитратов в нитриты с образованием аминокислот и белков (Hendrici, 1954). Однако Mn усиливает этот процесс в корнях, а Mo в стеблях. Имеются данные, что Mn уменьшает количество растворимых форм азота и увеличивает синтез белка (Власюк, 1956).

При недостатке цинка в листьях томатов накапливаются нитраты, наблюдается протеолитический распад, увеличивается содержание аминокислот и амидов (Hoagland, 1944). Имеются работы, указывающие на значение меди в восстановлении нитратов (Островская, 1961; Пейве и Жизневская, 1961).

Поскольку восстановление нитратов связано с процессом переноса водорода и переносом энергии, необходимо искать связь этого процесса с активностью гидрогеназ и ферментов, участвующих в переносе фосфатов. Возможно, что значение

Mn и Mo в восстановлении нитратов связано не только с тем, что некоторые из них, например Mo, входят в состав нитрат- и нитритредуктазы, но и их значением в переносе водорода и фосфатов.

Особенно интересным является вопрос о значении Mo и Co в фиксации атмосферного азота клубеньковыми и свободживущими микроорганизмами (Пейве, 1965).

Микроэлементы и развитие растений

Рядом работ установлено (Школьник, 1939; Миронова, 1954 и др.), что микроэлементы ускоряют развитие растений.

Получены, в частности, данные об ускорении развития и созревания кукурузы под влиянием Mn, Mo и B (Жизневская, 1959). Показано (Школьник и Стеклова, 1956; Tsui Cheng a. Wang-Pao-Kue, 1957), что ускорение развития растений под влиянием некоторых микроэлементов (B, Mo, Cu, Mn) связано с их способностью ускорять прохождение определенных стадий развития, в первую очередь стадии яровизации. Что касается световой стадии, то у короткодневного растения периллы микроэлементы не оказывали влияния на ускорение прохождения этой стадии. У длиннодневных же растений — овса и озимой пшеницы — микроэлементы, наоборот, ускоряли прохождение световой стадии (Стеклова и Школьник, 1959; Стеклова, 1963). На основании этих данных М. М. Стеклова и М. Я. Школьник приходят к заключению, что микроэлементы в этом отношении имеют значение, сходное с гиббереллином, который, как известно, также оказывает влияние на длиннодневные растения и не оказывает его на короткодневные.

Показано, что одной из причин ускорения прохождения стадий развития под влиянием микроэлементов является их действие на окислительно-восстановительные процессы и углеводный обмен (Школьник и Стеклова, 1956; Школьник и Абдурашитов, 1961).

Учитывая выявившиеся факты о значении микроэлементов в нуклеиновом обмене, тесно связанном с развитием растений (Бутенко и Чайлахян, 1961; Бутенко, 1964; Соловьева-Троицкая, 1963; Heslop-Harrison, 1960; Salisbury a. Bonner, 1960), можно предполагать, что наиболее важной причиной ускорения развития растений под влиянием микроэлементов является их действие на нуклеиновый обмен.

Имеется серия работ, посвященных вопросам о критических в отношении бора и других микроэлементов стадиях развития растений (Дроздов, 1956; Мартынова, 1963 и др.).

Получены интересные данные о значении Fe и Co в зацветании растений. Растения *Xanthium* при недостатке Fe не зацветают, Co же ускоряет цветение этих растений (Liverman,

1956). Автор последнего исследования полагает, что кобальт и фенольные соединения должны оказывать такое же стимулирующее влияние на зацветание растений, как ауксин и прерывание темного периода светом низкой интенсивности. К этому выводу он приходит на основании имеющихся в литературе данных о значении кобальта в ауксиновом обмене.

Микроэлементы, водный режим и устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды и болезням

Установлено, что некоторые микроэлементы оказывают положительное влияние на устойчивость к таким неблагоприятным факторам среды, как засуха, низкие температуры, высокая концентрация почвенного раствора. Больше всего имеется данных о влиянии микроэлементов (В, Си, Zn, Al, Mo, Со) на засухоустойчивость (Школьник, 1939; Окунцов и Левцова, 1952; Школьник и Боженко, 1959; Школьник, Боженко и Маевская, 1960). Обнаружено, что особенно выделяются своим положительным влиянием на засухоустойчивость Al, Mo и Со (Школьник и Боженко, 1959; Школьник, Боженко и Маевская, 1960). Установленное в этих опытах положительное влияние молибдена на засухоустойчивость высших растений совпадает с его положительным влиянием на засухоустойчивость азотобактера (Ратнер, 1964).

Предпосевное закаливание семян в растворе борной кислоты (Новицкая, 1958; Школьник и Макарова, 1958) оказывается более эффективным по сравнению с предложенным П. А. Генкелем (1946) методом закаливания растений против засухи.

Чем же объяснить положительное влияние микроэлементов на засухо- и жароустойчивость? В настоящее время получены данные о влиянии микроэлементов на водный режим и связанные с ним коллоидно-химические свойства плазмы и на некоторые процессы обмена веществ, определяющие способность растений переносить длительное завядание.

Имеющиеся материалы свидетельствуют о многостороннем влиянии микроэлементов на физиологические процессы, определяющие засухоустойчивость.

Так, обнаружено повышенное содержание связанной воды, особенно при недостаточном водоснабжении, под влиянием В, Mn, Zn и Си (Школьник, 1950; Таги-Заде, 1957; Школьник и Макарова, 1958; Гусейнов, 1958; Абуталыбов, Самедова, 1959), а также под влиянием Со, Мо и особенно Al как при нормальном водоснабжении, так и при засухе (Гусейнов, 1958). Имеются наблюдения о сильном гуттировании растений при недостатке меди из-за нарушений в водном режиме (Окунцов и Левцова, 1952), снижении дневного водного де-

фицита у растений, предпосевно закаленных в растворе борной кислоты (Добрунов и др., 1957).

Показано, что повышение содержания связанной воды под влиянием В, Си, Мо и Zn происходит за счет коллоидно-связанной воды; содержание же осмотически связанной воды под их влиянием, наоборот, снижается (Старцева и Васильева, 1958). Одновременно те же авторы наблюдали уменьшение под воздействием указанных микроэлементов осмотического давления клеточного сока листьев клевера, что, по их мнению, связано с усилением оттока осмотически активных веществ (сахаров).

В, Mn, Zn и Cu повышают вязкость протоплазмы (Натансон, 1952; Школьник и Макарова, 1958). В литературе же имеются указания (Генкель и Марголина, 1948) на наличие связи между жаростойкостью суккулентов и высокой вязкостью их плазмы, а также повышенным содержанием связанной воды.

Под влиянием В, Mn, Cu, Zn, Mo, Al и Co интенсивность транспирации повышается в утренние часы и снижается в более жаркие дневные часы (Таги-Заде, 1957; Школьник и Макарова, 1958). Эти данные находятся в полном согласии с результатами опытов с горохом, фасолью и клевером, в которых было показано, что при нормальном водоснабжении интенсивность транспирации под влиянием В была большей, при ограниченном же водоснабжении, наоборот, меньшей (Dorf-müller, 1941).

Изменения в водном режиме растений под влиянием микроэлементов обусловлены их действием на обмен веществ. Как показали исследования многих авторов, под влиянием микроэлементов повышается содержание гидрофильных коллоидов — белков и нуклеопротеидов (Окунцов и Роньжина, 1956), и возрастает степень их гидратации (Старцева, Васильева, 1958).

Под влиянием микроэлементов повышается содержание фракций фосфатидов и нуклеопротеидов во время засухи (Старцева, 1963). Фосфатиды являются посредниками в синтезе жирных кислот, поэтому повышение их количества должно сказываться на содержании в клетках жиров и жироподобных веществ, от синтеза которых в большой степени зависит регулирование проницаемости протоплазмы, а следовательно, и засухоустойчивости растений.

Известно, что засуха усиливает гидролиз, ослабляет синтез белков и ведет к значительному накоплению аминокислот, а это, в свою очередь, приводит к угнетению ростовых процессов (Mothes, 1928; Школьник и Боженко, 1959 и др.). Выявленные факты сохранения на более высоком уровне во время засухи под влиянием Al, Co и Mo синтетических процессов по белковой группе (Школьник и Боженко, 1959) являются

одной из важнейших причин положительного действия указанных микроэлементов на засухоустойчивость.

Как известно, недостаток водоснабжения и высокая температура ухудшают передвижение ассимилятов (Алексеев, 1939; Жолкевич, 1954). Положительное влияние В, Zn, Cu, Mo, Co и Al на синтез, превращение и передвижение углеводов из листьев к органам плодоношения является одной из главных причин повышения засухо- и жаростойкости под влиянием микроэлементов, особенно в критический период. В ряде работ (Новицкая, 1958; Школьник, Боженко и Маевская, 1960) выявлена способность указанных микроэлементов улучшать передвижение углеводов при недостаточном водоснабжении; В и Mn способны также устранять отрицательное действие высоких температур на передвижение ассимилятов (Школьник и Давыдова, 1959).

Приведенные факты позволяют понять одну из причин значительного повышения интенсивности фотосинтеза под влиянием Mn, Zn, Cu и особенно В при недостаточном водоснабжении (Таги-Заде, 1957; Школьник, 1964) и при высокой критической температуре, резко снижающей фотосинтез, а также причину их способности уменьшать дневную депрессию фотосинтеза (Школьник и Грешищева, 1959). Эффективное действие микроэлементов на фотосинтез при высоких температурах связано с их положительным влиянием на жаростойкость, с их способностью снижать, по-видимому, инактивацию пластид и ферментов.

Имеются обстоятельные исследования по изучению влияния различных микроэлементов на яровые хлебные злаки при недостатке воды в почве в критический период (Сказкин, 1961, 1963; Говырина, 1959; Рожкова, 1959; Фомина, 1959). Показано, что в этих условиях внесение микроэлементов оказывает положительное влияние на урожай, что обусловлено в значительной степени улучшением условий формирования генеративных органов и процесса оплодотворения, уменьшения их стерильности и снижения череззерницы и пустоколосицы, улучшением водного режима листьев и колоса растения, повышением белкового и углеводного обменов и оттока ассимилятов.

Одной из причин положительного влияния микроэлементов на засухо- и жаростойкость, по-видимому, является их важная роль в окислительно-восстановительных процессах. Согласно некоторым данным, микроэлементы способны сохранить на более высоком уровне содержание аскорбиновой кислоты, значительно снижающееся при недостаточном водоснабжении. Под влиянием внекорневой подкормки цинком обнаружено усиление накопления органических кислот (Петин и Молотковский, 1956); аналогичное явление наблюдалось и под влиянием бора (Ковалева, 1958).

Из литературы известно, что дыхание во время засухи протекает на фоне уменьшения общего запаса соединений (фосфорилированных продуктов), играющих первостепенную роль в энергетическом обмене (Жолкевич, 1958). В связи с этим представляет интерес работа, в которой была показана способность Al, B, Zn, Cu и Co тормозить снижение содержания АТФ при перегреве и при сочетании почвенной засухи с перегревом (Боженко, Школьник и Момот, 1963). Данные о значении цинка в энергетическом обмене получены также и в других исследованиях (Петинов, Молотковский и Федоров, 1963).

К настоящему времени накопилось много данных, свидетельствующих о нарушении биосинтеза нуклеиновых кислот во время засухи. Выявленные факты о большом значении B и Zn, а также Zn и Cu на содержание нуклеиновых кислот в растениях дают основание предполагать, что одной из причин положительной роли микроэлементов в повышении засухо- и жароустойчивости растений является их способность сохранить на более высоком уровне содержания АТФ, обеспечивающей энергией почти все биосинтетические процессы, в том числе и синтез нуклеиновых кислот и белков.

В 1939 г. одновременно различными авторами была обнаружена способность B повышать солеустойчивость растений. Повышение солеустойчивости под влиянием бора наблюдалось как при его внесении в почву (Бобко и Агинян, 1939; Новиков и Садовская, 1939), так и при предпосевной обработке семян (Школьник, 1939).

Показано, что не только B, но и Mn и Al способны увеличить солеустойчивость пшеницы. (Школьник, 1939; Аманов, 1942; Школьник, Макарова и Стеклова, 1949; Матухин и Мерджанян, 1959).

Относительно недавно внесено очень важное уточнение в отношении значения микроэлементов для повышения солеустойчивости растений (Носов, 1958; Гюльяхмедов, 1961). В опытах с хлопчатником выявилось, что микроэлементы повышают солеустойчивость только на слабо или средне засоленных почвах и, наоборот, снижают ее на сильно засоленных почвах, где приспособительным фактором является пониженный обмен веществ. Указывается, что B повышает солеустойчивость только на слабо засоленной почве, а Cu и особенно Zn — и на средне засоленной. Эти данные имеют важное практическое значение.

Вопрос о влиянии микроэлементов на физиологические процессы, определяющие солеустойчивость, очень слабо изучен.

Показано, что под влиянием B, Mn, Zn, Al, Cu и Mo снижается проницаемость плазмы для ионов хлора (Бобко и Агинян, 1939; Новиков и Садовская, 1939; Гюльяхмедов, 1961;

Матухин, Мерджанян, 1959). Имеются данные, указывающие, что микроэлементы изменяют соотношение между свободным и связанным хлором в пользу связанного, под их влиянием увеличивается поступление фосфора, калия и кальция и происходит накопление защитных веществ альбуминов и глобулинов (Матухин, Мерджанян и Слонов, 1962; Слонов, 1964). Изучение влияния В и Мп на поглощающую деятельность корней при ингибировании ферментными ядами дыхательных систем, ответственных за поглощение тех или иных ионов, привело к заключению, что влияние микроэлементов на солеустойчивость растений необходимо искать, в числе прочих причин, в изменении под их прямым или косвенным воздействием окислительно-восстановительных систем, играющих определенную роль в поглотительной деятельности корневой системы (Бойко и Разорителева, 1962).

Согласно Г. Р. Матухину и С. К. Мерджанян, (1959) и Л. Х. Слонову (1964), имеются данные, что внесение В, Мп, Al и Си в почву и внекорневая подкормка этими микроэлементами повышают вязкость и содержание гидрофильных коллоидов в листьях растений в условиях засоления, увеличивают количество связанной воды и водоудерживающую силу листьев (Матухин и Мерджанян.)

Показано, что под влиянием В, Мп и Al, оказавших положительное влияние на солеустойчивость, наблюдалось значительное увеличение содержания растворимых углеводов и особенно крахмала в листьях (Школьник, Макарова и Стеклова, 1949). Эти данные хорошо согласуются с данными по урожаю.

Увеличение содержания углеводов под влиянием микроэлементов имеет, возможно, большое значение не только потому, что это ведет к улучшению водоснабжения клеток, но и потому, что сахара обладают способностью повышать стабильность коллоидов плазмы.

В условиях умеренного засоления сильно повышается прочность связи хлорофилла с белками хлоропластов, тем самым обуславливая устойчивость системы хлорофилл — белок (Строгонов и Иваницкая, 1954). В связи с этим представляют интерес данные о повышении устойчивости хлорофилл-белкового комплекса под влиянием Мп, Со, Мо и Си (Власюк, 1956; Макарова и Соловьева, 1959).

Имея в виду, что микроэлементы оказывают положительное влияние на азотистый обмен, следовало бы обратить большее внимание на эту сторону действия микроэлементов в связи с засолением, так как последнее, согласно имеющимся в литературе данным, сильно влияет на азотистый обмен.

Мало исследован и требует специального изучения вопрос о влиянии микроэлементов на солеустойчивость и на обмен веществ при разнокачественном засолении.

Имеются некоторые данные о положительном влиянии микроэлементов на морозо- и холодоустойчивость растений (Школьник, 1955; Школьник, Абдурашитов, 1961; Проценко и Мишустина, 1962; Тропина, 1963) и на перезимовку растений. Однако эти данные требуют широкой проверки в производственных условиях.

Большое практическое значение имеют исследования (Страхов, 1959; Ярошенко, 1961 и др.), указывающие, что под влиянием микроэлементов значительно повышается устойчивость растений к целому ряду грибных и бактериальных заболеваний: бурой ржавчине, пыльной и стеблевой головне, различного рода фузариозам, мокрой бактериальной гнили, ризоктонии и фитофторе картофеля и др.¹.

Т. Д. Страхов (1959) развивает концепцию о роли регрессивных изменений типа гипоплазии, дегенерации и лизиса инфекционных начал в формировании болезнеустойчивости растений. Согласно его данным, явления гипоплазии и дегенерации инфекционных начал в случаях наличия у растений физиологического иммунитета заканчивается полным лизисом паразитного мицелия. Им показано, что подбором условий питания растений, в частности применением марганца и меди, можно воспроизвести механизмы, приводящие инфекционное начало к гипоплазии, дегенерации и лизису. Морфологическим изменениям инфекционных образований несомненно предшествуют изменения в физиологических и биохимических процессах, которые совершаются в растении и в патогенном организме. Важнейшей задачей поэтому является изучение физиологических и биохимических механизмов, лежащих в основе повышения иммунитета под влиянием микроэлементов.

Имеется попытка связать действие микроэлементов на болезнеустойчивость с их влиянием на деятельность окислительных ферментов, с активностью которых некоторые исследователи связывают болезнеустойчивость растений (Соколовская, 1955; Киви, 1964). Не исключена возможность, что одной из главных причин положительного влияния микроэлементов на устойчивость к болезням является их значение в энергетическом обмене, связь которого со способностью растительной ткани сопротивляться инфекции подкрепляется целым рядом данных (Shichi a. Uritani, 1956; Tomiyama, 1957; Рубин и Арциховская, 1960 и др.).

Физиологическая роль отдельных микроэлементов

Бор. Изучением физиологической роли бора исследователи занимаются на протяжении более тридцати лет, и, не-

¹ Подробнее см. Ф. Е. Маленев. Микроэлементы и фитопатология. Л., Изд-во с.-х. лит., 1961.

смотря на это, его роль осталась мало выясненной. Открытия в области учения о металлоэнзимах, показавшие, что ряд необходимых растениям микроэлементов — Cu, Zn, Fe, Mn, Mo — являются кофакторами многих ферментных систем, сыграли огромную роль в понимании физиологической роли указанных микроэлементов. Однако эти открытия не помогли раскрыть физиологическую роль В, так как последний не обнаружен ни в одном из ферментов и нет доказательств его необходимости для действия какого-нибудь из них.

Известно, что главным симптомом недостаточности В у растений является отмирание точек роста стебля и корня. В течение ряда лет внимание исследователей было сконцентрировано вокруг фактов повышенного накопления сахаров в листьях и в других органах растений при недостатке В. Наблюдавшиеся факты объяснялись нарушениями в передвижении углеводов из-за возникавших в отсутствие бора ненормальностей в проводящей системе. Обнаружение повышенного содержания ~~редуцирующих~~ сахаров при недостатке В в листьях сахарной свеклы привело к представлению, что бор играет большую роль в процессах превращения углеводов. Ввиду того что эти процессы обуславливают определенным образом отток ассимилятов и приток их к растущим частям растений, было высказано предположение, что отмирание точек роста в отсутствие бора является результатом углеводного голодания, приводящего к невозможности построения белков и образования новых клеток (Белоусов, 1936).

Согласно другому предположению (Школьник, 1939), накопление сахаров при недостатке бора скорее всего является результатом нарушения ростовых процессов и снижения в связи с этим потребления углеводов. При этом отвергалось представление о том, что отмирание точек роста в отсутствие бора вызвано углеводным голоданием.

Затем были получены доказательства в пользу положительного влияния бора на передвижение углеводов, особенно сахарозы (Школьник и др., 1940; Школьник, Макарова и Стеклова, 1947). Эти исследования показали, что хотя и нельзя объяснить отмирание точек роста при недостатке бора углеводным голоданием, вызванным нарушением передвижения углеводов, однако связь между бором и передвижением сахаров существует, что может иметь важное значение.

Не так давно снова был поднят вопрос о том, что отмирание точек роста при недостатке бора связано с углеводным голоданием. Это положение было выдвинуто в работах Гоца и Даггера (Gauch a. Dugger, 1953, 1954), которым удалось, применив меченую сахарозу, фактически подтвердить результаты более ранних опытов о положительном влиянии бора на передвижение сахарозы. Для объяснения причин действия бора на ускорение передвижения углеводов они при-

влекли способность бора давать комплексные соединения с сахарами и выдвинули предположение, согласно которому комплексные соединения бора с сахарами легче проходят через мембраны.

Эта гипотеза с самого начала наталкивалась на ряд противоречий и трудностей. Было обнаружено, что добавление бора улучшает передвижение сахаров только в том случае, если у растений еще не появились признаки недостатка бора (Sisler, Dugger a. Gauch, 1956). Уже эти факты указывали на то, что влияние бора на передвижение сахаров носит косвенный характер. Если бы влияние бора было связано с его способностью давать комплексные соединения с сахарами, то добавление этого микроэлемента оказывалось бы эффективным и в том случае, когда у растений уже появились признаки недостатка бора.

Кроме того, существенным недостатком работы Гоча и Даггера было то, что они не определяли содержание сахаров в самых точках роста, что не давало возможности решить вопрос о том, действительно ли верхушечная меристема — ткань, прежде всего поражающаяся недостатком бора, страдает от недостатка углеводов. Правда, данные более ранней работы (White-Stevens, 1938) показали уменьшенное содержание углеводов в меристеме и корнях растений, недостаточных в отношении бора, но это могло быть вызвано вторичными, анатомическими изменениями, так как в этом случае автор имел дело с растениями, у которых повреждение от недостатка бора было уже резко выраженным. Кроме того, имеются данные (Школьник, 1939) о более высоком содержании сахаров в корнях растений льна, лишенных бора, по сравнению с растениями, получившими бор.

Существует также представление (Dugger, Humphreys a. Calhoun, 1957), что одной из причин положительного влияния бора на передвижение сахаров является его способность уменьшать энзиматическое превращение глюкозо-1-фосфата.

Затем были представлены доказательства в пользу того, что отмирание точек роста при недостатке бора не связано с углеводным голоданием, и показана шаткость гипотезы Гоча и Даггера о связи между улучшением передвижения углеводов под влиянием бора и его способностью давать с последними комплексные соединения. Так, было показано (Ziegler, 1956), что содержание бора в ситовидных трубках настолько низко (5 мг/мл), что нельзя предполагать наличия в них значительного количества комплексных соединений бора с сахарами. Обнаружено, что введение сахаров и органических кислот в растения путем опрыскивания точек роста не устраняло признаки недостатка бора (McIlrath a. Palser, 1956; McIlrath a. Skok, 1957), что и без бора сахар хорошо поступал через мембрану в клетки (Skok, 1958). Правда, в одной из работ,

посвященных вопросу влияния бора на поступление сахаров в пыльцевую клетку (O'Kelley, 1957), было обнаружено увеличение поглощения сахарозы и глюкозы и снижение поступления фруктозы в пыльцу под влиянием бора, однако и здесь поглощение сахаров под действием последнего было значительно меньше, чем в опытах Гоча и Даггера.

Исследователи (Sprigg, 1957; Skok, 1958) стали приходить к совершенно правильному мнению, что хотя связь между бором и передвижением сахаров имеется, но она носит косвенный характер и скорее обусловлена клеточной активностью и ростовыми процессами, чем образованием сахароборных комплексов. Эти исследователи фактически вернулись в своих построениях к высказанным Школьниковым еще более двадцати лет назад (1939) соображениям о том, что накопление сахаров в листьях и других органах при недостатке бора вызвано уменьшением их потребления вследствие задержки ростовых процессов. Имеются данные (Skok, 1958), что в здоровых растениях точки роста потребляют больше сахаров, так как в них усилены процессы дыхания и синтеза; при недостатке же бора потребление сахаров из-за снижения обмена веществ и ростовых процессов, в меристематических тканях снижается, что ведет к накоплению сахаров в листьях.

Таким образом, гипотеза Гоча и Даггера о том, что роль бора прежде всего сводится к его участию в передвижении сахаров и что отмирание точек роста при недостатке бора может рассматриваться как результат углеводного голодания, не получила подтверждения. Не обосновано поэтому также предположение (Agenz a. Schropp, 1939), согласно которому отмирание точек роста является результатом отравления клеток аммиаком — продуктом гидролиза белка, появляющегося в токсических количествах в результате наступающего из-за недостатка углеводов белкового дыхания.

В литературе накопилось действительно немало фактов нарушения азотистого обмена при недостатке бора, в том числе данных о повышенном содержании в тканях лишенных бора растений аминокислот, снижении скорости аминирования производных углеводов и уменьшении содержания белка, однако это вызвано, по-видимому, теми же причинами, что и накопление углеводов, — задержкой ростовых процессов.

Чем же тогда вызвано отмирание точек роста в отсутствие бора и чем объясняется, что недостаток бора раньше всего проявляется в меристематических тканях?

Гистологическая картина тканей растений при недостаточности бора (Warington, 1926; Palser a. McIlrath, 1956) показывает, что при отсутствии этого элемента нарушается деятельность камбия, и меристематические клетки разрушаются, нарушается деление и растяжение клеток и дифференциация тканей в элементы ксилемы и флоэмы, происходит некроз и

распад проводящей системы, нарушается отложение лигнина в элементах ксилемы и процесс утолщения и дифференциации клеточных стенок.

Распространенное мнение о значении бора в построении клеточных оболочек основывалось на способности бора образовывать комплексы с сахарами и пектиновыми веществами, а также на том, что большая часть бора находится в клеточных оболочках и не может быть выделена иначе как в виде комплекса (Smith, 1944). Это мнение подкреплялось тем, что в основе пектиновых веществ лежит галактуроновая кислота, которая уступает по энергии взаимодействия с борной кислотой только пиридоксину. Результаты измерений у получивших и не получивших бора растений толщины клеточных оболочек различных тканей и наблюдений за их структурой (Spurr, 1957) привели к убеждению, что бор является важным фактором, влияющим на дифференциацию клеточных оболочек и что эта роль бора связана с его значением в углеводном обмене и его способностью давать комплексы с сахарами и пектиновыми веществами.

Из литературных данных (Сисакян, Одинцова, 1954; Конарев, 1959; Слепченко, 1960) известно, что в местах новообразования и интенсивного роста сосредотачиваются нуклеиновые кислоты, играющие важную роль в процессах деления клеток и дифференциации тканей. Между активностью роста и содержанием в клетках концевых меристем нуклеиновых кислот, в особенности РНК, как показано в этих работах, существует несомненная связь. Особенно интересны данные В. Г. Конарева и А. В. Слепченко о сосредоточении нуклеиновых кислот в клетках, из которых формируются специализированные ткани (сосуды и механическая ткань), и значении нуклеиновых кислот в образовании структур небелковой природы (клетчатки, лигнина, кутина, суберина), участвующих в утолщении и видоизменении клеточных оболочек. Конаревым показано, что образованию вторичных утолщений в клеточных оболочках обычно предшествует скопление цитоплазмы, богатой РНК. При формировании сосудов ксилемы и клеточных стенок колленхимы происходит сосредоточение РНК в тех участках протоплазмы, где затем формируется утолщение клеточных стенок.

Сопоставление этих фактов о значении нуклеиновых кислот для меристематических тканей, их роли в делении клеток и дифференциации тканей, их значения в образовании клеточных оболочек и специализированных тканей с известными фактами об особой необходимости бора для меристематических тканей, деления клеток и дифференциации тканей, его особом значении в формировании сосудистопроводящей системы и клеточных оболочек дает возможность сделать предположение о его важной роли в нуклеиновом обмене.

В результате проведенных в нашей лаборатории исследований было доказано, что в отсутствие бора значительно снижено содержание нуклеиновых кислот, особенно РНК, во всех органах растений, особенно в точках роста (Школьник и Маевская, 1962), и замедляется включение в РНК и ДНК меченого фосфора (Школьник и Косицын, 1962) и в РНК — меченого C^{14} аденина (Шерстнев и Куриленок, 1962), что подтвердило важную роль бора в биосинтезе нуклеиновых кислот. Обнаруженное значительное снижение содержания нуклеиновых кислот в точках роста является результатом не только подавления биосинтеза нуклеиновых кислот, но и следствием усиления распада РНК, о чем свидетельствуют факты о значительном повышении активности рибонуклеазы в отсутствие бора.

С помощью внесенной в питательный раствор свободной РНК, в условиях не жаркой погоды, в значительной степени устраняются симптомы борной недостаточности (отмирание точек роста) и наблюдается хороший рост растений, особенно надземных органов (Школьник и Соловьева, 1962). Эти данные показали несостоятельность гипотезы Гоча и Даггера о том, что отмирание точек роста в отсутствие бора является результатом углеводного голодания из-за нарушенного передвижения сахаров, и позволило выдвинуть нам новую гипотезу, согласно которой причиной отмирания точек роста является нарушение биосинтеза нуклеиновых кислот.

В другой работе (Школьник и Маевская, 1962а) было обнаружено в отсутствие бора резкое снижение содержания АТФ в верхушечных точках роста стебля, что, по-видимому, связано в какой-то степени с выявленными в нашей лаборатории фактами (Маевская и Алексева, 1964) о значительном в отсутствие бора повышении активности АТФ-азы — фермента, отщепляющего концевой фосфат АТФ. Данные в пользу значения бора в энергетическом обмене получены и в других исследованиях, где было обнаружено увеличение содержания кислоторастворимых полифосфатов под влиянием бора (Тимашов, 1963). Имеются данные о том, что бор каким-то образом препятствует динитрофенолу связывать АТФ (Бойко и Разорителева, 1962).

Известно, что АТФ обеспечивает энергией огромное большинство биосинтетических реакций. Полученные нами данные о резком снижении содержания АТФ при недостатке бора привели нас к предположению, что роль бора в биосинтезе нуклеиновых кислот, возможно, связана с его влиянием на накопление АТФ, т. е. с его ролью в энергетическом обмене. Так как АТФ является конечным продуктом окислительного фосфорилирования, нами было высказано предположение о возможной роли бора в окислительном фосфорилировании. В связи с тем, что при недостатке бора процесс дыхания не

подавлен (Школьник, 1939), можно полагать, что в отсутствие бора нарушается процесс сопряженности дыхания и окислительного фосфорилирования. Это допущение привлекается нами (Школьник и Соловьева, 1962а) для объяснения причин обнаруженной в наших опытах невозможности даже частичного устранения борной недостаточности при высоких температурах, которые, согласно имеющимся литературным данным, ведут к повреждению механизма сопряженности дыхания и окислительного фосфорилирования (Петинов и Молотковский, 1960).

Все эти материалы указывают на большое значение бора в синтезе нуклеиновых кислот и энергетическом обмене.

Полученные нами факты, указывающие на значение бора в нуклеиновом обмене, дают возможность удовлетворительно сбить, почему бор так необходим для жизнедеятельности меристематических тканей, почему так велика его роль в делении клеток, дифференциации тканей и построении клеточных оболочек.

Они дают возможность также объяснить причину парадоксального факта значительно большей потребности в боре двудольных растений по сравнению со злаками. Известно, что громадное большинство двудольных растений отличается от однодольных наличием в стеблях и корнях типичной меристемы в виде камбия. Путем многократного деления камбий систематически образует новые клетки, то в сторону флоэмы, то в сторону ксилемы. Зная большое значение нуклеиновых кислот, нетрудно прийти к заключению, что двудольные растения, отличающиеся большим количеством меристематических тканей, больше поэтому и нуждаются в боре.

Позже, обнаружив у растений в отсутствие бора описанные выше морфологические изменения и получив затем аналогичные изменения с помощью 8-азагуанина в присутствии бора, мы пришли к убеждению, что отсутствие бора ведет не только к количественным, но и к серьезным качественным изменениям в биосинтезе нуклеиновых кислот — возможно, к биосинтезу неестественных нуклеиновых кислот и белков. С помощью динитрофенола, являющегося разобщителем дыхания и окислительного фосфорилирования, получено аналогичное, как в случае с применением 8-азагуанина, подавление ростовых процессов, но морфологических изменений у растений обнаружено не было. Это позволило прийти к предположению, что хотя бор и играет, по-видимому, важную роль в энергетическом обмене, однако отмирание точек роста и морфологические изменения, получающиеся в его отсутствие, вызваны не столько ухудшением энергетического обмена и биосинтеза нуклеиновых кислот, сколько серьезными нарушениями в характере биосинтеза нуклеиновых кислот и белков.

Возможно также, что большая потребность бора при высоких температурах и невозможность с помощью РНК устранить в этих условиях борную недостаточность не столько связаны с нарушениями в энергетическом обмене, как нам раньше представлялось, сколько с сильными нарушениями в этих условиях в характере синтеза нуклеиновых кислот и белков.

Известна огромная роль бора в процессах формирования репродуктивных органов, оплодотворения и плодообразования (Бобко и Церлинг, 1938; Модилевский, 1953; Писарев и Жилкина, 1954; Ковалева и Школьник, 1954; Шестаков, Нелюбова и Прянишникова, 1956 и др.). Отсутствие бора ведет к сильным нарушениям в формировании репродуктивных органов, к отсутствию во многих случаях пыльников и пестиков, к нарушению развития завязей, к получению неполноценной пыльцы и стерильности колоса. Доказано (Школьник и Соловьева, 1962а), что роль бора в этих процессах связана с его значением в биосинтезе нуклеиновых кислот. При внесении РНК в питательный раствор удалось в отсутствие бора значительно устранить стерильность метелки у овса и восстановить возможность формирования пыльников в цветках пшеницы.

Хотя главной причиной отмирания точек роста в отсутствие бора являются, по нашим представлениям, нарушения в нуклеиновом обмене, однако не исключена возможность, что бор играет важную роль и в ауксиновом обмене. Некоторые авторы склонны считать, что бор участвует в биосинтезе ауксинов, однако в пользу этого нет достаточно убедительных доказательств. Значительная ясность в этот вопрос внесена исследованием, в котором показано, что недостаток бора ведет к понижению уровня кислых свободных ауксинов у подсолнечника (Школьник, Крупникова, Дмитриева, 1964).

Большой интерес представляет изучение связи между действием бора на нуклеиновый и ауксиновый обмен, так как известно, что соотношение нуклеиновых кислот и ауксинов меняет метаболизм клетки. В литературе высказываются предположения о наличии в растениях ауксин-нуклеиновых комплексов.

Цинк. Как уже упоминалось выше, цинк входит в состав фермента карбоангидразы, оказывающей каталитическое действие на течение реакции $\text{H}_2\text{CO}_3 \rightleftharpoons \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$. Открытие этого фермента в хлоропластах указывает на значение последнего для выделения углекислого газа не только у животных, но и у растений. Можно предполагать, что при недостатке цинка должно происходить накопление конечного продукта окисления углеводов — углекислоты, что должно вести к изменению нормального хода окисления. Наблюдавшееся накопление в клетках недостаточных в отношении цинка растений продуктов неполного окисления углеводов и белков (Reed a. Duf-

гепоу, 1935), возможно, и связано со снижением в этом случае содержания карбоангидразы.

Все больше и больше появляется данных в пользу значения цинка в окислительно-восстановительных процессах. Показано, что он является составной частью алкогольдегидрогеназы (Vallee, 1956), глутаматдегидрогеназы (Vallee, Aldestein a. Olson, 1955), лактатдегидрогеназы (Vallee a. Wacker, 1956). Имеются данные, что при недостатке цинка подавлена активность трифосфопиридиннуклеотид-Н-диафразы (ТПН-Н-диафразы) и дифосфопиридиннуклеотид-Н-диафразы (ДПН-Н-диафразы) (Nicholas, 1957), активность же дифосфопиридиннуклеотидазы (ТПН-азы), наоборот, значительно (в 10—20 раз) повышена (Nason, Kaplan a. Colowick, 1951). Предполагается также, что цинк участвует в превращениях соединений, содержащих, подобно цистеину, сульфгидрильную группу. Функция этих соединений состоит, как известно, в регулировании уровня окислительно-восстановительного потенциала в клетках.

Цинк играет, по-видимому, важную роль в фосфорном, углеводном и белковом обменах. Обнаружено, что в отсутствие цинка происходит скопление неорганических фосфатов в стеблях и черешках растений, и высказано предположение, что при недостатке этого элемента нарушается окислительное фосфорилирование (Reed, 1946). Этот же автор наблюдал в отсутствии цинка нарушения и в углеводном обмене: увеличение содержания редуцирующих сахаров и уменьшение содержания сахарозы и крахмала. Автор пришел к выводу, что присутствие цинка в активно растущих растительных тканях является необходимым для образования и потребления углеводов, и склонен считать, что в отсутствие цинка наблюдаются какие-то нарушения в энзиматической системе, необходимой для фосфорилирования глюкозы.

Позже в нашей лаборатории (Парибок и Кузнецова, 1962, 1964) было обнаружено в условиях цинковой недостаточности увеличение поступления фосфора в растения, значительное увеличение в листьях, стеблях и корнях томатов содержания неорганического фосфора и уменьшение содержания различных органических соединений фосфора (общего содержания фосфора в составе нуклеотидов, содержания лабильного фосфора этой группы, т. е. фосфора макроэргических связей нуклеотидди- и трифосфатов, содержания фосфора липидов и в особенности содержания нуклеиновых кислот). Это свидетельствует о нарушении в отсутствие цинка процесса окислительного фосфорилирования, т. е. того процесса, при котором происходит аккумуляция энергии в растении. В пользу этого говорят также данные о концентрировании цинка в митохондриях (Косицын и Игошина, 1964) и то, что гексокиназа является цинксодержащим ферментом (Medina, Nicholas,

1957), а также исследования о значении цинка в жароустойчивости растений (Петинов, Молотковский и Федоров, 1963).

Повышение содержания неорганического фосфора в отсутствие цинка может быть связано с выявившейся связью уровня содержания цинка с активностью альдолазы (Quinland-Watson, 1951). Уменьшение активности этого фермента при недостатке цинка ведет к уменьшению образования 3-фосфоглицеринового альдегида, а это, в свою очередь, может вызвать уменьшение фосфорилирования аденозиндифосфата под действием триозофосфатдегидрогеназы.

Приведенные факты о значении цинка в утилизации фосфора имеют большое практическое значение. Намеченное значительное увеличение применения фосфорнокислых удобрений в нашей стране может привести к увеличению потребности растений в цинке. Имеются данные о повышении потребности растений в цинке при наличии в почве высоких количеств доступного фосфора и при внесении фосфорных удобрений (Charman, Vanselow a. Liebig, 1937 и др.). Это ведет часто к появлению характерной для недостатка цинка мелколистно-розеточной болезни плодовых.

В ряде более поздних работ при недостатке цинка обнаружено совершенно поразительное увеличение содержания амидов и свободных аминокислот; содержание глутамина — увеличилось в 7 раз, аспарагина — примерно в 50 раз. Наблюдалось также значительное увеличение количества аспарагиновой кислоты, лизина, гистидина, аргинина, серина, треонина, аланина, фенилаланина, валина и лейцина и уменьшение содержания цитруллина и этаколамина.

Увеличение содержания свободных аминокислот при недостатке цинка может быть результатом или нарушения синтеза белка, или усиления его распада.

Показано, что цинк ускоряет включение меченного C^{14} тирозина в белки, что говорит в пользу значения цинка в биосинтезе белка (Школьник и Давыдова, 1965). Это связано, по-видимому, с ролью последнего в синтезе нуклеиновых кислот.

В последние годы получено много данных, указывающих на снижение при недостатке цинка содержания РНК, а часто и ДНК, которое идет параллельно с угнетением биосинтеза белка (Kessler, 1957; Naik a. Asana, 1961; Price, 1962; Schneider a. Price, 1962; Wacker, 1962; Wegener a. Roman, 1963). Уменьшение содержания РНК сопровождается увеличением активности рибонуклеазы (Kessler, 1957), содержание цинка в корнях коррелирует с содержанием белкового азота (Ozanne, 1955). С усилением азотистого питания недостаток цинка усиливается, что связано, как предполагает автор с тем, что цинк находится в корнях в виде лабильных металлоорганических комплексов и при обильном азотистом питании задержи-

вается корнями. В пользу значения цинка в азотистом обмене говорят также известные факты о вхождении цинка в состав карбоксипептидазы. Приведенные данные о влиянии цинка на фосфорный, углеводный и белковый обмен представляют большой интерес, учитывая существующую связь между этими обменами.

Цинк играет существенную роль в процессе плодоношения. При недостатке цинка растения способны вегетировать, но семян не дают. Выявлено, что цинк оказывает большое влияние на развитие яйцеклетки и зародыша гороха (Reed, 1944). На развитие яйцеклетки и зародыша недостаток цинка оказывает большее влияние, чем на развитие пыльцы.

Марганец. Имеются интересные исследования о значении железа и особенно марганца в реакциях фотосинтеза. Давно известно (Pirson, 1937), что недостаток марганца ведет к сильному снижению фотосинтеза у водорослей. То же было показано ниже и на высших растениях. Отсутствие хлороза при ингибировании фотосинтеза при недостатке марганца, независимость этого ингибирования от интенсивности освещения, быстрое устранение ингибирования при внесении марганца делали интересным дальнейшее изучение влияния этого элемента на реакции фотосинтеза.

Установление, что фоторедукция не ингибируется при недостатке марганца, привело к выводу (Kessler, 1955), что марганец участвует в процессе выделения кислорода при фотосинтезе. Дальнейшим доказательством значения марганца в выделении кислорода является то, что недостаток марганца сходен с отравлением гидроксиламином и другими ингибиторами выделения кислорода в процессе фотосинтеза.

Как показано, при недостатке марганца сильно ингибируется реакция Хилла у водорослей (Eyster, Brown a. Tappier, 1950), что также свидетельствует в пользу значения марганца в выделении кислорода при фотосинтезе. Высказано предположение, что чрезвычайная нечувствительность фоторедукции по отношению к недостатку марганца исключает возможность участия марганца в первичном фотохимическом процессе фотосинтеза (Bergmann, 1955; Арнон, 1962). Опыты с хлоропластами, в которых наблюдалось повышение потенциала под влиянием марганца, привели к заключению, что марганец участвует в образовании фотосинтетических перекисей (Gerstsen, 1950). Высказано предположение, что марганец играет активную роль в выделении водорода при фотохимическом расщеплении воды ($H_2O \rightarrow H + OH$), соединяясь с гидроксилем и препятствуя обратной реакции $H + OH \rightarrow H_2O$.

Представление о значении марганца в образовании перекисей при фотосинтезе подтверждается данными (Waugood, Oaks a. MacLachlan, 1956) о возможности частичной замены иона марганца перекисью водорода.

Обнаружено (Kenten a. Mann, 1955), что препараты хлоропластов на свету способны окислять двухвалентный марганец, в темноте же они его слабо или совсем не окисляют. Авторы исследования приходят к выводу, что окисление марганца происходит под влиянием пероксидазной системы, а процесс окисления — восстановления марганца принимает участие в реакциях фотосинтеза. Учитывая, что марганец в фотоллизе воды, соединяясь с гидроксилом, образует перекись водорода, нетрудно прийти к выводу, что пероксидазная система окисляет именно этот марганец, присоединяя его гидроксил. Марганец, отдавая свои гидроксилы пероксидазе, удаляет их из сферы реакции фотосинтеза, чем предотвращает обратную реакцию $H + OH \rightarrow H_2O$. Освобождающийся при этом марганец может снова вступать в реакцию фотохимического расщепления воды и образовать перекись. Таким образом, марганец и пероксидаза в процессе активирования водорода воды при ее фотоллизе выступают как единая система.

Марганец входит в состав маликоэнзима, которому придается большое значение в процессе фотосинтеза. Известно, что этот фермент участвует в важнейшем процессе превращения яблочной кислоты в пировиноградную с ее разнообразными путями превращений. Попадая в сферу влияния маликоэнзима, яблочная кислота избегает стадии превращения в щавелевоуксусную, превращаясь сразу в пировиноградную. Маликоэнзим, катализируя образование яблочной кислоты из пировиноградной и двуокиси водорода за счет водорода, доставляемого восстановленным трифосфопиридином, обуславливает, как предполагается, фиксацию углекислоты зеленым растением (Михлин, 1956).

Приведенные данные показывают, что марганец участвует в важнейших реакциях фотосинтеза, и есть основание поэтому считать его одним из необходимых и важных факторов процесса фотосинтеза.

Важность марганца в процессе фотосинтеза доказывается также тем, что он не является необходимым элементом для роста гетеротрофной культуры водоросли *Chlorella vulgaris* в темноте.

Следует упомянуть о наличии содержащей железо и марганец гидрогеназы в хлоропластах разнообразных высших растений и участии ее комплекса в восстановлении углекислоты (Бойченко и Захарова, 1959; Бойченко и Саенко, 1961); марганец имеет важное значение в процессе восстановления нитратов.

Обнаружено значение марганца в процессе ассимиляции нитратов в качестве компонента по крайней мере одной из ферментных систем, участвующих в этом процессе (Nason, 1956); выявлено, что марганец и молибден участвуют в про-

цессе восстановления нитратов в нитрит и в образовании аминокислот (Hendrici, 1954).

Большой интерес представляет вопрос о значении марганца в синтезе нуклеиновых кислот и белков. Показано, что марганец способствует значительному повышению скорости обмена фосфора дезоксирибонуклеиновой и рибонуклеиновой кислот и что в листьях марганец увеличивает синтез белкового азота, при одновременном уменьшении гидролитической активности протеаз (Власюк, Косматый и Климовицкая, 1957).

В связи с интересом, который в настоящее время проявляется к вопросу о значении марганца в синтезе белка, следует отметить работу, в которой изучался синтез белка изолированными частицами нуклеопротеида (Webster, 1959). Обнаружено, что рибонуклеотидные частицы, изолированные из гороха, катализируют истинный синтез растворимого белка в присутствии АТФ, ионов марганца, фосфолипидов, растворимого полинуклеотида и смеси 18 аминокислот и двух амидов, обычно присутствующих в белке. Образованный таким образом белок давал более одного компонента при электрофорезе и обладал ферментативной активностью.

О причастности марганца к азотистому обмену говорит также работа (Jindra, Zadrazil, Jirasek, Syroky, 1959), в которой показано, что подкормка марганцем увеличивает содержание белка в корнях, а также ведет к исчезновению аргиназы в молодых корнях. Стимулирующее влияние марганца на активность аргиназы связывается в этой работе с увеличением содержания алкалоидов в растениях. В связи с тем, что аргиназа активируется солями марганца, предполагают, что она представляет собой белок, содержащий марганец.

Как уже упоминалось, марганец играет важную роль в окислительно-восстановительных процессах и его считают наиболее существенным элементом в дыхательной системе растений. Однако имеющиеся сведения по вопросу о влиянии марганца на дыхание противоречивы. Согласно одним данным (Скворцов, 1950), марганец повышает интенсивность дыхания водных растений, в другой же работе (Kessler, 1957) указывается, что у водорослей марганец влияет только на фотосинтез, но не влияет на дыхание.

Марганец способен регулировать окислительно-восстановительные процессы в зависимости от условий питания растений (Власюк, 1940). Он действует резко положительно как при нитратном, так и при аммиачном питании. При питании нитратным азотом марганец ведет себя как восстановитель, а при аммиачном — как сильный окислитель. В обоих случаях интенсивность окислительно-восстановительных процессов и синтез органического вещества в растениях возрастают. Многочисленными исследованиями было показано значение определенных отношений марганца к железу. Обнаружено (Way-

good, Oaks a. Maclachlan, 1956), что частично очищенные ферментные препараты из листьев пшеницы осуществляют полное окисление индолилуксусной кислоты только в присутствии марганца и монооксифенола или ризорцина, и высказано предположение, что ионы марганца являются акцепторами электронов. Высокие дозы марганца снижают окисление β -индолилуксусной кислоты (Kemp a. Mann, 1955).

Намачиванием семян конопли в растворах $MnSO_4$, KBr , KJ и H_2O_2 можно оказать влияние на дифференциацию пола у конопли (Herich, 1956). Под влиянием намачивания семян в этих растворах снижался процент женских цветков и возрастало количество мужских.

Большого внимания заслуживает вопрос о значении марганца в ферментативной деятельности растений. Сведения, приведенные здесь и в разделе «Микроэлементы и ферменты», показывают значение марганца в процессе карбоксилирования и декарбоксилирования, в фосфорном обмене и в активировании ферментов цикла лимонной кислоты.

Изучение физиологического действия марганца показало (Климовицкая, 1964), что в гомогенатах тканей марганец находится преимущественно в ионном или комплексно-ионном состоянии, в живых же тканях преобладает структурно-связанный марганец. Автор исследования приходит к выводу, что высокий уровень насыщенности тканей растений марганцем определяется способностью корневых систем фиксировать обменный марганец. Обнаружено, что по ксилемным элементам передвигается меньше марганца, чем по флоэмным. Выявлена локализация марганца в клеточных структурах, причем значительная концентрация этого элемента обнаружена в цитоплазме. При пересчете на золу максимальное количество марганца отмечается в хлоропластах и митохондриях. В хлоропластах марганец представлен главным образом ионной или хелатной формой, кислотами извлекается до 90% марганца. До 5% марганца связано с белковой стромой хлоропластов.

Вопрос о локализации марганца в клеточных структурах растений рассматривается и в других работах (Власюк, Климовицкая и Визирь, 1959; Климовицкая, Охрименко и Визирь, 1963 и др.).

Обнаружены интересные факты, что потребность растений в марганце возрастает с повышением уровня питания азотом (Климовицкая, 1964). Недостаток азота является фактором, лимитирующим положительное действие марганца. Эти данные имеют практическое значение.

Наличие марганца обнаружено в составе белков спиртовой фракции из семян озимой пшеницы, кукурузы, а также в составе суммарно выделенных белков из листьев сахарной свеклы. В белках семян гречихи, гороха, фасоли, люпина,

льна и подсолнечника марганца не обнаружено (Власюк и Климовицкая, 1958).

Медь. В 1949 г. В. Стайлс в своем труде «Микроэлементы в жизни растений и животных» отмечал, что при обсуждении роли меди в жизни растений приходится основываться только на одном достоверном факте о ее вхождении в состав полифенолоксидазы. Однако в это время было уже известно, что она входит в состав и других окислительных ферментов — аскорбиноксидазы и лакказы. К настоящему времени знания о физиологической роли меди остаются весьма ограниченными, тем не менее получены некоторые факты, имеющие первостепенное значение.

Имеются убедительные доказательства в пользу того, что цитохром *c*-оксидаза является медьсодержащим гемопротейном, содержащим эквивалентные количества меди и гема (Грин, Гриффитс и др., 1961).

Показано, что условия питания медью всегда сказываются на активности медьсодержащих ферментов полифенолоксидазы и аскорбиноксидазы (Оканенко и Островская, 1952; Островская, 1961 и др.). Однако степень снижения активности этих двух ферментов при медной недостаточности различна (Островская, 1961). Активность полифенолоксидазы настолько резко снижена, что она может служить, по мнению автора, даже диагностическим признаком недостатка меди в почве, активность же аскорбиноксидазы хотя и снижена, но в значительно меньшей степени. Снижение активности медьсодержащих ферментов при недостатке меди сопровождается повышением активности железопротеидных ферментов. Недостаточное питание медью, как показано в этой же работе, оказывало неодинаковое действие на дыхание различных растений. У сахарной свеклы и овса в большинстве случаев интенсивность дыхания при недостатке меди снижалась, у кок-сагыза, наоборот, повышалась. Поэтому имевшиеся представления о том, что медь всегда повышает интенсивность дыхания, нельзя признать верными.

Имеются данные, как косвенно, так и непосредственно указывающие на участие меди в процессе фотосинтеза (Neish, 1939; Бойченко, 1951; Warburg, Kripphal a. Schröder, 1954; Островская, Починок и Дорохов, 1959; Школьник и Грешищева, 1959).

Проявление медной недостаточности тесно связано с условиями азотного питания; чем обильнее это питание, тем сильнее симптомы недостаточности и страдание растений. Применение стабильного изотопа N^{15} позволило установить, что медь является одним из факторов, необходимых для нормального осуществления ассимиляции минерального азота и синтеза белка в растениях (Островская и Геллер, 1955). Выявлены различия в усвоении азота разной степени окис-

ленности — аммиака и нитратов. При питании аммиачным азотом недостаток меди приводит к заметному торможению синтеза белка и близких к нему соединений (пептонов и полипептидов). При питании нитратным азотом участие меди необходимо на каких-то ранних стадиях ассимиляции нитратов, еще до образования амидов и аминокислот.

Выявившаяся важность меди для биосинтеза белка, возможно, связана с ее ролью в нуклеиновом обмене. Показано (Озолиня, 1963), что содержание РНК при недостатке меди у кукурузы снижается и что действие меди на содержание нуклеиновых кислот определяется уровнем азотистого питания. Наибольшим содержанием нуклеиновых кислот при подкормке растений азотом отмечались растения, получившие азот совместно с медью. Имеются данные об увеличении под влиянием меди содержания сложных фосфорорганических соединений — фосфатидов и нуклеопротеинов (Вардья, 1962).

На основании данных (Островская, 1961) о снижении при недостатке меди содержания восстановленной формы аскорбиновой кислоты, участвующей, как предполагают, в восстановлении нитратов, сделан вывод о значении меди в процессе восстановления последних. На бобовых растениях показано (Пейве и Жизневская, 1961), что активность нитратредуктазы повышается не только под влиянием молибдена, но и меди. Оба эти элемента участвуют в переносе электронов от ДПН-Н к NO_3 , в результате чего NO_3 восстанавливается до NO_2 . У различных растений степень участия молибдена и меди в восстановлении нитратов может быть различной.

Интересны обнаруженные в последнее время данные о вхождении меди в состав оксидазы индолилуксусной кислоты (Wagenknecht a. Burgis, 1956) и о способности меди образовывать комплексы с индолилуксусной кислотой (Recaldin a. Heath, 1958). В связи с этим следует упомянуть об исследовании, в котором была обнаружена определенная зависимость между действием гетероауксина и меди (Островская, 1956). Гетероауксин сильнее повышает энергию всхожести семян, содержащих относительно меньшее количество меди, чем семян, более богатых этим элементом. Высказано предположение о вмешательстве меди в обмен триптофана, являющегося предшественником β -индолилуксусной кислоты, оказывающей влияние на энергию всхожести семян.

Молибден. Молибден является необходимым специфическим катализатором для фиксации азота клубеньковыми бактериями и разными видами *Azotobacter* и *Clostridium*. Поэтому молибден оказывает наиболее положительное влияние на рост бобовых растений, которые содержат молибден в значительно больших количествах, чем другие растения (Виноградова, 1952). Доказано, что молибден входит в состав гидро-

геназы *Clostridium pasteurianum*. Ввиду того что клубеньки бобовых богаты молибденом и одновременно нитратредуктазой, предполагается, что молибден принимает какое-то участие в фиксации азота через нитратредуктазу.

У некоторых видов азотобактера молибден может быть заменен ванадием, который также играет важную роль в фиксации азота. Эти два элемента встречаются на некоторых почвах в разных количествах и каждый из них может быть использован. Имеются указания, что у азотобактера ванадий связан с той же белковой фракцией, что и молибден.

Я. В. Пейве (1961) считает, что роль молибдена в фиксации молекулярного азота заключается прежде всего в том, что он повышает активность флавопротеиновых ферментов, связанных с азотным обменом, и принимает участие в ферментативной активности молекулярного водорода, который так или иначе участвует в восстановлении нитратов.

Очень интересны открытые рядом исследователей факты о значении молибдена в редукции нитратов. Выявившиеся факты о молибдене как составной части нитратредуктазы (Nicholas a. Nason, 1954; Evans, 1956) делают сейчас понятным его большую роль в редукции нитратов.

На важность молибдена как переносчика электронов в процессе редукции нитратов уже указывалось ранее. В ряде исследований на зеленых водорослях *Chlorella* и *Scenedesmus* показано, что растения не требуют молибдена, если им дается восстановленная форма азота.

Для *Scenedesmus* молибден, по-видимому, действительно необходим только для восстановления нитратов (Арнон, 1962). Но для многих растений он оказывает благоприятное влияние также и при внесении восстановленной формы азота. Это означает, что функции молибдена шире, чем участие в редукции нитратов. Имеются данные, показывающие, что молибден необходим для грибов, использующих аммонийный азот в качестве единственного источника азота, что также указывает на то, что роль молибдена в обмене веществ растений не ограничивается его участием в восстановлении нитратов и фиксации азота.

Высказано предположение, что молибден оказывает положительное влияние на уровень использования азота для синтеза белка — повышение содержания белка в растениях увеличивается в большей мере, чем содержание общего азота (Ратнер и Буркин, 1958).

Обнаружено положительное влияние молибдена на синтез белка при инфильтрации в листьях готовых аминокислот в виде гидролизата легумина (Ратнер и Акимочкина, 1962). Имеются и другие данные (Wolfe, 1954) о значении молибдена не только в процессе редукции нитратов, но и в дальнейших процессах, вплоть до синтеза белка. Предполагается, что

молибден контролирует снабжение донаторов водорода или носителей энергии, которая необходима для синтеза белка через систему АТФ — АДФ, благодаря которой происходит передача богатых энергией макроэргических связей.

Приводятся наблюдения, что при недостатке молибдена, в отличие от того, что наблюдается при недостатке других микроэлементов, наблюдается снижение количества аминокислот (Possingham, 1957). У высших растений недостаток молибдена сопровождается уменьшением содержания аскорбиновой кислоты в тканях (Hewitt, 1951). Показано, что у томатов при недостатке молибдена задерживается превращение неорганических фосфатов в органические (Ратнер и Акимочкина, 1962; Possingham, 1954).

Физиологической роли молибдена посвящен ряд обстоятельных обзоров (Пейве, 1963а; Насон, 1962; Школьник, 1963; Anderson, 1956; Nicholas, 1957).

Ванадий. На *Aspergillus niger* ванадий действует как ростовой фактор, на основании чего был сделан вывод, что он является незаменимым микроэлементом. Наиболее обоснованно незаменимость ванадия была доказана исследованием (Arnon a. Wessel, 1953), в котором наблюдалось усиление (в 8 раз) скорости роста зеленых водорослей *Scenedesmus obliquus* при добавлении ванадия к очищенному питательному раствору. Прямых доказательств, что ванадий является незаменимым у высших растений, пока нет, хотя имеется немало данных о повышении урожая ряда растений под влиянием этого элемента. Установлено, что ванадий стимулирует фиксацию атмосферного азота и рост азотобактера в культурах, к которым азот в связанном виде не добавлялся (Vogtels, 1933; Burk, 1934). Выше уже было указано, что ванадий может заменить молибден в качестве катализатора процесса фиксации атмосферного азота у ряда почвенных микроорганизмов, он, однако, не может полностью замещать потребность в молибдене в этом процессе. Имеются данные о значении ванадия в процессе фотосинтеза; ванадий повышал максимальную интенсивность реакции Хилла в фотосинтезе изолированных хлоропластов (Арнон, 1962).

Кобальт. Выше нами приводились факты необходимости кобальта для низших растений. Показано (Ahmed a. Evans, 1960), что кобальт необходим бобовым растениям в отсутствие связанного азота. Тот факт, что бобовые обходятся без кобальта при наличии связанного азота, указывает, что этот элемент нужен для клубеньковых бактерий, а не для самих бобовых. Имеются данные о значении кобальта, входящего в состав витамина В₁₂, и неорганического кобальта в фиксации азота свободноживущими микроорганизмами (Iswaran, Sundara Rao a. Mathur, 1960). Кобальт является активатором многих ферментов, и есть основания предполагать, что он

играет важную роль в жизнедеятельности не только низших, но и высших растений.

Кобальт повышает засухоустойчивость растений (Школьник и Боженко, 1959). Кобальт, возможно, играет важную роль в энергетическом обмене. Под его влиянием значительно повышалось содержание АТФ в растениях, у которых под воздействием засухи и высоких температур снизилось содержание последней (Боженко, Школьник и Момот, 1963). Обнаружено (Thiman, 1956), что кобальт усиливает изгибание стеблей гороха в присутствии β -индолилуксусной кислоты, и это привело автора исследования к заключению, что кобальт стимулирует какую-то стадию окислительного обмена, которая является источником энергии для роста, возможно АТФ.

Существуют данные, что кобальт способствует росту тканевых культур эпикотиля гороха и имеет значение для прорастания пыльцы (Yamada, Kagaku, 1958).

Наряду со специфическим действием микроэлементы оказывают и неспецифическое действие на обмен веществ. Этот очень важный вопрос подробно освещен М. Я. Школьником (сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине», 1953а).

Антагонизм и синергизм ионов, поступление микроэлементов в растение и их распределение по клеточным структурам

Многочисленные исследования посвящены изучению вопроса об антагонизме между отдельными микроэлементами и между некоторыми макро- и микроэлементами: меди и железа (Школьник, Макарова и др., 1949; Островская, Железнов и др., 1963; Упитис и Пакали, 1963), бора и меди (Школьник, Макарова и др., 1949), меди и марганца (Упитис и Пакали, 1963), железа и марганца (Рубин, Чернавина и Карташева, 1962 и др.), меди и молибдена (Жизневская, 1961), молибдена и железа и других тяжелых металлов. О синергизме и антагонизме ионов получены важные материалы (Щербаков, 1957). Особый интерес представляют данные о синергизме молибдена и фосфора (Mulder, 1954; Яковлева, 1950; Ратнер, 1964).

Антагонизм ионов часто определяется не снижением поступления элемента под влиянием иона антагониста, а причинами более глубокого физиологического порядка: противоположное влияние ионов антагонистов на определенные стороны обмена веществ (Ковалева, 1953) или на активирование ферментов (Диксон и Уэбб, 1961), конкуренция за участие в органическом комплексе (Ramamoorthy, 1955; Рубин, и др., 1962) и т. д.

При экспериментальном изучении особенности обмена железа в условиях железомарганцевого хлороза было показа-

но, что нарушение процессов зеленения связано не только с изменением характера использования железа, но и деятельности железосодержащих ферментов (Рубин, Чернавина и Карташева, 1962). Торможение поступления железа в растение при избытке марганца рассматривается авторами как результат конкуренции между двумя указанными элементами за место в простетических группах ферментов.

Антагонистическое действие ионов может быть вызвано еще и другими причинами. Известно, что молибден является антагонистом железа и улучшает его доступность. Выявилось (Rediske a. Biddulf, 1953), что это связано со способностью молибдена образовывать комплексы с фосфором, что ведет к задержке осаждения железа в виде фосфата и приводит благодаря этому к увеличению доступности железа. Этот факт очень важен, так как, по мнению большинства исследователей, вопрос о взаимодействии Fe и P является наиболее важным в проблеме хлороза.

В другой работе (Williams a. Vlamis, 1956) показано, что кремний устранял токсичность избытка марганца, не уменьшая его поступление в растение, в то время как Ca, Mg и K, действовавшие таким же образом, снижали содержание марганца. Авторы предполагают, что кремний, возможно, образует хелаты, связывающие марганец, или он способен влиять на более равномерное распределение марганца в листе, так как в его присутствии не образовывались пятна, вызванные скоплением марганца в отдельных участках ткани листа.

Значение кремния в явлениях антагонизма ионов заслуживает большого внимания, особенно антагонизм кремния и алюминия, в связи с решением практического вопроса устранения токсичности алюминия на некоторых кислых почвах, богатых подвижным алюминием. Не так давно выявилось, что силикаты в несколько раз увеличивают выносливость пшеницы к алюминию.

Получены новые данные о видовых различиях в отношении содержания микроэлементов в растениях и распределения их в различных органах в процессе онтогенеза (Щербаков, 1956; Loupmaa, 1956 и др.) и о влиянии одних минеральных элементов на поступление других (Ринке 1961; Пейве и Ринькис, 1962; Парибок и Кузнецова, 1964 и др.). По этому вопросу много интересных сведений содержится в обзорных работах (Gauch, 1957; Stiles, 1957). Представляют интерес данные о нарушениях в поглощении макро- и микроэлементов при поражении растений грибными заболеваниями (Sadasiwana a. Saraswathi-Devi, 1957).

При исследовании вопроса о перераспределении микроэлементов в растениях оказалось, например, что цинк легко передвигается в молодые листья из старых листьев. Концентрация цинка в различных органах чрезвычайно быстро

меняется (Riceman a. Jones, 1956). Такой картины не наблюдается с марганцем, который отличается плохой подвижностью в растении и почти не перераспределяется внутри растения. Приводятся интересные данные о поглощении, передвижении и подвижности нанесенных на листья радиоактивных изотопов Ba, Rb, Na, K, P, Cl, S, Zn, Cu, Np, Fe, Mo, Ca, Sr (Висовас а. Wittmer, 1957). Наиболее подвижными оказались Rb, Na и K, наименее — Ca и Sr, среднее место по подвижности занимали P, Cl, S, Zn, Cu, Mn, Fe и Mo.

Большие успехи достигнуты в изучении механизма поступления микроэлементов с применением изотопного метода (Кедров-Зихман, 1955; Гюльяхмедов, 1961; Чурбанов, 1959; Gustafson, 1956 и др.). Сравнительно мало сведений имеется о содержании различных форм соединений микроэлементов в растениях и по изучению взаимодействия различных органических соединений с микроэлементами. Однако некоторые работы в этом направлении представляют безусловный интерес (Власюк, 1959; Манская и Дроздова, 1959; Власюк, Климовицкая и Визирь, 1959; Власюк, Ленденская, Рудакова, 1962).

Чрезвычайно существенным является вопрос о внутриклеточной локализации микроэлементов в связи с приуроченностью таких важнейших биохимических процессов, как окислительное фосфорилирование, синтез белка, фотосинтез к определенным субклеточным структурам. Если тот или другой микроэлемент локализуется в определенных структурах, то можно предполагать, что он играет важную роль в биохимических процессах, связанных именно с этими структурами.

По этому вопросу накоплено еще сравнительно немного данных. Имеются сведения о внутриклеточной локализации марганца (Власюк, Климовицкая и Визирь, 1959; Климовицкая, 1964), цинка (Власюк и Климовицкая, 1961; Косицын и Игошина, 1964; Whatley, Ordin a. Arnon, 1951; Ozanne, 1955), бора (Skok a. McIlrath, 1958), железа. Как вывнилось из этих работ, марганец и особенно цинк находятся в клетках преимущественно в ионной форме или в виде низкомолекулярных соединений, не связанных с клеточными структурами и белками плазмы.

В связи с этим высказано предположение (Косицын и Игошина, 1964), что цинк клеточного сока, находящийся в ионной форме или в виде комплексов с низкомолекулярными соединениями, образует буферную систему для поддержания его необходимой концентрации в физиологически активных центрах клетки, как это было установлено в случае с бором (Skok a. McIlrath, 1958). Обнаруженная в митохондриях повышенная концентрация цинка (Косицын и Игошина, 1964) и марганца (Власюк, Климовицкая и Визирь, 1959) указывает на то, что эти микроэлементы играют, по-видимому, важную роль в жизнедеятельности этих структур. Зная при-

уроченность окислительного фосфорилирования к митохондриям, можно предполагать, что цинк и марганец принимают большое участие в процессе окислительного фосфорилирования. Эти представления согласуются с уже приведенными данными о значении цинка в фосфорном обмене (Парибок, 1964). Высокое содержание железа в ядрах привело к предположению, что связь между синтезом белка и железом осуществляется при участии последнего в образовании дезоксирибонуклеотидов.

ЗНАЧЕНИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ ДЛЯ ПРАКТИКИ СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА

Резкий недостаток микроэлементов в почве приводит к функциональным заболеваниям растений и к сильному снижению урожая. Такие болезни, как сухая гниль сердечка и дуплистость корня свеклы, турнепса и брюквы, бактериоз льна, опробковение яблок и груш, усыхание верхушки табака и пожелтение верхушки люцерны, вызываются недостатком бора. Различные межжилковые и пятнистые хлорозы (пожелтения) листьев вызваны недостатком марганца. К ним относятся серая пятнистость овса, желтуха сахарной свеклы и др. Болезнь обработки, характеризующаяся усыханием кончиков листьев, так же как и увядание кончиков побегов плодовых деревьев, — следствие недостатка меди. Побеление верхушек кукурузы, розеточная болезнь и мелколистье плодовых деревьев характерны при недостаточности цинка. Внесение соответствующих микроэлементов полностью устраняет эти болезни.

В практике сельского хозяйства чаще встречается менее острая недостаточность микроэлементов. При этом внешних признаков заболевания не обнаруживается, но рост растений ухудшается, что ведет к значительному снижению урожая. В таких случаях необходимо внесение микроэлементов, ведущих к повышению урожая и его качества.

По внедрению микроудобрений в сельскохозяйственную практику Советский Союз выходит на первое место в мире; уже в 1961 г. они были использованы на площади около 4 млн. га. Для дифференцированного применения микроэлементов необходимо проведение специальных широких исследований по изучению содержания усвояемых форм микроэлементов в разных почвах с целью составления для всех республик и областей страны почвенных картограмм содержания бора, марганца, цинка, меди, молибдена и кобальта. Такие исследования уже проведены под руководством Я. В. Пейве для Латвийской ССР в отношении меди, кобальта, марганца, бора, иода и цинка, а под руководством П. А. Власюка — для многих областей Украинской ССР в отношении марганца,

бора и цинка. Подобные картограммы составлены Почвенным институтом им. В. В. Докучаева для Московской, Читинской, Ярославской областей. Работы по картированию микроэлементов в почвах ведутся также в Азербайджанской, Грузинской, Армянской ССР, в Татарской, Карельской АССР, в Ставропольском крае, Ростовской, Красноярской и некоторых других областях РСФСР. Крупномасштабное картирование почв в ряде совхозов и колхозов также сопровождается анализом почв на содержание микроэлементов.

Разработаны методы определения валовых и доступных форм микроэлементов (Пейве и Ринькис, 1959; Ринькис, 1963; Веригина, 1964; Добрицкая 1964 и др.).

Для нечерноземной полосы СССР лабораторией биохимии почв и микроэлементов Института биологии АН Латвийской ССР составлена на основе работ лаборатории следующая характеристика степени обеспеченности почв микроэлементами (табл. 11).

Таблица 11

Содержание подвижных микроэлементов, мг на 1 кг

Обеспеченность почв микроэлементами	Бор воднорастворимый	Медь в 1 н. HCl	Молибден в оксидной вытяжке	Марганец в 0,1 н. H ₂ SO ₄	Кобальт в 1 н. HNO ₃	Цинк в 1 н. KCl
Очень бедная	<0,1	<0,3	<0,05	<1,0	<0,2	<0,2
Бедная	0,1—0,2	0,3—1,5	0,05—0,15	1—10	0,2—1,0	0,2—1,0
Среднеобеспеченная	0,2—0,5	1,5—3,0	0,15—0,30	10—50	1,0—3,0	1,0—3,0
Богатая	0,5—1,0	3,0—7,0	0,3—0,5	50—100	3,0—5,0	3,0—5,0
Очень богатая	>1,0	>7,0	>0,5	>100	>5,0	>5,0

Ниже приводятся краткие сведения по применению микроэлементов в растениеводстве.

Подробные данные о валовых запасах и усвояемых формах микроэлементов в почвах и о применении последних в растениеводстве имеются в трудах М. Я. Школьника и Н. А. Макаровой (1957), Я. В. Пейве (1960, 1963) и П. А. Власюка (1963).

Борные удобрения. Борные удобрения применяются в основном на дерново-глеевых, дерново-подзолистых, торфяных, перегнойно-карбонатных и некоторых других почвах, занимающих северную половину Советского Союза. Особенно большую роль играет бор при известковании кислых подзолистых почв, так как известкование снижает подвижность бора. Бор должен стать сопутствующим извести удобрением.

Бор способствует значительному повышению урожая сена и семян, клевера, люцерны, семян кормовых бобов, гороха,

люпина и других бобовых растений. Опыливание семенников клевера и люцерны борнодатолиновым удобрением (по росе) во время бутонизации или цветения повышает урожай семян на 20—30%, на известкованных подзолистых суглинках бор приводит даже к удвоению урожая семян этих культур. Опыливание можно производить с самолета.

Без применения борных удобрений нельзя вести достаточную хорошую работу по семеноводству овощных растений, сахарной и столовой свеклы. Они повышают урожай семян этих растений на 40—50%.

Очень велико значение борных удобрений для льноводства. В производственных условиях колхозов ряда льноводческих областей установлена исключительная эффективность бора. В Латвийской ССР он повышал урожайность на 40—57%. Под его влиянием значительно повышается также количество льна-волокна.

Борные удобрения повышают урожай и сахаристость сахарной и кормовой свеклы, турнепса, овощных растений, урожая подсолнечника, конопли, картофеля, вики, гороха, люпина, эфиромасличных культур, яблонь и ягодных растений. Имеются данные о повышении урожая и содержания белка в кукурузе под влиянием предпосевной обработки семян бором. При недостатке бора зерна початков кукурузы односторонне съеживаются.

Борные удобрения вносятся предпосевно вразброс с заделкой под культиватор в виде борнодатолиновых удобрений — 60 кг/га, отдельно или совместно с минеральными удобрениями, а также в виде буры 6—9 кг/га. Борнодатолиновые удобрения применяются для внекорневого питания в количестве 10—12 кг/га и для предпосевного опыливания семян совместно с протравителями в количестве 1—2 кг/га. Для предпосевной обработки семян применяется также борная кислота (0,2—0,3 г на 1 л).

Молибденовые удобрения. Молибден особенно необходим растениям на кислых почвах, в которых он находится в малодоступной для растений форме. При наличии у нас только в европейской части СССР более 70 млн. га кислых почв молибденовые удобрения приобретут в ближайшее время, возможно, наибольшее значение из всех микроэлементов. Молибден необходим всем растениям, но особенно в нем нуждаются бобовые.

Молибден значительно повышает урожай сена и семян таких бобовых растений, как кормовые бобы, горох, клевер, люцерна, люпин, сераделла, вика, лядвенец и др. В опытах Владимирской опытной станции при затрате всего 24 г молибденовокислого аммония для предпосевной обработки 1 ц семян гороха или вики повышение урожая сена вики и гороха доходило до двух с лишним раз. В Латвийской ССР, где мо-

либденовые удобрения применяются в больших масштабах с помощью авиации для внекорневой подкормки растений, урожай гороха повысился в среднем на 3 ц/га, урожай сена клевера повысился на 35%. Большое значение для повышения плодородия почв имеет то, что молибденовые и цинковые удобрения значительно улучшают рост корневой системы бобовых. Молибденовые удобрения оказывают сильное последствие на урожай сена многолетних трав, их действие на втором и третьем годах жизни является часто более сильным, чем в первом; повышают кормовые качества бобовых трав — увеличивается содержание белка, углеводов, витамина С и каротина.

Внесением молибдена можно повысить эффективность нитрагина. На дерново-подзолистых почвах, дефицитных по фосфору и молибдену, удалось показать, что только при сочетании фосфора с микродозами молибдена можно добиться эффекта от инокуляции семян бобовых растений (Ратнер, 1964).

Молибден повышает также урожай и небобовых культур: салата, капусты, томатов, огурцов, гречихи, сахарной свеклы и др. Молибденовые удобрения увеличивают, правда в значительно меньшей степени, урожай растений и на нейтральных и даже известкованных и карбонатных почвах, хотя в этих почвах он находится в более усвояемой, чем в кислых почвах, форме.

В Латвийской ССР успешно проводятся широкие исследования по изучению эффективности микроудобрений на лугах и пастбищах (Анспок, 1961; Журовская, 1963).

Показано, что с помощью внекорневого питания луговых трав молибденом и бором и особенно комбинациями Мо с Zn и В с Zn можно добиться значительного обогащения лугового травостоя бобовыми растениями, богатыми белком, увеличить содержание белка как в злаковых, так и в бобовых компонентах и получить значительное увеличение выхода белка в единицы площади луга (Корякина, 1963).

Молибденовые удобрения применяются в виде молибдата аммония или молибдата аммония натрия путем опрыскивания семян и внекорневого питания. Для опрыскивания семян гороха применяется 20—25 г/ц; вики, люпина, кормовых бобов — 30—35 г/ц; капусты, салата, моркови — 100—300 г/ц; сахарной свеклы — 500—1000 г/ц (эти количества соли для гороха, вики, кормовых бобов, люпина растворяют в двух литрах воды; для клевера, люцерны и семян овощных растений — в пяти литрах).

Молибденовые удобрения оказывают наилучшее действие при их применении вместе с фосфорными удобрениями. Очень перспективным является применение молибденовых удобрений в виде молибденизированного суперфосфата, внесимого в рядки при посеве.

Марганцевые удобрения. С большим успехом применяются, главным образом в Украинской и Азербайджанской ССР, марганцевые удобрения в виде сернокислого марганца (10—15 кг/га), марганцевого шлама, являющегося промышленным отходом (0,5—2,0 ц/га), и марганизированного суперфосфата производства Винницкого суперфосфатного завода. Последний вносился на площади около 2 млн. га ежегодно. В Грузии применяется также комбинированное азотно-марганцевое удобрение.

Хорошие результаты при применении марганцевых удобрений получены на сахарной свекле, озимой пшенице, хлопчатнике, люцерне, кукурузе, картофеле, овощных культурах. Марганец повышает устойчивость злаков к полеганию. Эффективность марганцевых удобрений выражалась, согласно многолетним данным в УССР, в увеличении урожая сахарной свеклы на 22—34 ц/га и увеличении сахаристости 0,11—0,33% и урожая озимой пшеницы в среднем на 2,5 ц/га. Недостаток марганца ведет к появлению хлороза у хлопчатника. Урожай хлопчатника при внесении марганцевых удобрений в опытах, проведенных в Средней Азии, повышался на 9%, в Азербайджане — на 15—20%.

Больше всего марганцевые удобрения необходимо применять в районах распространения слабощелочных, в первую очередь карбонатных, почв, каштановых почв, слабовыщелоченных черноземов, на серых лесных почвах, сероземно-солонцеватых аллювиальных и других почвах, содержащих мало марганца, а также на известкованных кислых почвах. Хорошие результаты были получены в Белорусской ССР под влиянием предпосевной обработки семян сахарной свеклы марганцем и на дерново-подзолистой слабокислой почве. На кислых почвах, Мп часто не дает эффекта, а на сильнокислых — действует отрицательно.

Для внекорневого питания и предпосевной обработки семян марганцем применяются растворы, содержащие 0,5—1 г сернокислого марганца на 1 л. Применяется также для внесения в почву марганизированный суперфосфат, изготовляемой на Винницком суперфосфатном заводе.

Цинковые удобрения. В СССР эти удобрения еще только начинают внедрять. Наиболее чувствительны к недостатку цинка соя, кукуруза, клевер, лен, виноград и особенно плодовые растения.

Недостаток цинка у кукурузы ведет к появлению хлороза листьев.

Недостаток цинка больше всего ощущается на нейтральных и карбонатных почвах, а также при внесении извести на некоторых дерново-подзолистых почвах. Хорошие результаты получаются под влиянием цинковых удобрений на кислых песчаных почвах с малым количеством органического вещества,

а также на дерново-подзолистых песчаных и дерново-карбонатных почвах.

Хорошие результаты в отношении повышения урожая зеленой массы, особенно початков кукурузы, получены в некоторых районах страны (Казахстане, Южном Зауралье, Украинской и Латвийской ССР) при обработке семян раствором сернокислого цинка (0,5 г на 1 л), а также при внекорневом питании кукурузы.

Как показывают опыты, сернокислый цинк в комбинации с борной кислотой при двукратном внекорневом питании (по 0,5 г на 1 л) повышает урожай земляники на 20—25%.

Большое внимание следует уделить выяснению влияния цинковых удобрений на плодовые, в том числе и цитрусовые, растения. Цинковые удобрения должны найти широкое применение под эти растения. В США ежегодно применяется более 5000 т цинка, главным образом под плодовые.

В нашей стране в районах с теплым климатом (в Молдавской и Украинской ССР, в Поволжье), а также и в Латвийской ССР широко распространена мелколистно-розеточная болезнь яблонь и других плодовых, вызванная недостатком цинка. Применение цинковых удобрений в виде внекорневого питания (0,5—1%-ным раствором $ZnSO_4$) в мае — июне и по спящим почкам (3%-ным раствором $ZnSO_4$) в конце марта — начале апреля дает хорошие результаты и ведет к значительному или полному устранению этого заболевания (Тарасов, 1964; Куликов, Чефранова, Шукина, 1964; Холеден, 1964). Хорошим способом борьбы с этой болезнью является также инъекция в штамб и в скелетные ветви сульфата цинка в твердом виде.

Цинк при внесении в почву под травянистые растения применяется в виде сернокислого цинка (10 кг), при опыливаниях вместе с протравителями — 50—100 г/ц семян, для опрыскивания семян — 12 г/ц (растворенных в двух литрах воды), для внекорневой подкормки — 0,25—0,50 кг/га. Цинк применяется также в виде полимикродобрения (ПМУ), выпускаемого Ростовским-на-Дону химическим заводом.

Медные удобрения. Большое значение применения медных удобрений имеет на торфянисто-болотных почвах, отличающихся низким содержанием усвояемой меди, на некоторых осушенных торфяниках; без использования медных удобрений вообще трудно получить какой-нибудь урожай зерна.

Медные удобрения применяются в виде пиритных (колчеданных) огарков на площади примерно в 100 тыс. га, главным образом в Белорусской и Украинской ССР под зерновые культуры, коноплю, лен, сахарную свеклу и овощные культуры. Пиритные огарки вносят в дозе 5—7 ц/га один раз в 4—5 лет.

Действие медных удобрений проявляется по-разному на

различных болотных почвах. Больше всего медных удобрений требуют малозольные низинные, железокarbonатные и карбонатные торфяные почвы.

Как показали массовые опыты, пиритные огарки на торфянисто-болотных почвах повышают урожай зерновых культур на 5—7 ц/га. На сильно нуждающихся в меди почвах прибавка урожая были еще большими; так, например, урожай ячменя без меди равнялся 2,6 ц/га, с медью — 21,9 ц/га (совхоз «Победа социализма», БССР); урожай льна соломки без меди 8,6 ц/га, с медью — 22,6 ц/га (колхоз Речинского района БССР).

Хорошие результаты получаются также при предпосевной обработке семян в растворах медных солей. Для предпосевной обработки (намачивания) семян применяются растворы, содержащие 0,01—0,05 г медной соли на литр воды, для опрыскивания семян — 0,2—1,0 г/л, для внекорневого питания — 0,2—0,5 г/л.

Медные удобрения оказывают также положительное влияние на дерново-глеевых, торфяно-глеевых почвах, на песчаных, супесчаных, дерново-подзолистых и даже на некоторых черноземных почвах и на сероземах. В опытах Новозыбковской опытной станции было получено на песчаной почве повышение урожая семян гречихи в 2—2,5 раза; на среднеподзоленном легком суглинке опрыскивание семян льна медным купоросом дало прибавку урожая соломки на 15,6%, семян — на 10,6% и волокна — на 70% (колхоз Ярославской области).

Весьма эффективны медные удобрения для урожая луговых растений на торфянисто-болотных почвах. Медные удобрения снижают заболеваемость томатов фитофторой и бурой пятнистостью, а также картофеля фитофторой, ризоктонией и паршой, повышают устойчивость к различным болезням у многих растений.

Для опыливания вместе с протравителями расходуется 100—200 г медного купороса на 1 ц семян. Для опрыскивания семян овощных растений применяется 5—10 г медного купороса в 1 л воды за 2—3 дня до посева; на 10 кг семян расходуется 1 л раствора. Для внекорневого питания растений берется 0,5 кг/га медного купороса на 1 л воды.

Кобальтовые удобрения. Низкое содержание кобальта в почве (менее 2,0—2,5 мг/кг) вызывает заболевание животных. Наряду с лечением и предупреждением заболевания, путем подкармливания животных кобальтовыми таблетками, необходимо применять также подкормку растений кобальтовыми удобрениями, позволяющими произвести коренное оздоровление районов с недостатком кобальта. Это особенно необходимо еще и потому, что кобальтовые удобрения повышают и урожай растений.

- Абаева С. С. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1956. Абуталыбов М. Г. Значение микроэлементов в растениеводстве. Баку, 1961. Абуталыбов М. Г., Самедова А. Сб. «Проблемы фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959. Азимов Р. А. Автореф. канд. дисс. Л., 1958. Алексеев А. М. Уч. зап. Казанск. пед. ин-та, 1939, 1. Алиев Д. А. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Аманов Х. Тр. Узб. филиала АН СССР, сер. бот., 1942, 5. Анпок П. И. Сб. «Микроэлементы и урожай». Рига, 1961. Арнон Д. Сб. «Микроэлементы». М., ИЛ, 1962. Берзинь А. Я. Сб. «Микроэлементы и урожай». Рига, 1958. Бершова О. И. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Бобко Е. В. и Агинян А. А. Почвовед, 1939, 4. Бобко Е. В., Церлинг В. В. Бот. ж. СССР, 1938, 23, 1. Боженко В. П. Автореф. канд. дисс. Л., 1957. Боженко В. П., Школьник М. Я. и Момот Т. С., ДАН СССР, 1963, 153, 6. Бойко Л. А. и Разорителява Е. К. Сб. «Микроэлементы и естественная радиоактивность почв». Ростов н/Д, 1962. Бойченко Е. А. Вестн. АН СССР, 1951, 10; Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Бойченко Е. и Захарова Н. Физиол. раст., 1959, 6. Бойченко Е. А. и Саенко Т. Г. ДАН СССР, 1961, 138, 6. Бойченко Е. А., Саенко Г. Н. и Удельнова Т. М. Тез. докл. на первом Всесоюзн. биохим. съезде. Симпоз. I—XV. М., Изд-во АН СССР, 1964. Браун Т., Эйстер К. и Таннер Р. Сб. «Микроэлементы». М., ИЛ, 1962. Бузовер Д. Я. ДАН СССР, 1951, 78, 6. Бутенко Р. Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М., «Наука», 1964. Бутенко Р. и Чайлахян М. Х. ДАН СССР, 1961, 138, 6. Вардья Н. П. Сб. «Микроэлементы и естественная радиоактивность почв». Ростов н/Д, 1962. Веригина К. В. Сб. «Микроэлементы в некоторых почвах СССР». М., «Наука», 1964. Вильямс Р. Дж. П. V Международный биохим. конгр. Симп. 4. М., Изд-во АН СССР, 1961. Виноградов А. П. Тр. Биогехим. лаб. АН СССР, 3. М., Изд-во АН СССР, 1935; ДАН СССР, 1938, 17, 4—5. Виноградова Х. Г. Сб. «Микроэлементы в жизни растений и животных». М., Изд-во АН СССР, 1952. Власюк П. А. ДАН СССР, 1940, 28, 2; Нови добрива. Киев, 1941; Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1956; Сб.: «Проблемы фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959; Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Власюк П. А. и Климовицкая З. М. Тр. Укр. н.-и. ин-та физиол. раст. Киев, 1958; Изв. АН СССР, сер. биол., 1961, 5. Власюк П. А., Климовицкая З. М. и Визирь К. Л. Изв. АН СССР, сер. биол., 1959, 3. Власюк П. А., Косматый Е. С. и Климовицкая З. М. Изв. АН СССР, сер. биол., 1957, 5. Власюк П. А., Ленденская Л. Д. и Рудакова Э. В. Сб. «Микроэлементы и естественная радиоактивность почв». Ростов н/Д, 1962. Вострилова Н. В., Дулова В. И. Сб.: «Проблемы фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959. Генкель П. А. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 5. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1946. Генкель П. А. и Марголина К. П. Бот. ж., 1948, 33, 11. Говырина Е. С. Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та им. Герцена, каф. бот., 192. Л., 1959. Годнев Т. Н. и Шлык А. А. Сб. «Применение изотопов в технике, биологии и сельск. хоз-ве». М., Изд-во АН СССР, 1955. Грин Д. Е., Гриффитс Д. Е., Дуг К. А. и Уортон Д. V Международный биохим. конгр. Симп. 4. М., Изд-во АН СССР, 1961. Гусейнов Б. З. Тезисы докл. III Всесоюзн. совещ. по микроэлементам. Изд-во АН АзербССР, 1958. Густавсон Г. Г. Двадцать лекций агрономической химии. М., 1937. Гюльяхмедов А. Н. Микроэлементы в почвах зоны хлопководства Азербайджана и эффективность их под хлопчатник. Баку, 1961. Диксон М. и Уэбо Э. Ферменты. М., ИЛ, 1961. Добрничкая Ю. И. Сб. «Микроэлементы в некоторых почвах СССР». М., «Наука», 1964. Добрунов Л. Г., Гладышева О. М., Старкова А. В., Полимбето-

ва Ф. А., Таранов. О. Н. Физиол. раст., 1957, 4, 2. Добролюбский О. К., Славо А. В. Виноградарство и виноделие СССР, 1955, 1. Дроздов С. Н. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1956, 11. Ермоленко Н. Ф. Микроэлементы и коллоиды почв. Минск, 1960. Жизневская Г. Я. Сб. «Микроэлементы в растениеводстве». Рига, 1958; Сб. «Применение микроэлементов в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1959. Сб. «Микроэлементы и урожай». Рига, 1961. Жолкевич В. Н. ДАН СССР, 1954, 96, 3; 1958, 121, 6. Журбицкий З. И. и Вартапетян С. И. ДАН СССР, 1954, 96, 5. Журовская В. Я. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Загриценко П. Р. Автореф. канд. дисс. Л., 1960. Кедров-Зихман О. К. Сб. «Применение изотопов в технике, биологии и сельск. хоз-ве». М., Изд-во АН СССР, 1955. Кибаленко А. П. и Сидоршина Т. Н. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Киви К. А. Автореф. канд. дисс. Тарту, 1964. Климовицкая З. М. Автореф. докт. дисс. Киев, 1964. Климовицкая З. М., Охрименко М. Ф. и Визирь К. Л. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Ковалева Н. В. Автореф. канд. дисс. Л., 1953; Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. IV. Экспериментальная ботаника, 12. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958. Ковалева Н. В. и Школьник М. Я. ДАН СССР, 1954, 96, 1. Ковальский В. В. Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР, III, М., Изд-во АН СССР, 1960; Усп. совр. биол., 1963, 55; Природа, 1964, 1. Кокин А. Я. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1956; Физиол. раст., 1957, 4. Конарев В. Г. Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. М., «Высшая школа», 1959. Корякина В. Ф. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Косицын А. В. и Игошина Т. И. Физиол. раст., 1964, 11, 2. Куликов В. А., Чегранова Л. И. и Шукина С. А. Тезисы докл. межвузовск. симпоз. «Розеточность — мелколистность яблони и разработка мер борьбы с этим заболеванием». М., Изд-во ТСХА, 1964. Кустова А. Х. Сб. «Применение микроэлементов в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1959. Кухтевич И. Л. Сб. «Пробл. фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959. Леванидов Л. Я. и Давыдов С. Т. Марганец как микроэлемент в связи с биохимией и свойствами таннидов. Челябинск, 1961. Ладыгина М. Е. Тезисы докл. IV Всесоюз. совещ. по микроэлементам. Киев, 1962. Липская Г. А. и Годнев Т. Н. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Ломацки Т. С. Автореф. канд. дисс., М., 1935. Маевская А. Н. и Алексеева Х. А. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.», Киев, 1963; ДАН СССР, 1964, 156, 1. Макарова Н. А. Сов. бот., 1940, 5—6. Макарова Н. А. и Соловьёва Е. А. Сб. «Применение микроэлементов в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1959. Малашкина Н. С. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, III, М., Изд-во АН СССР, 1960. Малер Г. Сб. «Совр. пробл. биохим.», М., ИЛ, 1957. Маленев Ф. Е. Микроэлементы и фитопатология. Л., Изд-во с.-х. лит., 1961. Малюга Д. П., Малашкина Н. С. и Макарова А. И. Геохимия, 1959, 5. Мамедов З. М. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Манская С. М. и Дроздова Т. В. Сб. «Применение микроэлементов в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1959. Мартынова. Автореф. канд. дисс. Пушкин, 1963. Матухин Г. Р. и Мерджанян С. К. Сб. «Применение микроэлементов в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1959. Матухин Г. Р., Мерджанян С. К. и Слонов Л. Х. Сб. «Микроэлементы и естественная радиоактивность почв». Ростов н/Д, 1962. Миронова М. П. Уч. зап. Карело-Финского ун-та, 1953, 5; 1954, 3. Михлин Д. М. Биологическое окисление. М., Изд-во АН СССР, 1956. Михлин Д. М. и Борновицкая З. С. ДАН СССР, 1953, 89, 5. СССР, 1956. Модилевский Я. С. Бот. ж. УССР, 1953, 10, 3. Насон А. Сб. «Микроэлементы». М., ИЛ, 1962. Натансон Н. Е. ДАН СССР, 1952, 87, 6. Нелюбова Г. Д. Докл. ТСХА, 1956, 25. Николаев Л. Г. Микроэлементы и их роль в жизни растений и животных, сер. III, М., «Знание», 1964. Новиков В. А. и Садовская Р. О. ДАН СССР, 1939, 23, 3. Новицкая Ю. Е. Тр. Бот. ин-та АН СССР,

сер. IV. Экспериментальная ботаника, 11. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958. Носов А. К. Тезисы докл. Всесоюз. совещ. по микроэлементам. Баку, 1958. Озолия Г. Р. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Оканенко А. С. и Островская Л. К. Сб. «Микроэлементы в жизни растений и животных». М., 1952. Окунцов М. М., Левцова О. П. Тр. Томск. ун-та, 1952, 117. Окунцов М. М., Роньжина О. А. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1956. Островская Л. К. Физиологическая роль меди и основы применения медных удобрений. Киев, 1961; Физиол. раст., 1956, 3. Островская Л. К., Геллер Б. А. ДАН СССР, 1955, 103, 4. Островская Л. К., Железнов П. А., Хилик Л. А., Полищук Р. А. и Яковенко Т. М. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Островская Л. К., Починок Х. Н. и Дорохов Б. Л. Сб. «Проблемы фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959. Парибок Т. А. Тр. 2-ой республ. конф. по физиол. раст. Тарту, 1964. Парибок Т. А. и Кузнецова Г. Н. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963; Агрехимия, 1964, 3. Пейве Я. В. Тр. Биогехим. лаб. АН СССР, 11. М., Изд-во АН СССР, 1960; Микроэлементы и ферменты. Рига, 1960 а; Сб. «Микроэлементы и урожай». Рига, 1961; Руководство по применению микроудобрений. М., 1963; Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963 а. Пейве Я. В. и Жизневская Г. Я. Сб. «Микроэлементы и урожай». Рига, 1961. Пейве Я. В., Жизневская Г. Я. и Крауя А. Е. Физиол. раст., 1961, 8, 4. Пейве Я. В. и Крауя А. Е. ДАН СССР, 1957, 117, 5. Пейве Я. В. и Ринькис Г. Я. Почвоведение, 1959, 9; Изв. АН ЛатвССР, 1962, 8. Петинев Н. С. и Молотковский Ю. Г. Физиол. раст., 1956, 3, 5; 1960, 7, 6. Петинев Н. С., Молотковский Ю. Г. и Федоров П. С. ДАН СССР, 1963, 159, 5. Писарев Л. Е. и Жилкина М. Д. Земледелие, 1954, 1. Пирсон А. Сб. «Микроэлементы». М., ИЛ, 1962. Проценко Д. Ф. и Мишустина П. С. Холодоустойчивость кукурузы. Киев, 1962. Ратнер Е. И. Изв. АН СССР, сер. биол., 1964, 2. Ратнер Е. И. и Акимочкина Т. А. Физиол. раст., 1962, 9, 6. Ратнер Е. И. и Буркин И. А. Физиол. раст., 1958, 5, 4. Ратнер Е. И., Буркин И. А. и Цхвоберашвили Г. Г. Физиол. раст., 1961, 8. Ринке Р. С. Реф. сообщ. V Междунар. биохим. конгр., М., Изд-во АН СССР, 1961. Ринькис Г. Я. Методы ускоренного колориметрического определения микроэлементов в биологических объектах. Рига, 1963. Риш М. А. и Ездакова Л. А. Тр. Биогехим. лаб. АН СССР, 11. М., 1960. Рожкова В. Г. Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та им. Герцена, каф. бот., 1959, 192. Рубенчик Л. И. и Бершова О. И. Сб. «Применение микроэлементов в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1959. Рубин Б. А. и Арциховская Е. В. Биохимия и физиология иммунитета растений. М., Изд-во АН СССР, 1960. Рубин Б. А. и Чернавина И. А. Вестн. ЛГУ, сер. биол., почвовед., геол., геогр., 1959, 11. Рубин Б. А. Чернавина И. А., Карташева Е. Р. Физиол. раст., 1962, 9, 6. Саенко Г. Н. Автореф. канд. дисс. М., 1964. Сисакян Н. М. и Одицова М. С. ДАН СССР, 1954, 97, 1. Сказкин Ф. Д. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963; Критический период у растений к недостаточному водоснабжению. «Тимирязевские чтения», 21. М., Изд-во АН СССР, 1961. Скворцов С. С. Тезисы докл. конф. по микроэлементам. М., Изд-во АН СССР, 1950. Слеченко А. Автореф. канд. дисс. М., 1960. Слонов Л. Х. Автореф. канд. дисс. Ростов н/Д, 1964. Соколовская Р. Е. Тезисы докл. Всесоюз. совещ. по микроэлементам. Рига, 1955. Соловьева Е. А. и Макарова Н. А. Физиол. раст., 1960, 7, 4. Соловьева-Троицкая Е. А. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Стайлс В. Микроэлементы в жизни растений и животных. М., ИЛ, 1949. Старцева А. В. Сб. «Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью». М., Изд-во АН СССР, 1963. Старцева А. В. и Васильева И. М. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1956; Те-

зисы докл. III совещ. по микроэлементам. Баку, 1958. Стеклова М. М. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. IV. Экспериментальная ботаника, 16. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963. Стеклова М. М. и Школьник М. Я. Сб. «Применение микроэлементов в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1969. Сторожева М. М. Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР, 10. М., Изд-во АН СССР, 1964. Страхов Т. Д. О механизме физиологического иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. Харьков, 1959. Строгонов Б. Н. и Иваницкая Е. Ф. ДАН СССР, 1954, 98. 3. Суйковский З. Автореф. канд. дисс. Киев, 1963. Таги-Заде А. Х. Автореф. докт. дисс. Л., 1957. Таги-Заде А. Х. и Ахундова С. Докл. АН АзербССР, 1955, 11. Тарасов В. М. Тезисы докл. Межвузовск. симпоз. «Розеточность — мелколистность яблонь и разработка мер борьбы с этим заболеванием». М., Изд-во ТСХА, 1964. Троицкий Е. П. Вестн. МГУ, 1960, 5. Тимашев Н. Д. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Тропина Л. П. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Уолтен Г. Новая химия. М., Изд-во АН СССР, 1960. Упитис В. В. и Пакалн В. С. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963, Фомина Н. М. Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та им. Герцена, каф. бот., 1959, 192. Меллен Н. П. Тезисы докл. Межвузовск. симпоз. «Розеточность — мелколистность яблонь и разработка мер борьбы с этим заболеванием». М., Изд-во ТСХА, 1964. Чурбанов А. А. Сб. «Применение микроэлементов в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1959. Шанкар и Бард. Бактериология, 1955, 69, 4. Шахова И. В. Автореф. канд. дисс. М., 1961. Швыряева А. М. и Малашкина Н. С. Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР, 11. М., Изд-во АН СССР, 1960. Шерстнев Е. А. и Куриленок Г. В. ДАН СССР, 1962, 142, 5; Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963. Шестаков А. Г., Нелюбова Г. А. и Прянишников З. Д. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1956. Школьник М. Я. Роль и значение бора и других микроэлементов в жизни растений. М., Изд-во АН СССР, 1939; Значение микроэлементов в жизни растений и в земледелии. М., Изд-во АН СССР, 1950; Изв. АН СССР, сер. биол., 1955, 1; Значение микроэлементов в жизни растений и в земледелии. «Тимирязевские чтения», 23. М., Изд-во АН СССР, 1963; Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Киев, 1963а; Тр. Межвузовск. симпоз. «Розеточность — мелколистность яблонь и разработка методов борьбы с ней. М., Изд-во ТСХА, 1964. Школьник М. Я., Абашкин К. К. и Гринингер М. П. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. IV. Экспериментальная ботаника. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940. Школьник М. Я. и Абдурашитов С. А. Физиол. раст., 1958, 5, 5; 1961, 8, 4. Школьник М. Я., Боженко В. П. Сб. «Применение микроэлементов в сельск. хоз-ве и мед.», Рига, 1959. Школьник М. Я., Боженко В. П. и Маевская А. Н. Сб. «Физиол. устойчивости раст.», М., Изд-во АН СССР, 1960. Школьник М. Я. и Грешищева В. Н. Сб. «Проблемы фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1959. Школьник М. Я., Давыдова В. Н. Сб. «Применение микроэлем. в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1959; ДАН СССР, 1962, 142, 1; 1965, 161, 6. Школьник М. Я., Косицын А. В. ДАН СССР, 1962, 144, 3. Школьник М. Я., Крупникова Т. А., Дмитриева Н. Ф. Физиол. раст., 1964, 11, 2. Школьник М. Я. и Маевская А. Н. Бот. ж., 1960, 6; Физиол. раст., 1962, 9, 3; ДАН СССР, 1962а, 145, 1. Школьник М. Я., Маевская А. Н., Боженко В. П. и Алексеева Х. А. Бот. ж., 1964, 9. Школьник М. Я. и Макарова Н. А. Микроэлементы в сельском хоз-ве. М., Изд-во АН СССР, 1957; Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. IV. Экспериментальная ботаника, 12. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958. Школьник М. Я., Макарова Н. А. и Стеклова М. М. Бот. ж., 1947, 32, 6; 1949, 34, 1. Школьник М. Я. и Соловьева Е. А. Бот. ж., 1962, 47, 5; 1962а, 47, 10. Школьник М. Я. и Стеклова М. М. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1956. Шлык А. А. Метод меченых атомов в изуче-

нии биосинтеза хлорофилла. Минск, 1956. Щербаков А. П. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве и мед.». Рига, 1956; Изв. АН СССР, сер. биол., 1957, 3. Эйстер Я. Э. Тезисы III конф. по микроэлементам. Баку, 1958. Эйстер К., Браун Т., Таннер Г. Сб. «Микроэлементы». М., ИЛ, 1962. Яковлева В. В. Сб. «Памяти акад. Д. Н. Прянишникова». М., Изд-во АН СССР, 1950. Яровая Г. А. Автореф. канд. дисс. М., 1962. Ярошенко Т. В. Применение микроудобрений при оздоровлении зерновых культур от заболеваний. Харьков, 1961.

Aarts I. F. Proc. Roninkl. nederl. Akad. wet., 1958, 61, 3. Ahmed S. A. a. Evans H. J. Soil Sci., 1960, 90, 3. Albert A. Biochem. J., 1953, 54. Anderson A. J. A Symp. on inorganic nitrogen metabolism. Baltimore, John Hopkins Press, 1956. Anderson J. a. Evans H. J. Plant Physiol., 1956, 31. Arenz B. u. Schropp W. Bodenkr. u. Pflanzenernehr, 1939, 16, 3/4. Arnon D. I. a. Wessel G. Nature, 1953, 172. Atkinson M. J. a. Wright G. K. Soil Sci., 1957, 84, 1. Bergmann Z. Flora Jena, 1955, 142. Bertrand D. e. A. Wolf. Comp. Rend. Acad. Sci., 1957, 245, 14. Bortels H. Ztr. Bacteriol. Parasitenk., 1933, 11, 87. Brown I. C., Holmes R. S. a. Specht A. W. Plant Physiol., 1955, 30. Burk D. Ergebn. Enzymforsch., 1934, 3. Bucovac M. J. a. Wittmer S. H. Plant Physiol., 1957, 52, 5. Burström H. Planta, 1939, 29. Calvin M. Mechanism of enzyme action. Baltimore — Maryland, 1954. Chapman H. D., Vanselow A. P. a. Liebig G. F. J. Agr. Resear., 1937, 55, 5. Chkolnik M. J., Steklova M. M., Makarova N. A., Kovalieva N. V. e. Gretschistcheva V. N. Colloque VI-e Congr. Int. de la Sci. du Sol. Paris, 1956. Crane F. L. Soil Sci., 1958, 85, 2. Crooke W. M. a. Hunter J. G. Ann. Appl. Biol., 1954, 41. Dancer J. Nature, 1955, 183. De Kock P. C. Soil Sci., 1955, 79. Demerec M. a. Hanson J. Cold Spring Harbor Symposia. Quant. Biol., 1951, 16. Donald D. J. N. Nature, 1953, 172. Dorfmueller W. Planta, 1941, 32, 51. Dugger W. M. a. Humphreys J. E. Plant Physiol., 1960, 35. Dugger W. M., Humphreys J. E. a. Calhoun B. Plant Physiol., 1957, 31. Epstein E. a. Hagen G. E. Plant Physiol., 1952, 27. Evans H. J. Soil Sci., 1956, 81. Eyster C., Brown T. E. a. Tanner H. A. Arch. Biochem. a. Biophys., 1950, 64, 1. Galston A. W. a. Siegel S. M. Science, 1954, 120. Gauch H. G. Ann. Rev. Plant Physiol., 1957, 9. Gauch H. G. a. Dugger W. M. Plant Physiol., 1953, 28; Univ. Maryland Agr. Expt. Sta. Tech. Bull. A., 80, 1954. Gerrard W. The organic chemistry of boron. London, 1961. Gerretsen F. C. Plant a. Soil, 1950, 2, 2. Green D. E. Adv. in Enzymol., 1954, 1. Gurd F. R. N. a. Wilcox Ph. E. Adv. protein chem., 11, Acad. Press, 1956. Gustafson. Am. J. of Bot., 1956, 43. Harary J., Korega S., Ochoa S. J. Biol. Chem., 1953, 203. Heath O. V. C. a. Clark J. E. J. Expt. Bot., 1956, 11. Hendrici M. Afr. J. Sci., 1954, 50. Herich R. Biol. Rocnik., 1956, 9. Heslop-Harrison J. Science, 1960, 132. Hewitt E. J. Ann. Rev. Plant Physiol., 1951, 2. Hewitt E. J., Agarwala S. C. a. Jones E. W. Nature, 1950, 166. Hillman W. C. a. Galston A. W. Physiol. Plant., 1956, 9 (2). Hoagland D. R. Inorganic plant Nutrition. Prather Lectures. Chronoca Botanica, Waltham. Massachusetts, 1944. Hopkins E. F., Science, 1930, 72. Iswaran V., Sundara Rao W. V. B. a. Mathur S. P. Current Sci., 1960, 29, 2. Jacobson L. Plant Physiol., 1951, 26. Jindra A., Zadravzia S., Jiracek V. a. Siroky L. Planta med., 1959, 7, 2. Kenten R. H. a. Mann P. J. G. Biochem. J., 1955, 3. Kessler B. Amer. Inst. Biol. Sci., 1957. Kessler E. Arch. Biochem. a. Biophys., 1955, 59. Klotz M. Mechanism of enzyme action. Baltimore, 1954. Kopnberg A. S., Ochoa S., Mahler A. H. J. Biol. Chem., 1948, 174. Kupieccki F. P. a. Coon M. J. J. Biol. Chem., 1959, 234, 9. Kuthy S. Agrochem. es talij., 1956, 5, 2. Lardy H. A. Phosphorus metabolism, I, 1951. Leonard C. D. a. Stewart J. Prog. Soc. Amer. Hort. Sci., 1953, 62. Liverman H. The Physiology of flowering. Departm. of Biochem. a. Nutrition a. Plant Physiol. a. Pathol. Texas Agr. Exp. Sta., 1956. Loumma J.

Trace elements in plants growing wild of different rocks in Finland. Helsinki, 1956. Lyon C. B. a. Parks R. Q. Bot. Gaz., 1944, 105, 3. Ma-
 itra P. K. a. Roy S. C. Biochem. J., 1960, 75. Malmström B. G.
 Nature, 1953, 171; The mechanism of metal-ion activation of enzymes. U-
 psala, 1956. Martell A. E. Soil Sci., 1947, 84, 1. Martell A. E. a.
 Calvin M. Die Chemie der Metall Chelate Verbindungen. Verlag. Che-
 mie G. M., 1952. Masaki F. a. Galston A. W. Physiol. Plant.,
 1961, 14, 4. McElroy D. W. a. Nason A. Ann. Rev. Plant Physiol.,
 1954, 5. McIlrath W. J. a. Palser B. F. Bot. Gaz., 1956, 118.
 McIlrath W. J. a. Skok J. Plant Physiol., 1957, 32, 13. Medina A.,
 Nicholas D. J. D. Biochem. J., 1957, 66. Mehler A. H. S., Korn-
 berg A., Cgisolia, S. a. Ochoa S. J. Biol. Chem., 1948, 174.
 Michniewitz M., Kurowska K. Acta Agrobot., 1959, 8. Mit-
 chell J. W., Dugger W. M. a. Gauch H. G. Science, 1956, 118.
 Mothes K. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., 1928, 46. Mulder E. G. Plant
 a. Soil., 1954, 5. Naik M. S. a. Asana R. D. Indian J. Plant Physiol.,
 1961, 2. Naik M. S. a. Das N. B. Indian J. Exp. Biol., 1964, 2. 1.
 Najjar A. Phosphorus metabolism, I. Baltimore, 1951. Nason A.
 Science, 1950, 112; J. Biol. Chem., 1952, 198; Symp. Inorg. Nitrogen Meta-
 bolism. John Hopkins Univ. Press., Baltimore, 1956; Soil Sci., 1958, 85, 2.
 Nason A. a. Evans H. J. J. Biol. Chem., 1953, 202. Nason A.,
 Kaplan N. C. a. Colowick S. P. J. Biol. Chem., 1951, 188, 1. Ne-
 ish A. C. Biochem. J., 1939, 33. Nicholas D. J. D. Nature, 1957, 179.
 Nicholas D. J. D. a. Nason A. J. Biol. Chem., 1954, 207. Ochoa
 S. a. Weiss-Tabori E. J. Biol. Chem., 1948, 174. Odhnoff C.
 Physiol. Plant., 1961, 14. O'Kelley J. C. Amer. J. Bot., 1957, 44. Ozanne
 P. G. Austral J. Biol. Sci., 1955, 8. Palser B. F. a. McIlrath W. J.,
 Bot. Gaz., 1956, 118. Perini C. a. Zamrini E. Ann. microbiol., 1958,
 8. Pirson A. Z. Bot., 1937, 31. Possingham J. V. Austral. J. Biol.
 Sci., 1954, 7; Austral J. Biol. Sci., 1957, 10, 1. Quinland-Watson
 T. A. F. Nature, 1951, 167. Price U. A. Plant Physiol., 1962, 37. Rama-
 moorthy B. Bull. Nat. Inst. Sci. India, 1955, 8. Recalain D. A. a.
 Heath O. V. C. Nature, 1958, 182. Rediske J. H. a. Biddulf O.
 Plant Physiol., 1953, 28. Reed H. S. Amer. J. Bot., 1944, 31; 1946, 33. Red-
 H. S. a. Dufrenoy J. Amer. J. Bot., 1935, 22. Riceman D. C.
 a. Jones G. B. Austr. J. Agric. Res., 1956, 7. Roberts R. B.
 a. Altous E. Cold Spring Harbor Symposia. Quant. Biol., 1951, 16. Sa-
 dasivan V. Arch. Biochem., 1950, 28. Sadasivan a. Saraswat-
 hi-Devi. Curr. Sci., 1957, 26, 3. Salisbury F. B. a. Bonner J.
 Plant Physiol., 1960, 35, 2. Scheffer F., Ulrich B. u. Hiester-
 man P. Ztschr. Pflanzenenerh., Düng. u. Bodenk., 1957, 76. Schnei-
 der E. a. Price U. A. Biochim. et Biophys. Acta, 1962, 55, 3. Scholz
 G. Ztschr. Pflanzenenerh., Düng. u. Bodenk., 1957, 76, 2. Shichi H. a.
 Uritani I. Bull. Agric. Chem. Soci Japan, 1956, 20. Schwarzen-
 bach G., Kampitsch E. a. Steiner R. Helv. Chim. Acta, 1945,
 28. Singer Th. a. Kearney E. B. The protein chemistry biological
 activity and methods, II. 1954. Sisler E. C., Dugger W. M. Jr. a.
 Gauch H. G. Plant Physiol., 1956, 31. Skok J. Trace elements. N.-Y.,
 1958. Skok J. a. McIlrath W. J. Plant Physiol., 1958, 33. Skoog F.
 Amer. J. Bot., 1940, 27. Smith E. In mechanism of enzyme action. Bal-
 timore, 1954. Smith M. E. Austral. J. Exp. Biol. Med. Sci., 1944, 22.
 Spurr A. R. Amer. J. Bot., 1957, 44. Stiles W. Sci. Progr., 1957, 45.
 180. Steinberg R. A. J. Agric. Res., 1935, 51. Steinberg R. a.
 Westheimer. J. Amer. Chem. Soc., 1951, 73. Stewart G. a. Leo-
 nard C. D. Soil Sci., 1957, 84, 1. Stout P. R. a. Arnon D. J. Amer.
 J. Bot., 1939, 26. Stumpf P. K. a. Bradbeer C. Ann. Rev. Plant Phys-
 iol., 1959, 10. Tang Y. W. a. Yao Y. Sci. Sec., 1942, 1. Theorell H.
 e. Bonnichsen R. Acta Chem. Scand., 1957, 5. Thiman R. V. Amer.
 J. Bot., 1956, 43, 4. Ting Chin Lu a. Tsung Le Loo. Bot. Bull.
 of Acad. Sinica, 1950, 3. Tomiyama K. Ann. Phytopathol. Soc. Japan,

1957, 22. Torsell K. *Physiol. Plant.*, 1956, 9. Tsui Cheng. *Amer. J. Bot.*, 1948, 35, 172. Tsui Cheng e. Wang-Pao-Kuei. *Acta Bot. Sinica*, 1957, 4. Tsui Cheng a. Wu C. M. *Sci. Record.*, 1960, 4, 1. Tsung Le Loo a. Tsin Shan Ni. *Lab. of Plant. Physiol. Biolog. Inst. Nat. Univ. of Cheking*, 1943. Vaidynathan a. Giri, *Enzymol.*, 1956, 162. Vallee B. L. *Adv. Protein Chem.*, 1955, 10; *J. Amer. Med. Assoc.*, 1956, 162. Vallee B. L., Aldestein S. J. a. Olson J. *J. Amer. Chem. Soc.*, 1955, 77. Vallee B. L., Rypley T. L., Coombs, Neurath H. *J. Biol. Chem.*, 1960, 35, 1. Vallee B. L. a. Hoch F. L. *J. Amer. Chem. Soc.*, 1955, 77. Vallee B. L., Wacker W. E. C. *J. Am. Chem. Soc.*, 1956, 78. Wacker W. E. C. *Biochem.*, 1962, 1. Wacker W. E. C. a. Vallee B. L. *Nature*, 1959, 184. Wagenknecht A. C. a. Burris R. H. *Arch. Biochem.*, 1956, 25. Wallace A. L. M., Shanzen O. R., Lunt S. a. Impey R. L. *Soil Sci.*, 1957, 84, 1. Warburg O. *Heavy metal prosthetic groups and enzyme action*. London, 1949. Warburg A. a. Christian W. *Naturwiss.*, 1943, 29. Warburg O., Kripphal G. a. Schröder W. *Ztschr. Naturwiss.*, 1954, 9. Warington K. *Ann. Bot. (London)*, 1926, 40. Waygood E. R., Oaks A. a. Maclachlan G. A. *Canad. J. Bot.*, 1956, 34. Webster G. *Arch. Biochem. a. Biophys.*, 1959, 85, 1. Wegener W. S. a. Roman A. H. *Science*, 1963, 142. Weinstein L. H. a. Robbins W. R. *Plant Physiol.*, 1955, 30. Whatley F. R., Ordian L. a. Arnon D. *Plant Physiol.*, 1951, 26, 2. White-Stevens R. H. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1938, 36. Williams D. E. a. Vlamis J. *Plant Physiol.*, 1956, 33. Winfield M. E. *Austral. J. Exp. Biol. a. Med. Sci.*, 1945, 23, 2. Wolfe M. *Ann. Bot.*, 1954, 18. Wood J. G. a. Sibly P. M. *Austral. J. Sci. Res.*, 1952, 5. Ziegler H. *Planta*, 1956, 47. Yamada J., *Kagaku. Science*, 1958, 28.

УСВОЕНИЕ И ПРЕВРАЩЕНИЕ АЗОТА У РАСТЕНИЙ

ИСТОЧНИКИ АЗОТА У РАСТЕНИЙ. КРУГОВОРОТ АЗОТА В ПРИРОДЕ

Количество азота в составе сухого вещества растений невелико — оно обычно колеблется от 1 до 3%. Тем не менее азот имеет первостепенное значение в жизни растений, как и всего органического мира, являясь составной частью белков и нуклеиновых кислот. Белки в организме выступают в двойной роли — как жизненно важные структурные компоненты протоплазмы и как ферменты (т. е. как катализаторы обмена веществ). Нуклеиновые кислоты в виде нуклеопротеидов являются важной составной частью ядра растительной клетки, входят в состав протоплазмы и определяют наследственность организма — передачу из поколения в поколение свойственного данному виду типа обмена веществ.

В среде, окружающей растение, азот находится в двух формах: в виде газообразного свободного азота атмосферы (N_2), который составляет около 80% воздуха (по объему) и не усваивается зелеными растениями, и в виде различных органических и неорганических соединений азота, подавляющая часть которых сосредоточена в почве.

В почве связанный азот представлен в основном тремя видами соединений: азот аммонийных солей (NH_4^+), азот нитратов (NO_3^-) и органический азот белков (в виде еще не вполне распавшихся остатков растений и животных) и продуктов их расщепления — аминокислот, пептидов и аминов.

Данные, полученные методом стерильных культур растений, показали, что неорганические формы азота (аммонийный и нитратный азот) несравненно лучше усваиваются растениями, чем его органические соединения (за исключением мочевины, аспарагина и глутамина, т. е. соединений, от кото-

рых легко отщепляется аммонийный азот). Поэтому в природных условиях большое значение для питания растений азотом имеют почвенные микроорганизмы, которые минерализуют содержащийся в почве органический азот, превращая его в конечном счете в аммиак.

Важно подчеркнуть, что содержание усваиваемых растением соединений азота в одной и той же почве подвергается значительным колебаниям. Например, осенью из почвы может совершенно исчезнуть нитратный азот в результате потребления его растениями. Нитратный азот исчезает из почвы также благодаря вызываемому особыми бактериями процессу денитрификации, т. е. превращению нитратов в свободный молекулярный азот N_2 . Однако весной нитратный азот может накопиться в почве в нормальных количествах в результате жизнедеятельности нитрифицирующих бактерий, окисляющих аммонийный азот до нитратного. Все нитраты почв и водоемов возникли именно благодаря жизнедеятельности нитрифицирующих бактерий, открытых русским микробиологом С. Н. Виноградским. При этом *Nitrosomonas* окисляет аммиак до азотистой кислоты в соответствии с уравнением: $2NH_3 + 3O_2 \rightarrow 2HNO_2 + 2H_2O$, а *Nitrobacter* осуществляет дальнейшее окисление азотистой кислоты до азотной: $2HNO_2 + O_2 \rightarrow 2HNO_3$. Деятельности этих же бактерий обязаны своим происхождением огромные залежи селитры (натриевой соли азотной кислоты) в Чили. Весной в почве бурно развиваются также аммонифицирующие бактерии, разлагающие белки остатков растений и животных. Этот процесс восполняет запас аммонийных солей в почве.

Как уже было указано, основную часть азота на Земле составляет молекулярный азот атмосферы (N_2). На Земле содержится $3,8 \cdot 10^{21}$ г $N_2 = 3,8 \cdot 10^{15}$ т N_2 (в расчете на элементарный азот). Молекулярный азот атмосферы N_2 химически чрезвычайно инертен и не усваивается высшими зелеными растениями. Однако существует большая группа почвенных микроорганизмов, способных ассимилировать азот атмосферы. Наиболее важными из них являются бактерии, принадлежащие к родам *Azotobacter* и *Clostridium*, сине-зеленые водоросли и симбиотические бактерии из рода *Rhizobium*, поселяющиеся в клубеньках корней бобовых растений. Способность бобовых растений усваивать азот атмосферы обусловлена именно жизнедеятельностью этих симбиотических азотфиксаторов.

Необходимо подчеркнуть, что в результате хозяйственной деятельности человека из почвы с урожаем выносятся большие количества азота, которые не восполняются фиксацией азота атмосферы свободноживущими азотфиксаторами и разложением в почве остатков растений и животных.

Например, для получения в нечерноземной зоне и в север-

ной части черноземной зоны урожая пшеницы в 20—25 ц/га необходимо обеспечить растениям 60—70 кг азота; урожай картофеля в 250—300 ц/га выносит из почвы около 100 кг азота; а за счет деятельности живущих в почве свободных азотфиксаторов покрывается потребность азота лишь в 7—10 кг/га. Азотфиксаторы, живущие в симбиозе с многолетни-

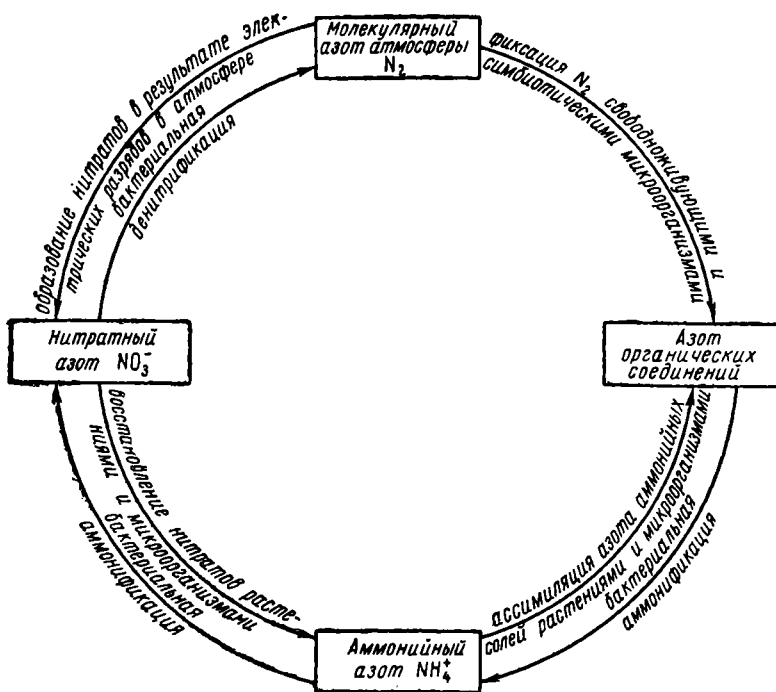


Рис. 9. Круговорот азота в природе

ми бобовыми культурами, связывают азота в год до 150 кг/га, а фиксаторы, живущие в симбиозе с однолетними бобовыми растениями, — до 80 кг/га.

Таким образом, для получения высоких и устойчивых урожаев необходимо вносить в почву азотные удобрения. Одним из лучших удобрений наряду с минеральными солями азотной кислоты являются органические удобрения и прежде всего навоз. Он сравнительно медленно разлагается в почве, растворимые соединения азота, образующиеся из него в результате жизнедеятельности аммонифицирующих бактерий, поступают в почву постепенно и вымываются («выщелачиваются») из нее медленнее, чем при удобрении почвы хорошо растворимыми минеральными соединениями азота.

Значение почвенных микроорганизмов в питании растений азотом хорошо видно из схемы круговорота азота в природе, представленной на рис. 9.

ФИКСАЦИЯ МОЛЕКУЛЯРНОГО АЗОТА АТМОСФЕРЫ

«Биологический» азот, накапливаемый в почве азотфиксирующими микроорганизмами, имеет большое значение для земледелия. Даже в странах, широко использующих минеральные азотные удобрения, применяются приемы, обеспечивающие поступление в почву максимального количества свя-

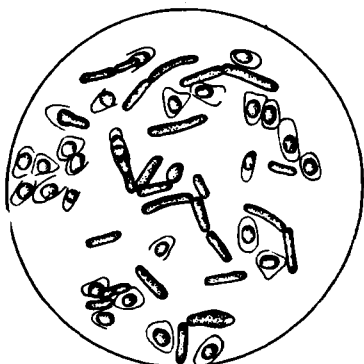


Рис. 10. Микрофотография бактерии *Clostridium pasteurianum*

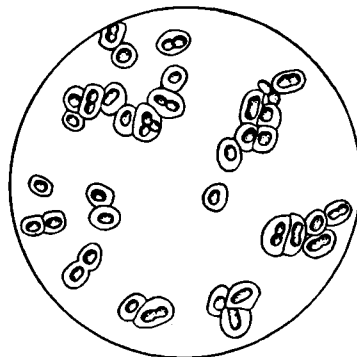


Рис. 11. Микрофотография бактерии *Azotobacter chroococcum*

занного микроорганизмами атмосферного азота, и доля «биологического» азота в азотном питании растений весьма значительна. Как уже было указано выше, фиксацию атмосферного азота N_2 осуществляют две группы микроорганизмов: свободноживущие азотфиксаторы и симбиотические азотфиксаторы.

С. Н. Виноградский в 1893 г. впервые выделил анаэробную спороносную бактерию, способную фиксировать молекулярный азот, и назвал ее в честь великого микробиолога Л. Пастера *Clostridium pasteurianum* (рис. 10). Благодаря своему облигатно (обязательно) анаэробному характеру эта бактерия живет в почве всегда в сообществе с плотно прилегающими к ее колониям и жадно поглощающими кислород обычными сапрофитными аэробными бактериями. Позднее, в 1901 г., М. В. Бейеринк открыл вторую свободноживущую азотфиксирующую бактерию — *Azotobacter* (рис. 11). Благодаря аэробному окислительному характеру своего обмена продуктивность азотфиксации у *Azotobacter* значительно выше, чем у *Cl. pasteurianum*; при потреблении 1 г сахара

Azotobacter связывает 15 мг азота, а *Cl. pasteurianum* — только 2—3 мг.

Важными азотфиксаторами являются также сине-зеленые водоросли, благодаря жизнедеятельности которых обогащаются азотом рисовые поля, например, в странах Азии. Фиксируют азот также некоторые почвенные микобактерии и некоторые другие микроорганизмы.

Однако наиболее активными азотфиксаторами являются клубеньковые бактерии, живущие в симбиозе с высшими зелеными растениями. Наиболее известны клубеньковые бактерии бобовых растений. Однако растения, принадлежащие к другим систематическим группам, также способны образовывать на своих корнях клубеньки, связывающие молекулярный азот.

В настоящее время насчитывается уже около 190 видов усваивающих азот растений, относящихся к различным семействам (ольха, сем. *Betulaceae*; казуарина, сем. *Casuarinaceae*; восквница, сем. *Mugicaceae* и др.). У некоторых тропических деревьев и кустарников, принадлежащих к сем. *Rubiaceae*, населенные азотфиксирующими бактериями клубеньки развиваются не на корнях, а на листьях. Важное значение в экономике природы в качестве азотфиксаторов занимают некоторые лишайники, представляющие собой симбиоз гриба и фиксирующей N_2 сине-зеленой водоросли. Это позволяет лишайникам быть пионерами растительного мира, развиваясь на скалах и других бесплодных участках земной суши.

В симбиозе с растениями могут жить также фиксирующие молекулярный азот микобактерии.

Для сельского хозяйства наибольший практический интерес представляют бобовые растения, поскольку большинство образующих клубеньки небобовых растений принадлежат или к кустарникам, или же к древесным породам, не пригодным к полевой культуре.

Бобовые растения накапливают в почве значительные количества азота. При хорошем развитии люцерна, например, накапливает азота за год до 300 кг/га, клевер и люпин — до 150—200 кг/га, горох, кормовые бобы, фасоль — 80—120 кг/га. За счет пожнивных остатков, а тем более использования бобовых, например люпина, в качестве зеленого удобрения (сидерация) бобовые в сильной степени обогащают почву азотом.

Впервые на клубеньки корней бобовых растений обратил внимание немецкий ученый Гельригель в 1886 г. Ему же удалось доказать, что именно населяющие эти клубеньки бактерии ответственны за обогащение почвы азотом бобовыми растениями.

Чистая культура клубеньковых бактерий впервые выделена в 1888 г. М. В. Бейеринком. Он назвал этих бакте-

рий *Bacterium radicicola*, однако по современной классификации их относят к роду *Rhizobium*.

Азотфиксирующие клубеньки на корнях небобовых растений населены микроорганизмами, не относящимися к роду *Rhizobium*.

Клубеньки на корнях бобовых растений представляют собой опухоли, образующиеся благодаря разрастанию паренхимных клеток коры корня. Такие клетки густо заселены бак-

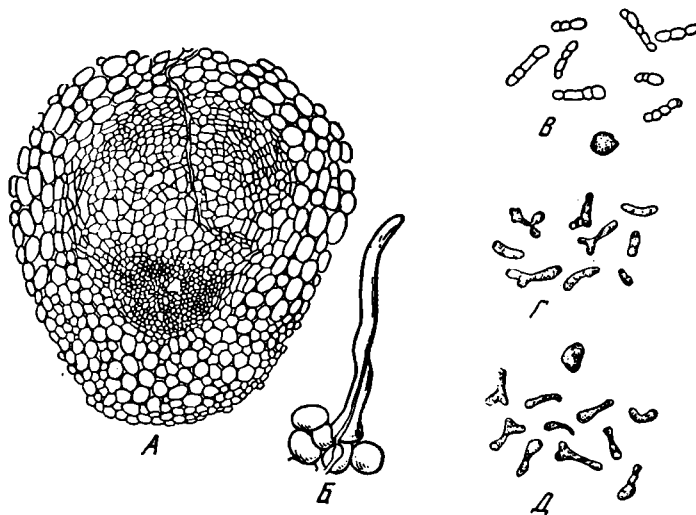


Рис. 12. Клубеньковые бактерии:

А — поперечный разрез молодого клубенька вики; виден бактериальный тяж, вызвавший разрастание паренхимных клеток; Б — корневой волосок с проникшими в него из почвы бактериями, образовавшими сплошной тяж; В — бактериониды корневых клубеньков люцерны; Г — бактериониды корневых клубеньков гороха; Д — бактериониды корневых клубеньков красного клевера

териями, попадающими в них из почвы через корневой волосок. Переполненные бактериями паренхимные клетки сохраняют крупные ядра и остаются живыми. К концу вегетации растения клубеньковые бактерии, находящиеся в клетках паренхимы корня, сильно уменьшаются в числе и превращаются в бактериониды — образования неправильной формы, которым многие исследователи приписывают особую эффективность в фиксации N_2 . При отгнивании клубеньков оставшиеся в живых бактерии попадают в почву, где медленно размножаются, живя на положении сапрофитов, и при новом посеве бобовых растений вновь заражают их корни (рис. 12).

Клубеньковые бактерии разделяются на много рас, причем каждая раса соответствует определенной группе бобовых растений, корни которых она способна заражать. Например, бактерии из клубеньков бобов заражают корни бобов и вики, но не заражают корни люцерны. Кроме того, в пределах одной и той же расы клубеньковых бактерий известны эффективные и неэффективные штаммы. Последние хотя и заражают корни соответствующего бобового растения, но не усваивают или плохо усваивают азот и живут в клубеньках на положении паразитов. При этом заражение растений неэффективным штаммом *Rhizobium* препятствует проникновению в корни бактерий эффективного штамма. В сельскохозяйственной практике применяется предпосевная обработка семян бобовых культур препаратом нитрагином, содержащим высокоэффективные штаммы соответствующей данной бобовой культуре расы клубеньковых бактерий. Нитрагин является высокоэффективным бактериальным удобрением. Наибольший эффект нитрагинизации наблюдается на почвах, ранее не бывших под культурой данного бобового растения, или же если эти бобовые культуры высевались на них редко, а также на кислых почвах, поскольку попадающие из отгнивающих клубеньков бактерии плохо размножаются в кислой среде.

Взаимосвязь между бобовыми растениями и клубеньковыми бактериями обозначается как симбиоз, т. е. такое сожительство двух организмов, при котором оба организма извлекают пользу: бактерии получают от растения образованные им в процессе фотосинтеза углеводы и другие соединения и, в свою очередь, снабжают растение азотом, фиксированным ими из воздуха. За счет этого азота все ткани бобовых растений обогащены белками, и белок у них является важнейшим запасным веществом семян. Однако симбиоз клубеньковых бактерий и бобовых растений иногда, особенно на первых стадиях заражения корней и развития клубеньков, переходит в паразитизм со стороны бактерий, в это время еще не усваивающих N_2 , вследствие чего наблюдается временная приостановка роста молодых растений и даже, если растения слишком слабы в силу неблагоприятных внешних условий, их гибель.

При том, что клубеньковые бактерии чрезвычайно активно фиксируют N_2 , установить, однако, эффективность этого процесса, т. е. определить, какое количество сахара потребляется при фиксации 1 мг N_2 , пока что не удалось. Это объясняется тем, что клубеньковые бактерии хотя и хорошо растут в чистой культуре на синтетических средах, тем не менее в этих условиях они не фиксируют N_2 и нуждаются в дополнительных источниках связанного азота; вероятно, это обусловлено отсутствием в среде необходимых для фиксации N_2

факторов, т. е. недостаточно хорошо подобранным составом питательной среды.

Каков же биохимический механизм фиксации азота атмосферы свободноживущими микроорганизмами и симбиотическими азотфиксаторами?

Химические превращения,

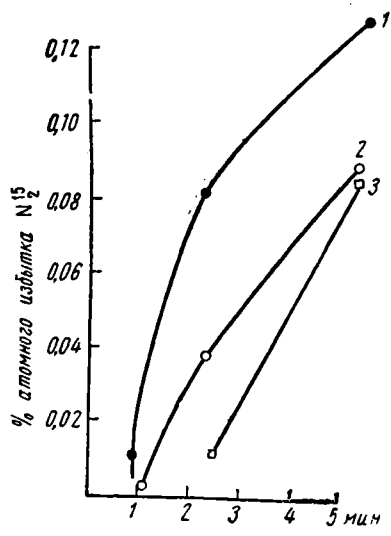
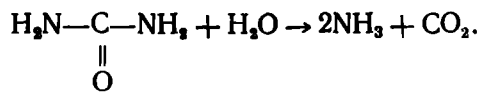


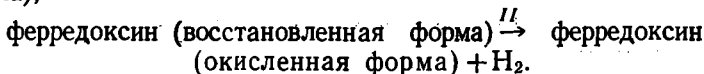
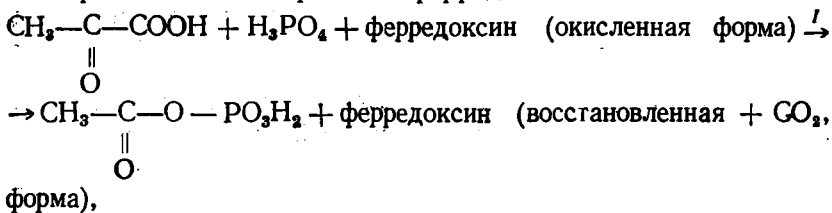
Рис. 13. Включение N_2^{15} в различные соединения азота клетками *Clostridium pasteurianum*: 1 — амидный азот; 2 — азот глутаминовой кислоты; 3 — азот аспарагиновой кислоты

происходящие при биологической фиксации N_2 , полностью еще не выяснены. С. Н. Виноградский, С. П. Костычев, и А. Н. Бах в свое время высказали гипотезу, согласно которой первичным продуктом ассимиляции N_2 является аммиак. Предположение Виноградского — Костычева — Баха разделяется в настоящее время большинством исследователей, и в пользу правильности этого допущения свидетельствуют следующие факты. Хорошо известно, что азотобактер может расти на среде со связанными источниками азота — аммонийными солями и мочевиной. При этом клетки усваивают связанный азот и совершенно не фиксируют N_2 . Использование клетками азотобактера мочевины обусловлено действием фермента уреазы, расщепляющего мочевины на аммиак и CO_2 .



При росте на среде с аммонийными солями азот начинает потребляться клетками азотобактера уже через 1 мин, т. е. без адаптации к иону аммония, что свидетельствует о наличии в клетках этой бактерии конститутивных (т. е. присущих ей) ферментов, осуществляющих превращение аммонийных солей. Наконец, хорошим доказательством первичной роли аммиака в фиксации N_2 служат данные, полученные при использовании меченных тяжелым изотопом азота N_2^{15} и $N^{15}H_4^+$. В опытах с различными свободноживущими азотфиксаторами (*Azotobacter vinelandii*, *Clostridium pasteurianum*,

го переносчика электронов — ферредоксина:

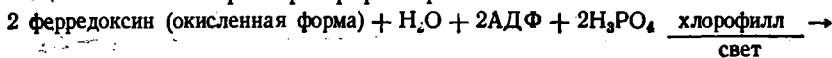


В реакции I участвуют дегидрогеназа пировиноградной кислоты и кофермент А, а реакция II обратима и катализируется гидрогеназой.

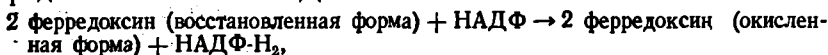
Полученный в кристаллическом виде ферредоксин является железосодержащим белком (откуда он и получил свое название) с низким молекулярным весом (12 000). В одной молекуле ферредоксина содержится 10 атомов железа. Железо в ферредоксине находится в негеминной форме; в составе ферредоксина не обнаружены флавины. Способность к обратимому окислению — восстановлению связана с окислением или восстановлением иона Fe в составе ферредоксина. Окислительно-восстановительный потенциал ферредоксина ($E_0 = -413-418 \text{ мв}$) близок к окислительно-восстановительному потенциалу водородного электрода ($E_0 = -420 \text{ мв}$). Таким образом, ферредоксин является переносчиком «восстанавливающих» электронов, т. е. электронов с потенциалом около -420 мв . Раствор окисленной формы ферредоксина окрашен в коричневый цвет и имеет максимумы поглощения при 390, 300 и 280 мк.

Ферредоксин найден не только у *Cl. pasteurianum*, но и у других анаэробных бактерий, где этот белок также является переносчиком электронов при фосфорокластическом расщеплении пировиноградной кислоты.

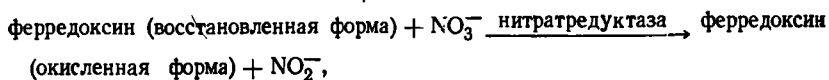
Важно отметить, что ферредоксин (названный ранее ферментом «фотосинтетическая пиридиннуклеотидредуктаза») обнаружен также в хлоропластах зеленых растений, где он восстанавливается за счет энергии активированной светом («возбужденной») молекулы хлорофилла в процессе реакции нециклического фотофосфорилирования:



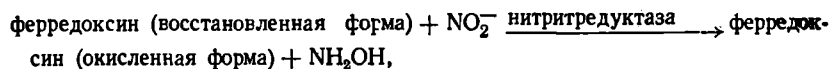
Электроны от этой восстановленной формы ферредоксина передаются либо на НАДФ:



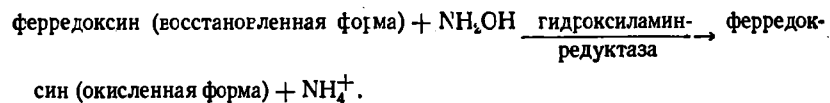
либо на нитрат:



либо на нитрит:



либо, наконец, на гидросиламин:



Именно в результате образования фотосинтетически восстановленного ферредоксина в листьях зеленых растений свет активирует восстановление нитратов, нитритов и гидросиламина до аммиака (см. ниже).

К сожалению, ферредоксин до сих пор не обнаружен у аэробных азотфиксаторов, в том числе и у *A. vinelandii*. В связи с этим говорить об универсальном характере участия этого переносчика электронов при биологической фиксации азота атмосферы N_2 пока что рано.

Значение работ по бесклеточной азотфиксации очень велико. Лишь изучение отдельных ферментативных реакций, строгая последовательность которых обеспечивает фиксацию N_2 клеткой, позволит выяснить ферментативный механизм биологической азотфиксации, а следовательно, и управлять этим процессом. Подобно тому, как изучение бесклеточного спиртового брожения в опытах с экстрактом из клеток дрожжей («сок Бухнера» или «сок Лебедева») привело к расшифровке сложной цепи реакций брожения, так и изучение бесклеточной азотфиксации безусловно приведет к выяснению, вероятно, не менее сложной цепи реакций биологической фиксации молекулярного азота атмосферы.

Важно подчеркнуть, что до настоящего времени все еще не существует окончательно принятой схемы химизма фиксации N_2 , т. е. все еще не ясны пути превращения N_2 в NH_3 .

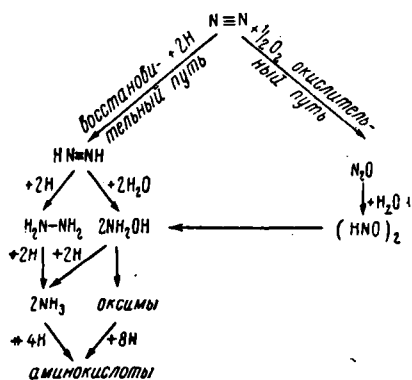


Рис. 14. Гипотетические пути начальных этапов фиксации N_2 азотфиксирующими микроорганизмами

Имеется два возможных пути превращения N_2 в NH_3 в процессе азотфиксации: окислительный и восстановительный (рис. 14). Подтвердить наличие окислительного пути работами последних лет не удалось. Восстановительный путь состоит из двух ветвей: путь через гидросиламин NH_2OH и оксимы и путь через гидразин $H_2N=NH_2$. Пути через NH_2OH и оксимы придерживается финский исследователь А. Виртанен, который показал, что корни стерильных культур бобовых растений, зараженные клубеньковыми бактериями, при добавлении к ним щавелевоуксусной кислоты выделяют в среду оксим этой α -кетокислоты. В пользу образования гидразина свидетельствует тот факт, что сам гидразин усваивается азотобактером, несмотря на то, что он ядовит и обладает высокой реакционной способностью. Обе ветви восстановительного пути превращения N_2 в NH_3 смыкаются, поскольку в растениях и микроорганизмах содержится фермент гидросиламинредуктаза, который восстанавливает NH_2OH до NH_3 . Таким образом, превращение N_2 в NH_3 может идти через NH_2OH , минуя оксимы.

Фиксация N_2 клубеньковыми бактериями, вероятно, происходит по еще более сложной схеме, поскольку Д. Кейлином в клубеньках найдено вещество геминовой природы, очень похожее на гемоглобин крови. Как и гемоглобин, это соединение (легемоглобин) легко присоединяет к себе молекулярный O_2 , превращаясь в оксигемоглобин:



Этот легемоглобин у клубеньковых бактерий образуется лишь при симбиозе их с бобовыми растениями: в чистой культуре клубеньковые бактерии *Rhizobium* легемоглобина не образуют и фиксировать N_2 не могут.

Виртанену удалось установить, что легемоглобин содержится лишь в клубеньках бобовых растений, зараженных эффективными штаммами *Rhizobium*, и отсутствует в клубеньках, содержащих неэффективные штаммы. Кроме того, подавление окисью углерода CO способности легемоглобина переносить O_2 (т. е. замещение O_2 в оксигемоглобине на CO) приводит к подавлению фиксации N_2 клубеньками бобовых растений. Из этих данных следует, что легемоглобин необходим для фиксации N_2 клубеньковыми бактериями и что у них, в отличие от свободноживущих азотфиксаторов, усвоение N_2 может происходить не восстановительным, а окислительным путем.

НИТРАТНЫЙ АЗОТ. ЕГО ВОССТАНОВЛЕНИЕ ДО АММИАЧНОГО АЗОТА РАСТЕНИЯМИ

Как уже указывалось, нитраты NO_3^- из всех усваиваемых растениями соединений азота находятся в почве в наиболь-

ших количествах и хорошо используются растениями. Между тем в аминокислотах, а следовательно и в белках, азот находится в восстановленной форме — в виде NH_2 или NH -группы. Отсюда ясно, что растения вынуждены прежде всего восстанавливать ассимилируемые корневой системой нитраты.

Еще в прошлом веке была выдвинута гипотеза, согласно которой процесс восстановления нитратов растительными организмами происходит по следующей схеме:



Эта гипотеза была поддержана и развита в работах ряда исследователей (Майером, Шульце, Бахом, Прянишниковым, Чибнеллом) и в настоящее время является общепринятой теорией, хорошо обоснованной экспериментальными данными.

Согласно этой теории, каждый этап восстановления нитрата до аммиака сопровождается изменением валентности атома азота и катализируется соответствующими ферментами — нитратредуктазой, нитритредуктазой, гипонитритредуктазой и гидроксиламинредуктазой. Действительно, все эти отдельные ферменты были выделены из микроорганизмов и высших растений. Ферменты, катализирующие восстановление этих форм неорганического азота, являются флавопротеидами, т. е. ферментами, кофакторами которых служит флавин-адениндинуклеотид (ФАД), а активирующими металлами — молибден, медь, железо, марганец или магний. Донаторами электронов для восстановления нитратов у микроорганизмов являются восстановленные формы никотинамидадениндинуклеотидфосфата ($\text{НАДФ}\cdot\text{H}_2$) или никотинамидадениндинуклеотида ($\text{НАД}\cdot\text{H}_2$), а в листьях зеленых растений при фотосинтезе — также восстановленный ферредоксин (см. выше). Схема первичного механизма восстановления нитратов, т. е. механизм превращения нитрата в нитрит при участии нитратредуктазы, приведена на рис. 15.

Важно указать, что нитратредуктаза у растений является индуцируемым ферментом, т. е. ферментом, который усиленно образуется в клетке в ответ на накопление в ней избыточного количества нитрата. Это один из немногих примеров индуцируемых ферментов у растений. Между тем у микроорганизмов образование индуцируемых ферментов чрезвычайно широко распространено и служит очень важным механизмом биохимического приспособления организма к изменяющимся условиям внешней среды.

Нитратредуктаза, нитритредуктаза, гипонитритредуктаза и гидроксиламинредуктаза отличаются друг от друга приро-

дой металла, являющегося активатором данной ступени восстановления азота. Для нитратредуктазы эту роль играет молибден, для нитритредуктазы и гипонитритредуктазы — медь, для гидроксиламинредуктазы — марганец и магний. Эти данные о необходимости различных металлов для весьма

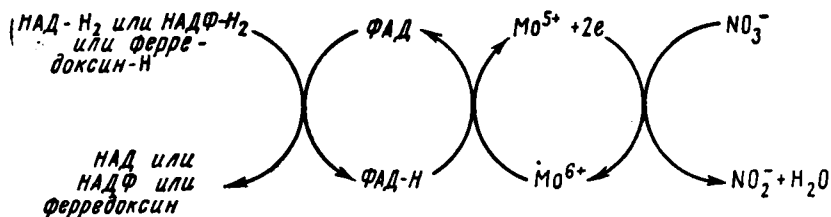


Рис. 15. Схема ферментативного восстановления нитрата

существенного в азотном обмене растений процесса восстановления нитрата до аммиака еще раз свидетельствуют о чрезвычайно большой роли микроэлементов и микроудобрений для нормального функционирования биохимических систем растений, а следовательно, и для получения высоких и устойчивых урожаев.

У зеленых растений, осуществляющих фотосинтез, существенное значение имеет фотохимическое восстановление нитратов. Еще в 1920 г. О. Варбург и Х. Негеляйн, работая с зеленой одноклеточной водорослью *Chlorella*, указали на возможность фотохимического восстановления нитратов у фотосинтезирующих организмов. Стимулирующее действие освещения на процесс восстановления нитратов было ясно показано также опытами с листьями томатов. Работами с изолированными хлоропластами, а также опытами, проведенными на *Chlorella*, установлено, что свет непосредственно влияет на этот процесс, поскольку, как известно в настоящее время, при первичной реакции фотосинтеза образуется восстановленный ферредоксин, который является источником электронов при восстановлении нитратов и нитритов.

Показано, что в листьях табака свет стимулирует не только восстановление нитрата, но и восстановление нитрита, причем стимулирующее влияние оказывает коротковолновая часть видимого света. Восстановление не требует аэробных условий и осуществляется при участии фотосинтетического фосфорилирования.

Стимулируется восстановление нитритов также изолированными хлоропластами.

Независимо от того, при помощи каких ферментативных систем осуществляется процесс восстановления нитратов,

конечным продуктом этой реакции является аммиак, который затем вступает во взаимодействие с различными органическими соединениями, превращаясь, таким образом, в азот органических соединений.

Однако еще в 1884 г. А. Мейер и Э. Шульце и независимо от них А. Н. Бах высказали гипотезу, согласно которой гидроксилламин NH_2OH , образующийся при восстановлении нитратов, может реагировать с содержащимися в растениях различными карбонильными соединениями, образуя оксимы. Оксимы при восстановлении оксимидной группы -NOH превращаются в вещества, содержащие аминогруппу — NH_2 . Гипотеза Баха — Мейера — Шульце вначале не получила экспериментального подтверждения; против нее свидетельствовали наблюдения о том, что NH_2OH ядовит для микроорганизмов и растений и является ингибитором (ядом) ряда ферментативных систем, в том числе таких важных в азотном обмене ферментов, как аминотрансферазы, катализирующие реакции переаминирования аминокислот с кетокислотами. Однако токсичность NH_2OH и возможность ассимиляции его растением зависит исключительно от концентрации NH_2OH . Установлено, что NH_2OH в низких концентрациях усваивается плесневыми грибами. При ассимиляции нитратов культурой гриба *Torulopsis utilis* в условиях недостатка O_2 в клетках накапливаются оксимы пировиноградной, щавелевоуксусной, α -кетоглутаровой и глиоксильевой кислот. Выявлена также возможность усвоения оксимов кетокислот растениями гороха и овса. В. Л. Кретович, А. А. Бундель и М. Фрашерри установили, что NH_2OH в низких концентрациях (0,0001 и 0,001 M) не токсичен для зеленых растений, а оксим α -кетоглутаровой кислоты даже стимулирует рост растений. Опыты с цельными проростками пшеницы и экстрактами из них показали, что введение NH_2OH увеличивает синтез глутаминовой кислоты, серина и аспарагина. Следовательно, NH_2OH , являющийся нормальным промежуточным соединением при восстановлении нитратов, может использоваться растением для синтеза аминокислот, амидов и белков. Действительно, подкормка растений пшеницы меченым гидроксилламином $\text{N}^{15}\text{H}_2\text{OH}$ приводит к появлению метки в белках.

Каковы возможные пути превращения гидроксилламина в аминокислоты и другие аминокислоты? Первый путь — это, как предполагал А. Н. Бах, восстановление оксимидной группы оксимо до аминной группы. Действительно, оксимы в живой клетке могут подвергаться восстановлению. Обнаружен фермент оксимаза, восстанавливающий оксимы, фермент трансоксимаза, катализирующий перенос оксимидной группы на кетокислоты. Таким образом, ферментативное восстановление оксимо под действием оксимазы и при возможном участии трансоксимазы является одним из путей превраще-

ния NH_2OH у растений и микроорганизмов. Разновидностью этого пути превращения NH_2OH является его связывание с пиридоксальфосфатом с образованием оксима и последующим восстановлением пиридоксальфосфата до пиридоксами-

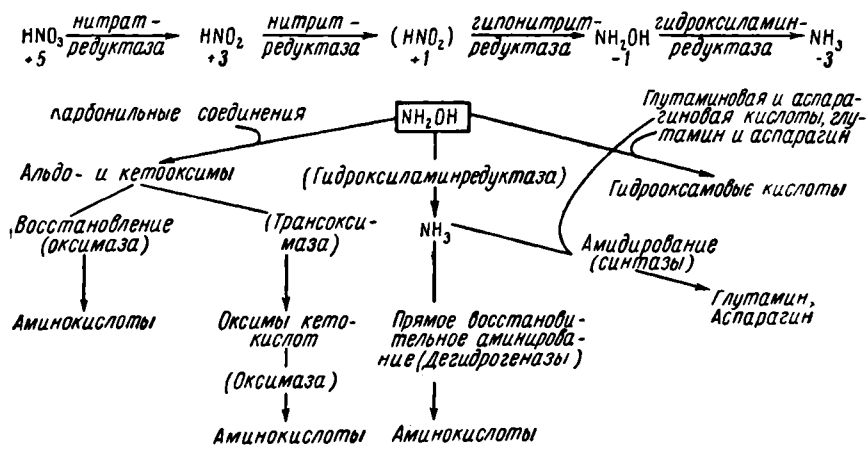


Рис. 16. Схема ферментативных превращений гидроксиламина (цифрами в верхней части схемы показана валентность атома азота; в скобках указаны соответствующие ферменты отдельных этапов превращения).

нофосфата и передачей аминогруппы на кетокислоты. Это превращение NH_2OH было обнаружено у некоторых штаммов гриба *Neurospora crassa*.

Вторым путем, по которому может происходить превращение NH_2OH , является образование гидрооксамовых кислот при взаимодействии NH_2OH с активированными аминокислотами и органическими кислотами, а также амидами. Ферменты, катализирующие синтез гидрооксамовых кислот, обнаружены как у микроорганизмов, так и у растений. Однако биологическое значение образования гидрооксамовых кислот еще не ясно.

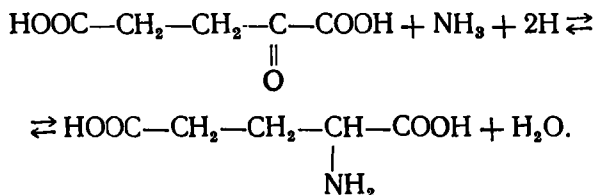
Главным, основным путем превращения гидроксиламина в растениях и у микроорганизмов является его восстановление до аммиака под влиянием гидроксиламинредуктазы, найденной у бактерий, плесневых грибов и у самых различных растений. Именно аммиак является тем конечным неорганическим азотистым соединением, той, по выражению Д. Н. Прянишникова, альфой и омегой азотистого обмена растений, которые, рагируя с различными продуктами обмена веществ,

главным образом с кетокислотами, образуют аминокислоты и амиды, используемые затем для биосинтеза белка.

Возможные пути превращения гидроксилamina в растениях показаны на схеме (рис. 16).

АССИМИЛЯЦИЯ АММОНИЙНОГО АЗОТА РАСТЕНИЯМИ

Рассмотрим, каким образом аммиак вступает в реакции обмена веществ и какова природа тех первичных органических соединений, в виде которых происходит ассимиляция аммиака. Здесь на первый план выступает глутаминовая кислота и реакция восстановительного аминирования α -кетоглутаровой кислоты аммиаком:



Эта реакция впервые была показана для дрожжей и животных тканей шведским ученым Г. Эйлером в 1938 г. В отношении высших растений в лаборатории Эйлера также были получены указания на возможность протекания этой реакции. В. Л. Кретович обнаружил катализирующий эту реакцию фермент глутаматдегидрогеназу в зародышах пшеницы. Им, совместно с А. А. Бундель и В. И. Яковлевой, было показано, что в гомогенатах зеленых проростков пшеницы и гороха происходит интенсивный синтез глутаминовой кислоты путем восстановительного аминирования α -кетоглутаровой кислоты аммиаком.

Синтез глутаминовой кислоты из аммонийной соли α -кетоглутаровой кислоты хорошо показан также для живых тканей

растений. Такой синтез, например, очень интенсивно протекал в созревающих колосьях пшеницы, в которые через соломинку

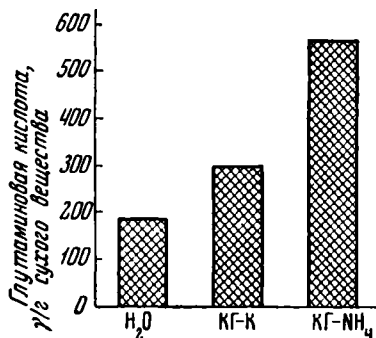


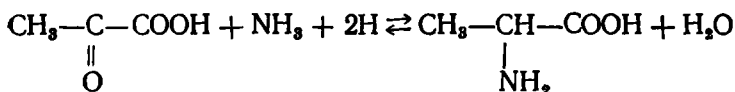
Рис. 17. Биосинтез глутаминовой кислоты из α -кетоглутарата калия (KГ-K) и α -кетоглутарата аммония (KГ-NH₄) в созревающем колосе пшеницы (экспозиция 10 ч)

с транспирационным током насасывались соответствующие растворы (рис. 17).

Особенно важно установить, происходит ли прямое аминирование α -кетоглутаровой кислоты в корнях, через которые из почвы поступают в растения аммонийные соли и нитраты. Показано, что в корнях кукурузы содержится чрезвычайно активная глутаматдегидрогеназа. Фермент содержится там в двух формах, одна из которых прочно связана со структурами (по-видимому, митохондриями), а другая находится в растворимой форме (в цитоплазме). Важно подчеркнуть, что фермент катализирует восстановительное аминирование α -кетоглутаровой кислоты аммиаком во много раз активнее, чем обратную реакцию окислительного дезаминирования глутаминовой кислоты. Глутаматдегидрогеназа имеет оптимум рН 7,3—7,5 и оптимум температуры 50°С. Для активности фермента необходим цинк. Фермент не действует на «неприродную» D-глутаминовую кислоту.

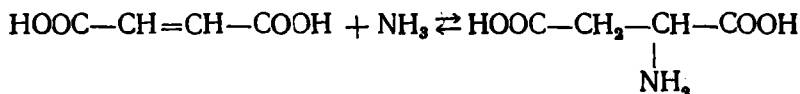
Глутаматдегидрогеназе принадлежит также важная роль в процессе расщепления глутаминовой кислоты в клетке. Образующаяся при этой обратной реакции α -кетоглутаровая кислота подвергается далее окислению через цикл трикарбонных кислот или через глиоксилатный цикл, а аммоний реутилизируется у растений путем других реакций прямого аминирования или же используется для биосинтеза амидов — глутамина и аспарагина. Интересно отметить, что в мицелии плесневого гриба *Neurospora crassa* обнаружены две глутаматдегидрогеназы: связанная (сопряженная) с НАД и сопряженная с НАДФ. Первой приписывают роль в реакции окислительного распада глутаминовой кислоты, а второй — биосинтетическую роль в процессе синтеза глутаминовой кислоты. В зеленых растениях реакция прямого аминирования α -кетоглутаровой кислоты стимулируется светом. Вместе с тем имеются исследования, свидетельствующие, что у высших зеленых растений свет усиливает процесс биосинтеза аминокислот вообще. Хотя это усиление в значительной мере является результатом более интенсивного синтеза и накопления безазотистых продуктов фотосинтеза, в частности кетокислот, совершенно очевидно, что образующиеся при фотосинтезе восстановленные формы коферментов НАД-Н₂ и НАДФ-Н₂ и восстановленный ферредоксин участвуют в процессе аминирования кетокислот аммиаком, т. е. являются донорами водорода (электронов), необходимого для восстановительного аминирования кетокислот аммиаком.

Наряду с глутаматдегидрогеназой важную роль в качестве пути, по которому аммиак входит в состав органических соединений, играет аланиндегидрогеназа, катализирующая восстановительное аминирование пировиноградной кислоты до аланина:

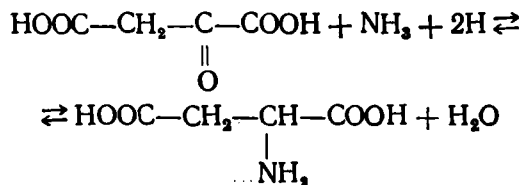


Наличие этой реакции хорошо показано для ряда микроорганизмов. Особенно активна аланиндегидрогеназа у бактерии *Bacillus subtilis*, для которой образование аланина из пировиноградной кислоты и аммиака является основным путем вхождения аммиака в состав органических соединений. Что касается дрожжей, то еще в 1933—1936 гг. выявлена возможность синтеза у них аланина из пировиноградной кислоты и аммиака. В опытах с отмытой суспензией активно дышащих пекарских дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* и кормовых дрожжей *Candida tropicalis* удалось количественно проследить этот процесс. Оказалось, что у дрожжей аммоний исключительно быстро связывается в виде аланина, хотя при этом происходит также синтез глутаминовой и аспарагиновой кислот. Опытами с $(\text{N}^{15}\text{H}_4)\text{H}_2\text{PO}_4$ было показано, что и у дрожжей происходит очень быстрое связывание аммония в виде глутамина и глутаминовой кислоты. Из дрожжей удалось выделить и частично очистить сопряженную с НАД- H_2 аланиндегидрогеназу. Возможность синтеза аланина из пировиноградной кислоты и аммиака в присутствии НАД- H_2 у высших растений показали В. Л. Кретович, Э. С. Бронуицкая и Т. И. Карякина. Им удалось получить очищенный препарат аланиндегидрогеназы с помощью хроматографии на колонке ДЭАЭ-целлюлозы.

Третьим путем ассимиляции аммиака растениями является реакция образования аспарагиновой кислоты из фумаровой кислоты при участии аспартат-аммиак-лиазы (аспартазы):

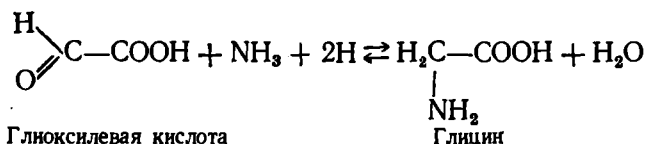
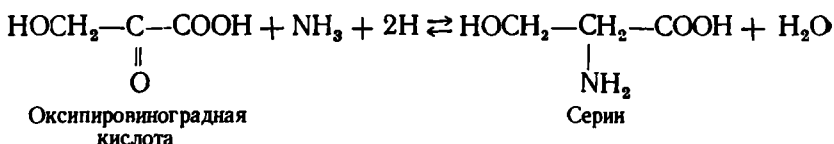


Четвертым возможным путем вхождения аммиака в состав органических соединений у зеленых растений является образование аспарагиновой кислоты путем восстановительного аминирования щавелевоуксусной кислоты аммиаком:



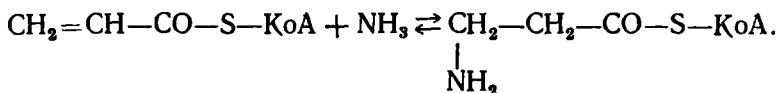
Такой путь образования аспарагиновой кислоты имеет место также у водоросли *Ulva lactuca*.

Эти же авторы у сои обнаружили ферменты, катализирующие восстановительное аминирование оксипировиноградной кислоты до серина и глиоксиловой кислоты до глицина:

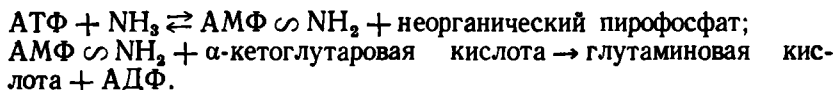


В. Л. Кретовичем и К. М. Степанович с помощью хроматографии на колонке из ДЭАЭ-целлюлозы получены очищенные препараты, активно катализирующие восстановительное аминирование оксипировиноградной кислоты до серина. Фермент особенно активен в зеленых частях растений.

Интересный путь использования аммиака для синтеза аминокислот был недавно открыт у бактерии *Clostridium propionicum*. Из этой бактерии выделен ферментный препарат, катализирующий синтез β-аланил-КоА из β-акрилил-КоА и аммиака:



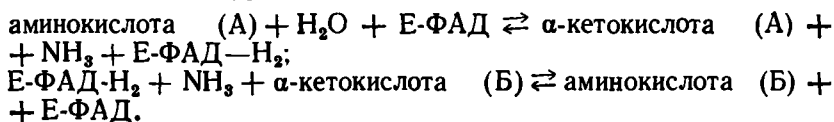
При рассмотрении механизмов, контролирующих процесс связывания аммиака в тканях, следует отметить работы Н. Катунума, который получил из бактерии *Mycobacterium avium* частично очищенный ферментный препарат, катализирующий синтез фосфориламидного производного аденозин-5'-фосфата (адениламидата) из АТФ и NH₃ и наблюдал перенос образовавшейся NH₂-группы на α-кетоглутаровую или пировиноградную кислоты в соответствии с уравнениями:



Таким образом, α-кетоглутаровая, пировиноградная, фумаровая и щавелевоуксусная кислоты, возникающие в растениях в результате реакций цикла трикарбоновых кислот, являются теми соединениями, реагируя с которыми поступающие в растения аммонийные соли или же аммонийные соли, обра-

зующиеся в самом растении в результате восстановления поступающих из почвы через корни нитратов, превращаются в органические соединения азота. Образующиеся при этом аминокислоты — глутаминовая кислота, аспарагиновая кислота и α -аланин — являются важнейшими первичными аминокислотами.

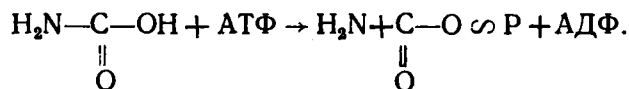
Наряду с ферментами восстановительного аминирования, требующими в качестве кофакторов НАД или НАДФ, процессы синтеза аминокислот могут также катализировать ферменты флавиновой природы. Это показано модельными опытами с оксидазами аминокислот. Установлено, что оксидазы *D*- и *L*-аминокислот в анаэробных условиях, при которых исключено окисление кислородом воздуха восстановленного флавинадениндинуклеотида (ФАД-Н₂), могут катализировать реакции синтеза аминокислот из кетокислот и аммиака в соответствии с уравнениями:



А. Н. Радхакришнан и А. Майстер в опытах с применением тяжелого изотопа азота N¹⁵ бесспорно доказали, что под действием оксидазы аминокислот аммиак, отщепившийся от одной аминокислоты, используется для аминирования другой кетокислоты.

Еще одним путем первичной ассимиляции аммиака у растений является путь образования цитруллина, аргинина, орнитина и мочевины через орнитинный цикл (рис. 18).

В этой реакции принимает участие глутаминовая кислота в виде своего N-ацетильного производного. Далее карбаминная кислота фосфорилируется при участии АТФ, превращаясь в богатое энергией соединение — карбамилфосфат:



Синтез цитруллина осуществляется переносом карбамильной части карбамилфосфата на орнитин. У фотосинтезирующих организмов синтез карбамилфосфата осуществляется при участии АТФ, образующейся в процессе фотосинтеза, т. е. в результате фотосинтетического фосфорилирования, при котором часть поглощенной листом световой энергии превращается в химическую энергию богатой энергией (макроэргической) фосфатной связи в АТФ. Наличие реакций орнитинного цикла у растений показано работами польских исследователей.

В процессе ассимиляции аммония у растений не менее важную роль, чем восстановительное аминирование кетокислот, аминирование фумаровой кислоты и орнитиновый цикл, играют также реакции образования амидов — глутамина и

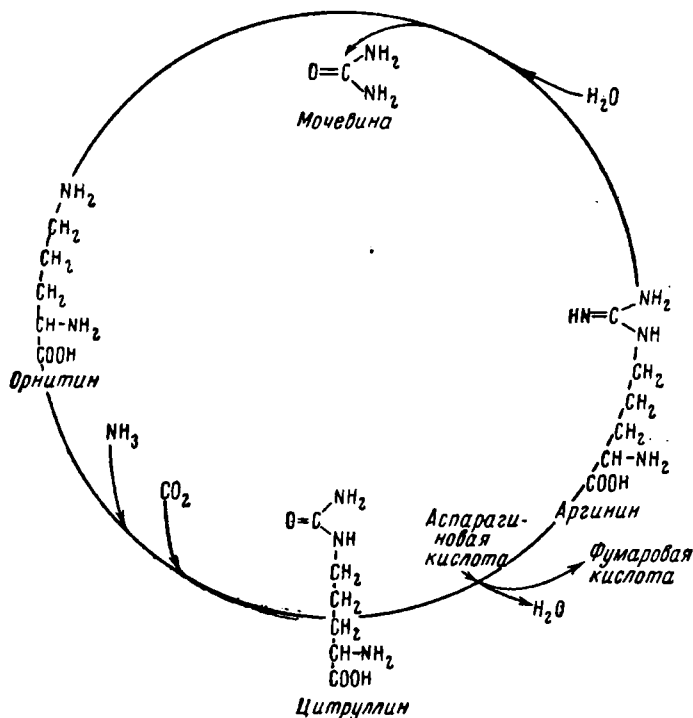
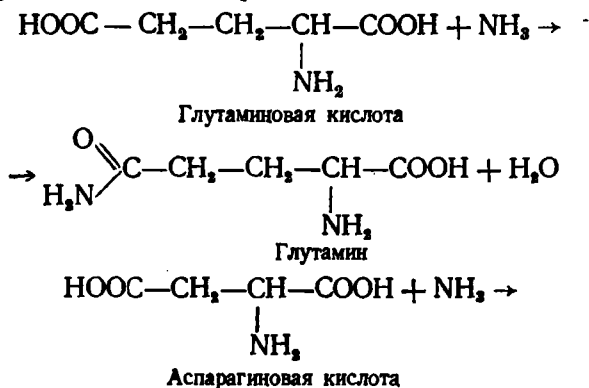
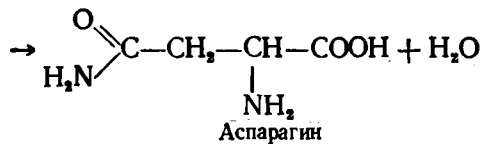


Рис. 18. Схема орнитинового цикла

аспарагина — из соответствующих дикарбоновых аминокислот — глутаминовой и аспарагиновой:

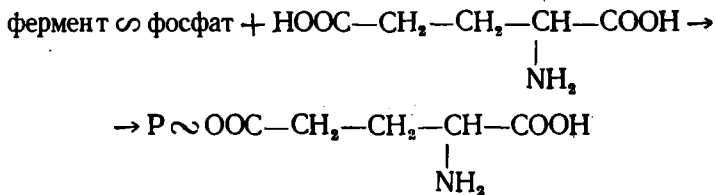




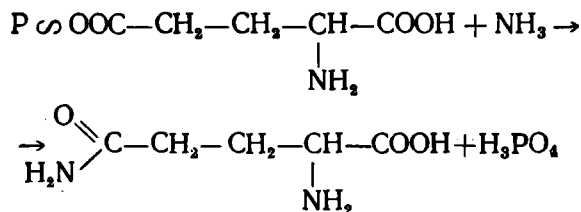
Д. Уэбстером доказано, что синтез глутаминовой кислоты и аммиака происходит при участии АТФ. Первая стадия синтеза заключается в фосфорилировании самого фермента глутаминсинтетазы:



За счет фосфорного остатка в молекуле фермента активируется СООН-группа глутаминовой кислоты:



Затем уже фосфатная группа замещается аммиаком:



Синтез амидов в растении играет двоякую физиологическую роль: при этом включается неорганический азот аммонийных солей в органические соединения азота и вместе с тем ядовитый для растения аммиак обезвреживается путем его связывания в виде амидных групп глутамина и аспарагина. Аммиак для клетки ядовит в силу того, что он сильно подщелачивает среду, и поэтому у некоторых, так называемых кислых растений (щавель, бегония, ревень) он обезвреживается в виде солей органических кислот (янтарной, лимонной, яблочной, щавелевой), содержание которых у этих растений очень велико.

Физиологическая роль глутамина и аспарагина в зеленых растениях выяснена классическими работами Ж. Б. Буссенго, Д. Н. Прянишникова и Э. Шульце. Именно Прянишников впервые показал, что аспарагин у растений может синтезироваться не только на путях диссимиляции (распада) белков,

но и на пути ассимиляции поглощенных растением аммонийных солей. Точно так же синтезируется в растениях и глутамин. Эти амиды содержатся в различных органах и тканях высших растений: в корнях, стеблях, листьях и плодах, причем не только в свободном виде, но и в значительной мере в составе растительных белков. Так, в эдестине конопли, зерне кукурузы и грядине пшеницы содержание дикарбоновых аминокислот (глутаминовой и аспарагиновой) составляет от 32,7 до 46,1%, причем большая часть их находится в этих белках в виде соответствующих амидов. В эдестине конопли, например, 65% содержащихся дикарбоновых кислот амидированы. Интересно отметить, что глутамин и аспарагин в значительных количествах найдены также в белках человека, различных животных и насекомых.

Глутамин, как это показали работы В. Л. Кретовича и З. Г. Евстигнеевой, является по сравнению с аспарагином более подвижным соединением, в виде которого в первую очередь связываются и резервируются аммонийные соли в растениях. Так, при введении в ткани живого растения аммонийных солей они прежде всего превращаются в амидный азот глутамина. Как показали опыты, проведенные В. Л. Кретовичем, З. С. Каганом и Г. К. Кондорской, свет усиливает в проростках ячменя, пшеницы и других растений синтез глутамина при введении аммонийных солей. Влияние света на синтез амидов заключается, по-видимому, в том, что на свету, во-первых, усиливается синтез безазотистых предшественников дикарбоновых аминокислот, а во-вторых, в том, что на свету в результате фотосинтетического фосфорилирования образуется АТФ. Выше уже было указано, что АТФ является специфическим донатором энергии, необходимой для биосинтеза глутамина из глутаминовой кислоты и аммиака. Возникает вопрос о том, какую роль играют амиды в корневой системе растений при ассимиляции аммонийных солей, поступающих из почвы.

Работами А. Л. Курсанова, Н. Г. Потапова и ряда других исследователей показано, что пасока содержит большой набор различных аминокислот, синтезируемых в корневой системе. Ответ на вопрос о роли амидов в синтетической деятельности корневой системы дает работа В. Л. Кретовича, З. Г. Евстигнеевой и К. Б. Асеевой, которые исследовали процесс ассимиляции NH_4^+ корневой системой тыквы с использованием аммонийных солей, меченных тяжелым изотопом N^{15} . В этих работах определяли включение N^{15} в различные фракции азотистых соединений пасоки тыквы.

Полученные данные свидетельствуют о том, что азот NH_4^+ уже в корнях подвергается «переработке» в различные органические формы азота. Особенно быстро в корнях NH_4^+

включается в амидный азот глутамина и аспарагина. При этом азот белков пасоки обогащается N^{15} слабо, что указывает на то, что хотя в корневой системе и происходит синтез белков, но этот процесс совершается крайне медленно. Следовательно, именно глутамин и аспарагин, вслед за первичными аминокислотами, т. е. аминокислотами, образующимися в результате восстановительного аминирования кетокислот, являются теми соединениями, в виде которых поступающие из почвы в корневую систему аммонийные соли ассимилируются и резервируются растениями.

Интересно, что у земляного ореха (арахиса) наряду с глутамином и аспарагином важную роль в связывании NH_4^+ принадлежит другому амиду — γ -метиленглутамину:

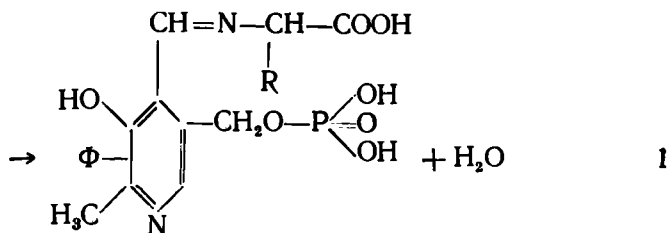


Пути ассимиляции аммонийных солей зелеными растениями можно представить в виде схемы (рис. 19).

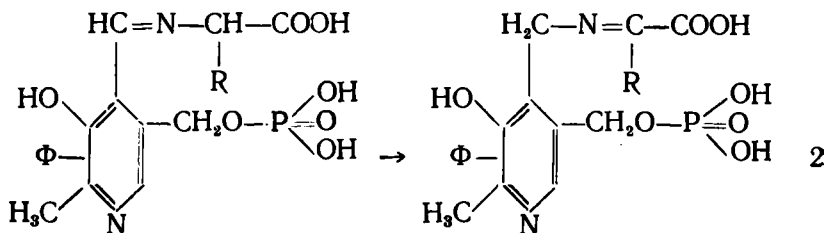
РЕАКЦИИ ПЕРЕАМИНИРОВАНИЯ У РАСТЕНИЙ

Все рассмотренные выше реакции, лежащие в основе ассимиляции неорганических форм азота (NO_3^- , NH_2OH и NH_4^+) и в основе их превращения в органические соединения азота, представляют собой как бы способы накопления «первичного капитала». Этот «капитал», накопленный в виде синтезированных первичных аминокислот и амидов, является тем «разменным фондом», которым пользуется организм для синтеза огромного разнообразия азотистых соединений, образующихся в клетке.

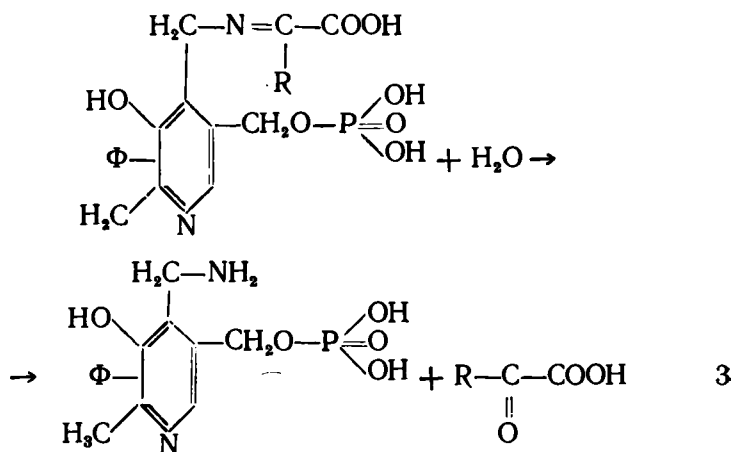
Эти процессы вторичного превращения органических соединений азота носят самый разнообразный характер. Одной из таких реакций, имеющих у растений, как и у микроорганизмов и животных, очень большое значение, является реакция ферментативного переаминирования. Она была открыта у животных советскими биохимиками А. Е. Браунштейном и



2. Второй этап состоит во внутримолекулярной перегруппировке этого комплекса, т. е. в переносе двойной связи:

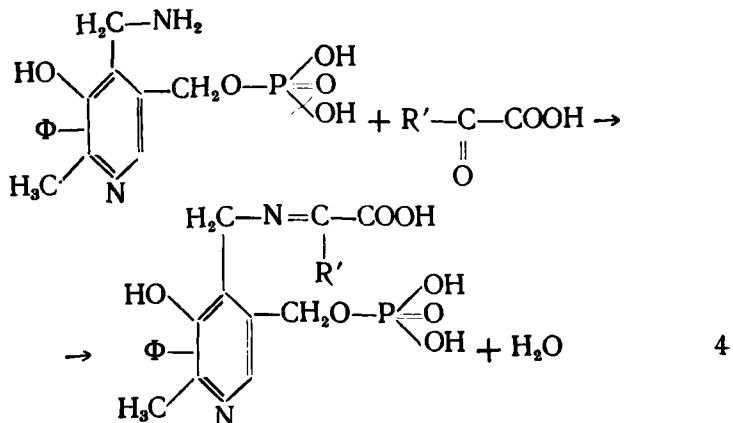


3. Третий этап — гидролиз этого комплекса на кетокислоту и связанную с белковой частью фермента (апоферментом) пиридоксаминфосфатную форму аминотрансферазы:

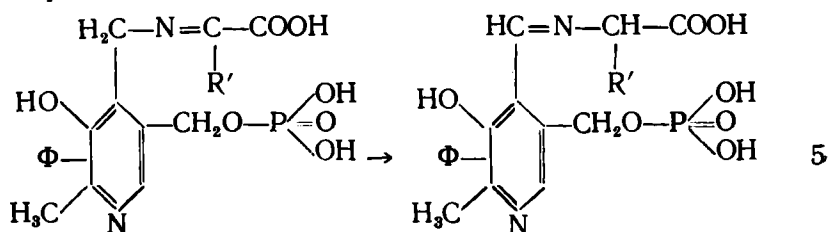


Следовательно, в результате этих трех этапов участвующая в переаминировании аминокислота превращается в соответствующую α -кетокислоту, отдавая свою NH_2 -группу пиридоксальфосфату, который при этом превращается в пиридоксаминфосфат.

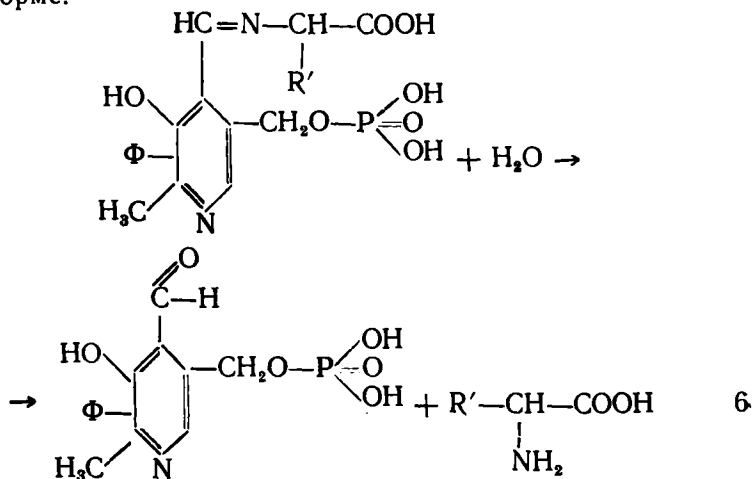
4. На четвертом этапе переаминирования пиридоксаминфосфат вступает в реакцию с участвующей в переаминировании α -кетокислотой, образуя с ней основание Шиффа:



5. На пятом этапе происходит реакция внутримолекулярной перегруппировки, обратная той, которая происходила на втором этапе:

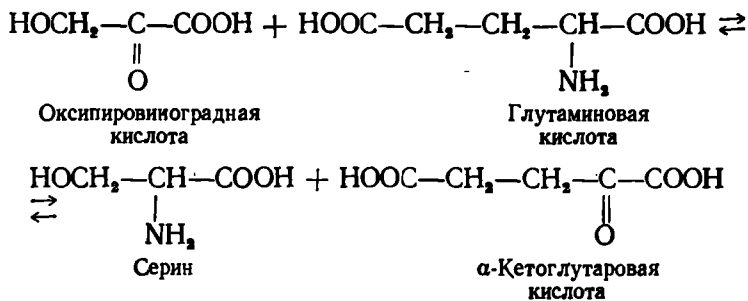


6. На последнем, шестом, этапе происходит гидролиз шиффова основания с образованием аминокислоты и освобождением фермента в первоначальной, пиридоксальфосфатной форме:



Благодаря применению новых, чрезвычайно чувствительных микрометодов количественного определения аминокислот и прежде всего хроматографического метода за последние 10—15 лет было установлено, что в реакциях ферментативного переаминирования принимает участие значительно большее число аминокислот, чем это предполагалось первоначально. В частности, показано, что в реакции переаминирования могут вступать не только глутаминовая и аспарагиновая кислоты, но также и их амиды — глутамин и аспарагин. В живых тканях растений переаминирование глутамина с различными кетокислотами играет, очевидно, важную роль в биосинтезе различных аминокислот. В реакции переаминирования у растений также играет роль переаминирование не-протеиногенной (т. е. не входящей в состав белков) γ -аминомасляной кислоты. Особенно активно она, как это показали В. Л. Кретович, М. Касперек и Е. Л. Моргунова, принимает участие при переаминировании с пировиноградной кислотой в проростках риса и с глиоксиловой кислотой в проростках подсолнечника. Важно отметить, что γ -аминомасляная кислота широко распространена у растений и играет очень важную, хотя еще и не полностью выясненную, роль в азотном обмене растительного организма.

В гомогенатах из зеленых проростков пшеницы и ячменя В. Л. Кретович и Э. Галяс обнаружили активное переаминирование щавелевоуксусной и пировиноградной кислот с амидами. Работами В. Л. Кретовича и К. М. Степанович, а также Э. Саллага показано, что в гомогенатах из зеленых проростков пшеницы и гороха путем переаминирования происходит синтез серина из оксипировиноградной кислоты, причем наиболее активными донорами аминных групп являются глутаминовая кислота, аланин, γ -аминомасляная кислота, а также глутамин. Синтез серина из оксипировиноградной кислоты и глутаминовой кислоты можно выразить уравнением:



При образовании глутаминовой кислоты из α -кетоглутаровой кислоты путем переаминирования, а не путем прямого восстановительного аминирования, в качестве донора амин-

ной группы наряду с аспарагиновой кислотой и серином энергично используется глутамин.

Реакция переаминирования имеет место у растений также при биосинтезе многих незаменимых аминокислот: валина, изолейцина, фенилаланина, триптофана. Пути биосинтеза этих, а также и всех других незаменимых аминокислот будут описаны ниже.

Помимо глутамина и аспарагина, а также γ -аминомасляной кислоты в реакциях переаминирования принимают также участие аминокислоты, образующиеся в орнитинном цикле, в частности непротеиногенные аминокислоты — орнитин и цитруллин. Это указывает на связь между циклом ди- и трикарбоновых кислот и орнитинным циклом; связь эта осуществляется благодаря реакциям переаминирования.

БИОСИНТЕЗ НЕЗАМЕНИМЫХ АМИНОКИСЛОТ

Замечательной особенностью зеленых растений и большинства микроорганизмов является их способность синтезировать все аминокислоты, в том числе и незаменимые, т. е. не синтезируемые организмом человека и животных. Важно подчеркнуть, что опытами с различными мечеными C^{14} соединениями было показано, что животный организм совершенно не способен синтезировать углеродные скелеты этих незаменимых аминокислот, хотя синтезирует, с той или иной скоростью, остальные, так называемые заменимые аминокислоты. Поэтому понятно, что вопрос о путях и ферментативных механизмах синтеза незаменимых аминокислот в растениях, являющихся первичными источниками их в питании человека и кормлении сельскохозяйственных животных, представляет не только теоретический, но и большой практический интерес.

Важно отметить, что жвачные животные (коровы, овцы) практически не нуждаются в незаменимых аминокислотах, хотя организм этих животных, как и всех остальных животных, не способен синтезировать эти аминокислоты. Однако очень обильная микрофлора рубца жвачных животных чрезвычайно активно синтезирует все аминокислоты, в том числе и незаменимые. Попадая из рубца в тонкий кишечник, эти микроорганизмы частично перевариваются, и содержащиеся в их белках незаменимые аминокислоты поступают в кровяное русло жвачного животного. Такой путь поступления в организм жвачных животных незаменимых аминокислот был показан с помощью меченных радиоактивным углеродом C^{14} различных соединений: глюкозы, органических кислот, $C^{14}O_2$. Активный синтез белков микрофлорой рубца жвачных с последующим перевариванием микроорганизмов в тонком кишечнике и усвоением продуктов переваривания объясняет, почему в животноводстве огромное значение приобретает обогащение

бедных белком кормов растворами мочевины и солей аммония. Показано, что мочевина и соли аммония могут у жвачных животных заменить значительную часть азота, необходимого им для поддержания азотного равновесия.

Биосинтез незаменимых аминокислот ароматического ряда. Установлено, что биосинтез аминокислот ароматического ряда — *фенилаланина, тирозина и триптофана* — осуществляется вторично, т. е. при участии ранее образовавшихся аминосоединений; фенилаланин и триптофан являются одними из важнейших незаменимых аминокислот.

Центральным вопросом о биосинтезе ароматических аминокислот является вопрос о путях циклизации, т. е. образования бензольного кольца. Как показали исследования, проведенные главным образом Б. Д. Дэвисом с сотрудниками, на микроорганизмах, и работы ряда исследователей с растениями, исходным материалом для синтеза бензольного кольца являются фосфорилированные продукты превращения сахаров. Из них синтезируются дегидрохинная, хинная, дегидрошикимовая и, наконец, шикимовая кислоты. Последняя может превратиться в префеновую кислоту и далее в фенилпировиноградную и *n*-оксифенилпировиноградную кислоты, которые являются соответственно безазотистыми предшественниками фенилаланина и тирозина. С другой стороны, шикимовая кислота, подвергаясь ароматизации и аминированию, дает начало антраиловой кислоте, а последняя — индолу, индолилпировиноградной кислоте и в конечном счете триптофану (рис. 20).

Результаты опытов В. Л. Кретовича и Ж. В. Успенской, подтвержденные О. Л. Гамборгом и А. К. Нейшем, показали, что и у растений (созревающие колосья пшеницы, гомогенаты зеленых проростков пшеницы и гороха) последним этапом биосинтеза фенилаланина является превращение фенилпировиноградной кислоты путем ее переаминирования с содержащимися в растении свободными аминокислотами и амидами: глутаминовой, аспарагиновой и γ -аминоасляной кислотами, α -аланином, серином, валином, лейцином и изолейцином.

Синтез производного фенилаланина — аминокислоты тирозина — может осуществляться по схеме, приведенной на рис. 21. Как видно из этой схемы, гидроксипированию подвергается либо сам фенилаланин, либо фенилпировиноградная кислота с образованием *n*-оксифенилпировиноградной кислоты, которая затем переаминируется.

Незаменимость фенилаланина для человека и животных связана с тем, что эти организмы не способны осуществлять замыкание бензольного кольца. Тирозин не является незаменимой аминокислотой, поскольку в печени содержится ферментная система, осуществляющая гидроксипирование фенил-

Фосфорилированные
производные сахаров

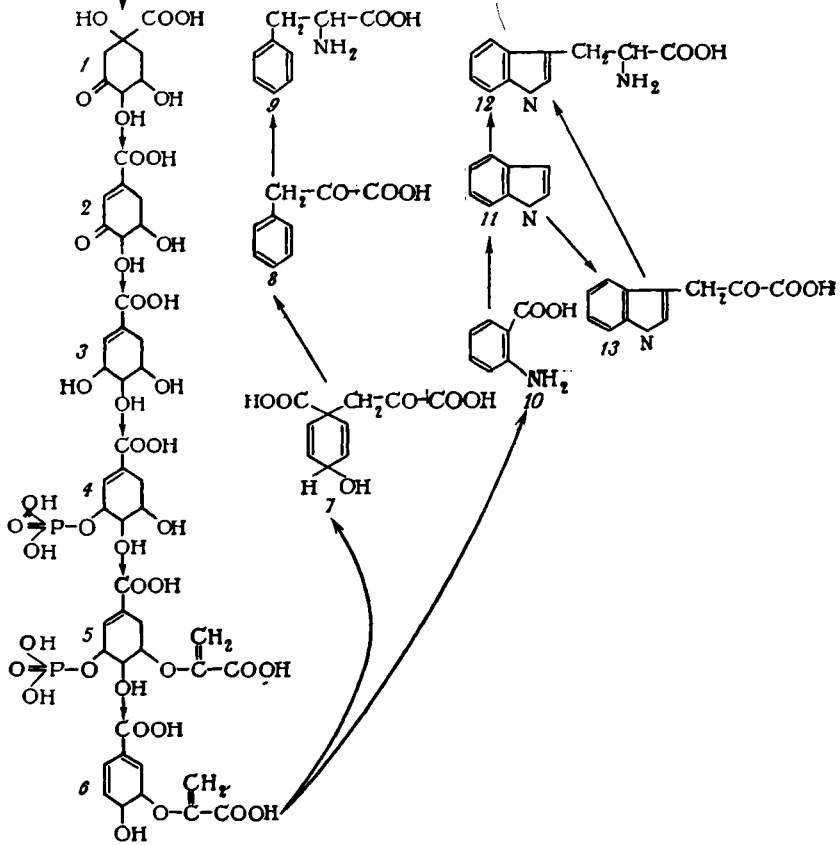


Рис. 20. Схема биосинтеза аминокислот ароматического ряда

аланина. У растений фенилаланин не только входит в состав белков, но и выполняет специфическую роль — он может явиться предшественником при биосинтезе лигнина — вещества, пропитывающего клеточные стенки одревесневших тканей растений.

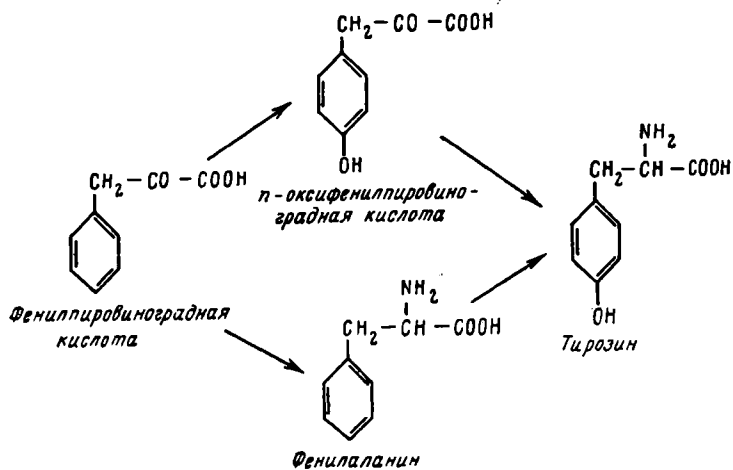
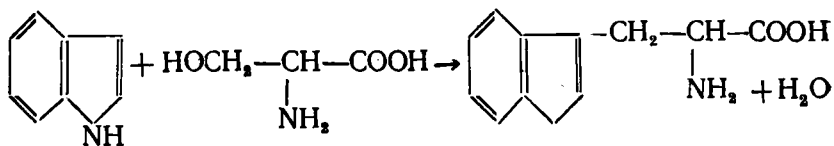


Рис. 21. Схема возможных путей гидроксилирования бензольного кольца

Вопрос о путях биосинтеза у растений другой важнейшей незаменимой аминокислоты — *триптофана* — представляет очень большой интерес не только в связи с ролью этой аминокислоты в питании человека и кормлении сельскохозяйственных животных, но и также в связи с тем, что продукты превращения триптофана, в особенности индолилуксусная кислота, в растениях являются важнейшими стимуляторами роста. Триптофан наряду с метионином, валином, лейцином, изолейцином и лизином содержится в очень ограниченных количествах в ряде ценных пищевых и кормовых продуктов растительного происхождения. В частности, лизина и триптофана мало в основном белке зерна кукурузы — зеине, почему вопрос о выведении сортов кукурузы с повышенным содержанием этих незаменимых аминокислот является важной задачей.

Незаменимость триптофана для человека и животных, так же как и незаменимость фенилаланина, связана с неспособностью животного организма синтезировать бензольное кольцо. Как видно из приведенной ранее схемы (см. рис. 20),

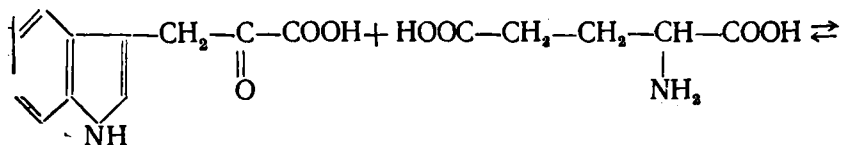
возможным предшественником триптофана являются антра-ниловая кислота и индол. Для ряда микроорганизмов было показано, что синтез триптофана может происходить путем конденсации индола и серина под действием фермента триптофансинтазы, коферментом которой является пиридоксаль-фосфат. Синтез триптофана из индола и серина протекает по уравнению:

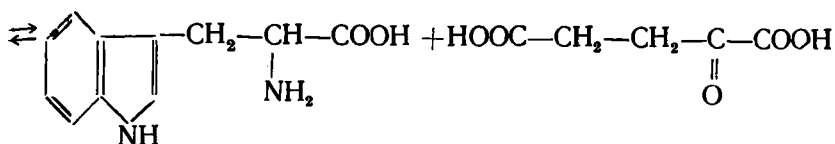


Биосинтез триптофана путем конденсации индола и серина происходит также и у зеленых растений. Таким образом, путь синтеза триптофана является общим для микроорганизмов и высших растений.

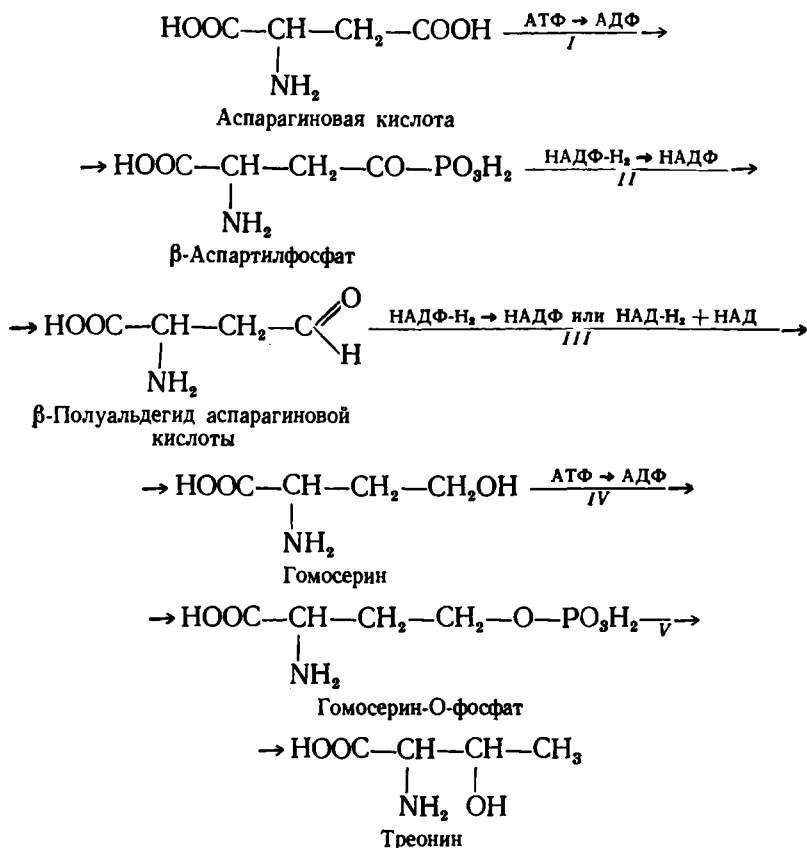
С физиологической точки зрения существенно, что реакция синтеза триптофана путем конденсации индола с серином зависит от изменения условий среды: наиболее активно она осуществляется в молодых листьях при росте растений пшеницы при достаточном увлажнении. При недостатке влаги синтез триптофана, а следовательно и образование индолилуксусной кислоты, которая из него образуется, замедляется, что влечет за собой прекращение роста клеток на стадии их роста вытяжением. Тем самым уменьшается дальнейший рост листьев, т. е. уменьшается дальнейшее увеличение испаряющей поверхности. Таким образом, ферментативная реакция биосинтеза триптофана выступает в роли регулятора морфогенеза и развития растений, причем регулятора, четко отвечающего на изменение условий среды.

Вторым предшественником триптофана в растениях может явиться индолилпиروиноградная кислота, т. е. кетоаналог триптофана, которая у растений, как это показали В. Л. Кретович и О. Л. Поляновский, превращается в триптофан в результате реакции переаминирования. Синтез триптофана из индолилпиروиноградной кислоты осуществляется в соответствии с уравнением:





Биосинтез треонина. Треонин как у бактерий и дрожжей, так и у высших зеленых растений синтезируется по следующей схеме:

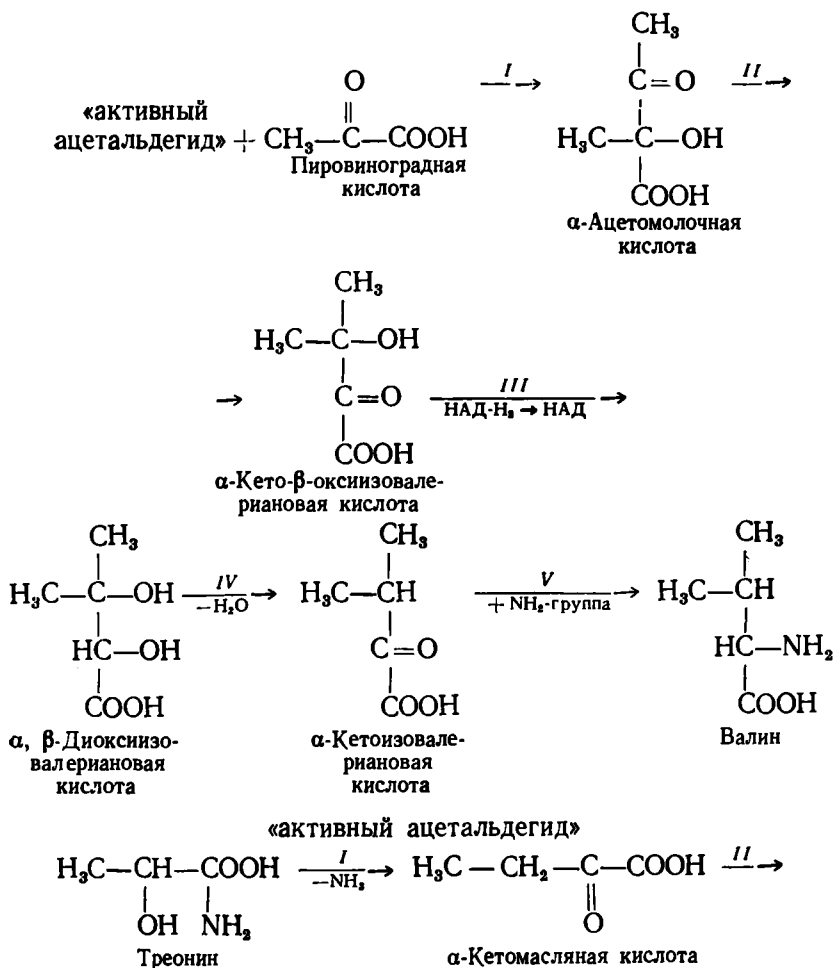


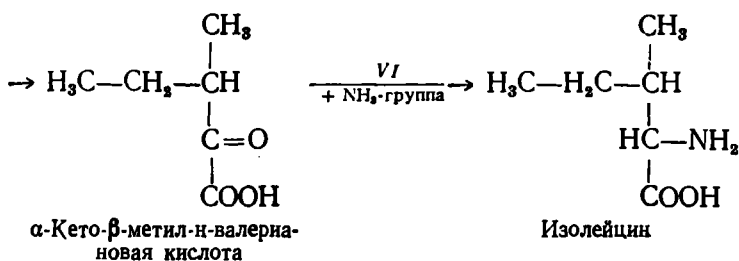
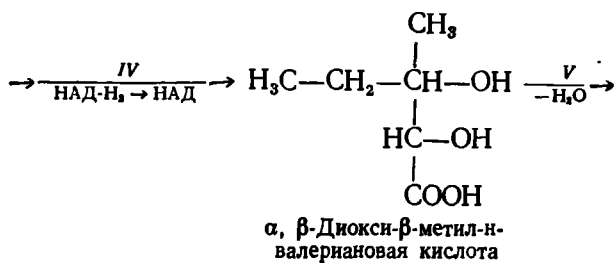
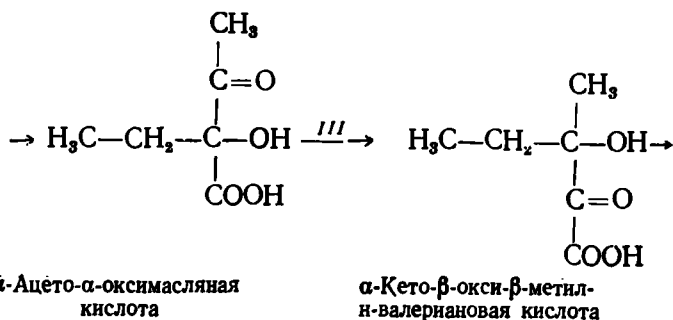
Каждая из этих отдельных реакций катализируется отдельным ферментом: *I* — β -аспараткиназой; *II* — дегидрогеназой β -полуальдегида аспарагиновой кислоты; *III* — дегидрогеназой гомосерина; *IV* — гомосеринкиназой; *V* — фосфатазо-изомеразой гомосерин-О-фосфата (другое название этого фермента — мутафосфатаза гомосерин-О-фосфата). Все

эти ферменты были выделены из дрожжей и проростков гороха и получены в очищенном виде.

Незаменимость треонина для человека и животных обусловлена отсутствием у них двух ферментов, катализирующих последние этапы биосинтеза треонина, т. е. отсутствием гомосеринкиназы, осуществляющей фосфорилирование гомосерина до гомосерин-О-фосфата, и отсутствием мутафосфатазы гомосерин-О-фосфата, осуществляющей превращение гомосерин-О-фосфата в треонин.

Биосинтез незаменимых аминокислот с разветвленными цепями атомов углерода. Работами ряда исследователей доказаны следующие схемы биосинтеза *валина* и *изолейцина* у микроорганизмов:





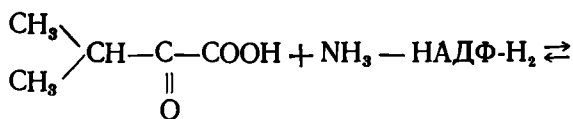
Биосинтез валина начинается конденсацией «активного» ацетальдегида (которым, по современным представлениям, является α -оксиэтильная группа α -оксиэтилтиаминпирофосфата, т. е. производного витамина В₁) с пировиноградной кислотой. Эта реакция I катализируется специфическим ферментом. Образующаяся в результате реакции конденсации α -ацетомолочная кислота подвергается внутримолекулярной перегруппировке (реакция II) с одновременным восстановлением СО-группы до ОН-группы (реакция III). Обе эти реакции происходят при участии одного фермента — редуктоизомеразы, и α -кето- β -оксиизовалериановая кислота является не свободным, а связанным в составе фермент-субстратного комплекса промежуточным соединением биосинтеза валина. Образующаяся в результате редуктоизомеразной реакции α, β -диоксиизовалериановая кислота (α, β -диоксиналог валина) в

реакции *IV* подвергается ферментативной дегидратации с образованием α -кетоизовалериановой кислоты (кетоаналога валина). Реакция *IV* катализируется ферментом, названным дегидратазой диоксикислот. Последняя реакция биосинтеза валина (реакция *V*) заключается в переаминировании кетоаналога при участии различных аминокислот в качестве доноров аминной группы.

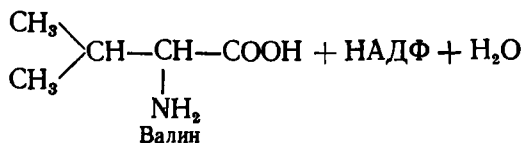
Путь биосинтеза изолейцина отличается от пути биосинтеза валина тем, что в реакцию конденсации с «активным» ацетальдегидом вступает не пировиноградная кислота, а α -кетомасляная кислота (эта реакция *II* катализируется тем же самым ферментом, что и реакция конденсации ацетальдегида с пировиноградной кислотой при биосинтезе валина, т. е. реакция *I* при биосинтезе валина). α -Кетомасляная кислота образуется у микроорганизмов в результате реакции дегидратирования — дезаминирования треонина (реакция *I* схемы биосинтеза изолейцина, катализируемая дегидратазой треонина). Остальные реакции биосинтеза изолейцина не отличаются от соответствующих реакций биосинтеза валина и катализируются теми же самыми ферментами. Так, редуктоизомеразы катализируют реакции *II+III* при биосинтезе валина и реакции *III+IV* при биосинтезе изолейцина, дегидратаза диоксикислот — реакцию *IV* при биосинтезе валина и реакцию *V* при биосинтезе изолейцина, а аминотрансферазы — переаминирование кетоаналогов валина (реакция *V* схемы биосинтеза валина) и изолейцина (реакция *VI* схемы биосинтеза изолейцина).

Как показали исследования В. Л. Кретовича и З. С. Кагана, а также Р. Л. Уиксома и А. Н. Радхакришнана, биосинтез валина и изолейцина у зеленых растений протекает в соответствии с этими схемами. В растениях найдены все перечисленные здесь ферменты, участвующие в биосинтезе валина и изолейцина. Интересно отметить, что полупаразитные зеленые растения (омела и арцеутобиум) и облигатно паразитные растения повилика и петров крест обладают способностью синтезировать валин и изолейцин из кетоаналогов и диоксианалогов этих аминокислот, т. е. содержат дегидратазу диоксикислот и аминотрансферазы, переаминирующие кетоаналоги валина и изолейцина. В этом отношении полупаразитные и облигатно паразитные растения не отличаются от автотрофных зеленых растений.

В проростках кукурузы биосинтез валина и изолейцина из кето- и диоксианалогов этих аминокислот в листьях протекает значительно интенсивнее, чем в корнях. Представляет интерес открытие В. Л. Кретовичем, З. С. Каганом и В. А. Поляковым в проростках гороха валиндегидрогеназы, осуществляющей восстановительное аминирование кетоаналога валина, за счет аммиака:



α-Кетонизовалериановая кислота

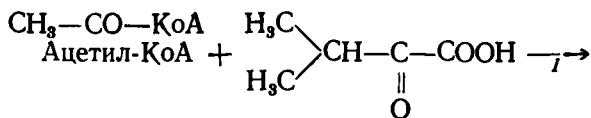


Фермент связан субклеточными частицами, имеет индуцируемый характер, активен только с НАДФ·Н₂; оптимум рН 8,5; оптимум температуры 40° С.

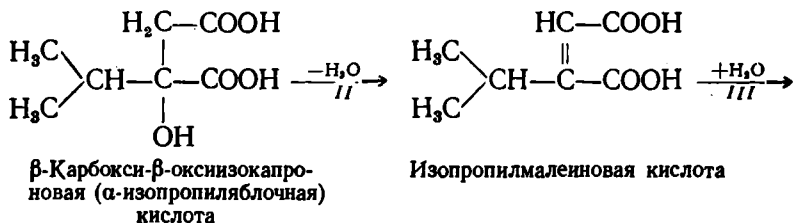
Таким образом, усвоение неорганического азота у растений может осуществляться также и при биосинтезе незаменимых аминокислот.

Незаменимость валина и изолейцина для организма человека и животных связана с отсутствием у животных дегидратазы диоксикислот, превращающей, как указано выше, диоксианалоги валина и изолейцина в соответствующие кетоаналоги, а также с отсутствием редуктоизомеразы, катализирующей синтез этих диоксианалогов. Остальные ферменты, которые могли бы осуществлять биосинтез валина и изолейцина, в животном организме найдены. Незаменимость изолейцина может быть обусловлена также незаменимостью треонина, который, как это видно из схемы биосинтеза изолейцина, является исходным соединением при биосинтезе этой незаменимой аминокислоты.

Биосинтез другой незаменимой аминокислоты, имеющей разветвленный скелет атомов углерода, — *лейцина* — изучен до настоящего времени почти исключительно на микроорганизмах. Биосинтез лейцина протекает по следующей схеме (Страссман, Уэнхауз и Амбаргер с сотрудниками):

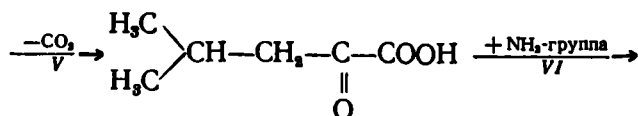
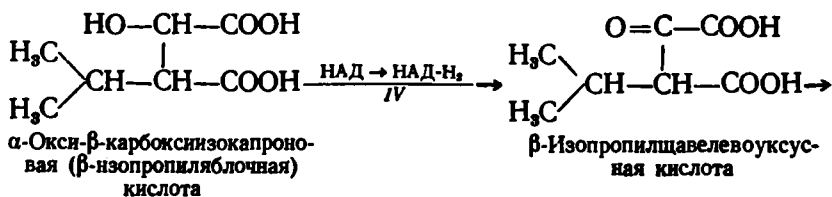


α-Кетонизовалериановая кислота

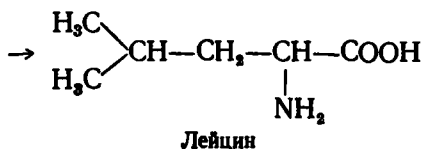


β-Карбокси-β-оксизокапроновая (α-изопротиллаблочная) кислота

Изопротилмалеиновая кислота



α-Кетовизокапроновая кислота



Биосинтез лейцина начинается с конденсации кетоаналога валина (α-кетовизовалериановой кислоты) с ацетил-КоА (реакция I, катализируемая конденсирующим ферментом) с образованием дикарбоновой оксикислоты β-карбоксиизокапроновой (другое название — α-изопротияблочная кислота). Последняя под влиянием специфической дегидратазы превращается в ненасыщенную дикарбоновую кислоту — изопротилмалеиновую (реакция II). Затем под влиянием гидратазы к ней присоединяется молекула воды с образованием дикарбоновой оксикислоты — α-окси-β-карбоксиизокапроновой (α-изопротияблочной) кислоты (реакция III). Следовательно, реакции II и III приводят к переносу ОН-группы из β-положения дикарбоновой оксикислоты в α-положение. В реакции IV под воздействием специфической сопряженной с НАД дегидрогеназы эта α-оксидикарбоновая кислота окисляется до соответствующей кетокислоты — изопротилщавелевоуксусной кислоты (реакция IV). Последняя, как и сама щавелевоуксусная кислота, чрезвычайно лабильна (неустойчива) и под влиянием соответствующей дикарбоксилазы легко превращается в кетоаналог лейцина — α-кетовизокапроновую кислоту (реакция V). Последняя у микроорганизмов при участии аминотрансфераз легко переаминируется до лейцина (реакция VI) с использованием в качестве доноров аминной группы различных аминокислот.

Таким образом, биосинтез углеродной цепи лейцина из кетоаналога валина (α -кетоизовалериановой кислоты) осуществляется серией реакций, аналогичных образованию α -кетоглутаровой кислоты в цикле трикарбонных кислот, только при биосинтезе лейцина ацетил-КоА конденсируется не со щавелевоуксусной кислотой, а с α -кетоизовалериановой кислотой.

Незаменимость лейцина для человека и животных обусловлена прежде всего незаменимостью валина, кетоаналог

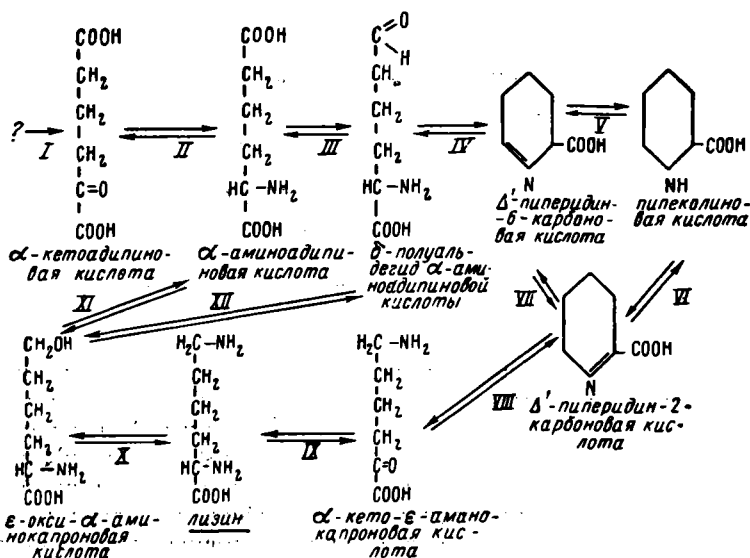


Рис. 22. Схема синтеза лизина

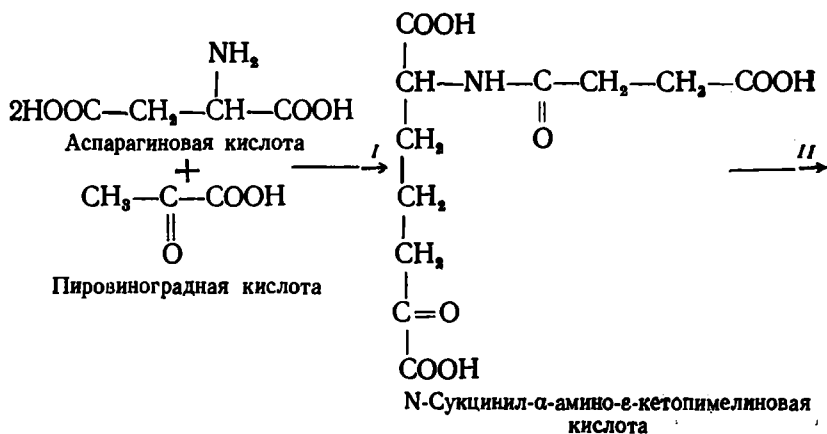
которого является исходным соединением при биосинтезе лейцина. Относительно же всех реакций, показанных на схеме биосинтеза лейцина, совершенно не выясненным остается вопрос, могут ли они осуществляться у животных.

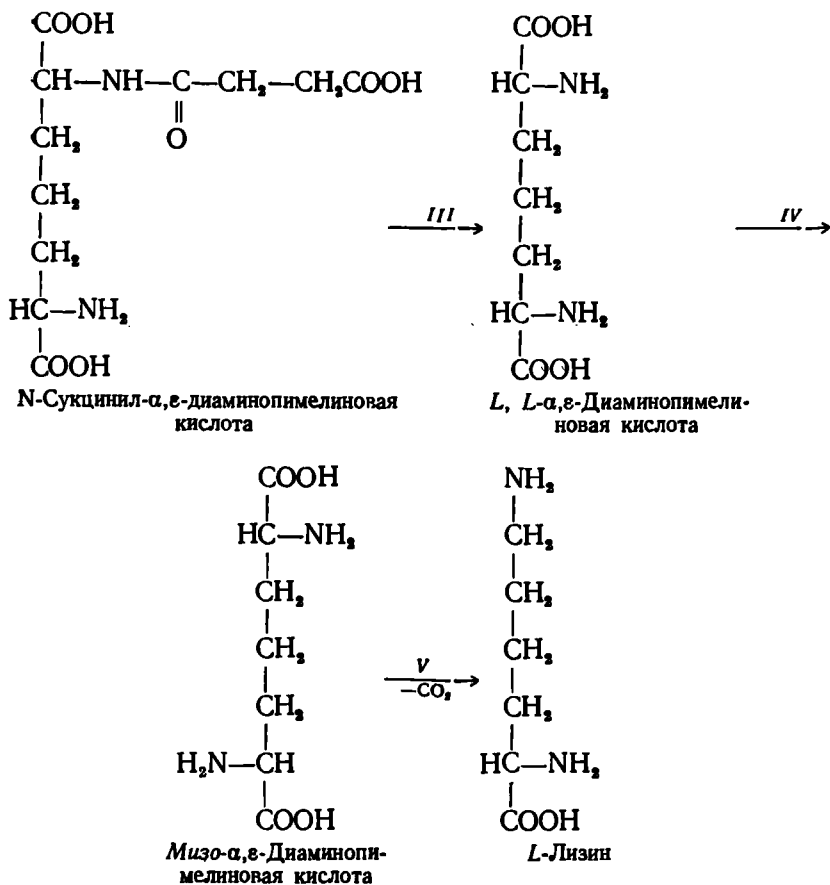
Биосинтез лизина. В настоящее время известно два пути биосинтеза незаменимой диаминомонокарбоновой аминокислоты лизина: декарбоксилирование α,ϵ -диаминопимелиновой кислоты, а также путь через α -аминоадипиновую кислоту. Синтез лизина через α -аминоадипиновую кислоту имеет место у грибов (в том числе у дрожжей и у плесеней) и, вероятно, у зеленых растений и протекает по схеме, представленной на рис. 22.

По этой схеме биосинтез лизина начинается из какого-то, пока еще не известного предшественника, превращающегося в реакции I в α -кетoadипиновую кислоту. Она в реакции II под действием соответствующей аминотрансферазы переаминируется до α -аминоадипиновой кислоты. Последняя в реакции III превращается в δ -полуальдегид α -аминоадипиновой кислоты, а в реакции XI — в ϵ -окси α -аминокапроновую кислоту. Последняя в реакции X превращается в лизин. Образующийся в реакции III δ -полуальдегид α -аминоадипиновой кислоты в реакции XII может также превратиться в ϵ -окси α -аминокапроновую кислоту. Однако δ -полуальдегид α -аминоадипиновой кислоты может обмениваться и другим путем: в реакции IV он циклизуется до Δ' -пиперидин-6-карбоновой кислоты, которая в реакции V восстанавливается до пипеколиновой кислоты и в реакции VI вновь окисляется до Δ' -пиперидин-2-карбоновой кислоты. Как видно из этой схемы, Δ' -пиперидин-6-карбоновая кислота может превратиться в реакции VII непосредственно в Δ' -пиперидин-2-карбоновую кислоту, минуя стадию образования пипеколиновой кислоты.

В реакции VIII происходит раскрытие шестичленного гетероцикла Δ' -пиперидин-2-карбоновой кислоты с образованием α -кето- ϵ -аминокапроновой кислоты, которая далее в реакции IX переаминируется до лизина. Как видно из этой схемы, биосинтез лизина через аминокадипиновую кислоту протекает различными, более длинными и более короткими путями и представляет собой циклический процесс, поскольку все указанные на этой схеме реакции являются обратимыми.

Биосинтез лизина у бактерий происходит другим путем — через α, ϵ -диаминопимелиновую кислоту и осуществляется по схеме:

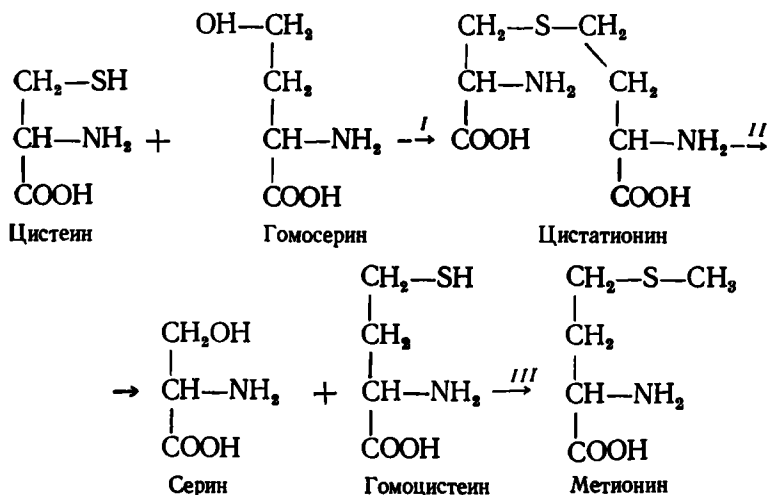




Следовательно, у бактерий первым этапом биосинтеза лизина является реакция конденсации двух молекул аспарагиновой кислоты с пировиноградной кислотой с образованием N-сукцинил- α -амино- ϵ -кетопимелиновой кислоты (реакция I), которая затем переаминируется в реакции II до N-сукцинил- α,ϵ -диаминопимелиновой кислоты. От последней в реакции III отщепляется сукцинильная группа и образуется свободная L,L- α,ϵ -диаминопимелиновая кислота. Она в реакции IV подвергается таутомеризации с образованием мезо- α,ϵ -диаминопимелиновой кислоты, которая декарбоксилируется до лизина (реакция V).

Биосинтез метионина. Биосинтез серосодержащей незаменимой аминокислоты метионина почти не изучен у высших зеленых растений.

Показано, что у микроорганизмов метионин синтезируется следующим образом:



Реакция образования цистатионина (реакция I) конденсацией цистеина с гомосерином требует пиридоксальфосфат в качестве кофермента. В реакции II цистатионин распадается до серина и гомоцистеина, который далее (в реакции III) метилируется различными донорами CH₃-групп, в том числе за счет серина. В этом последнем случае коферментами соответствующих ферментов являются производные фолиевой кислоты и витамина B₁₂.

НЕПРОТЕИНОГЕННЫЕ АМИНОКИСЛОТЫ РАСТЕНИЙ

За последние 20 лет у микроорганизмов и особенно у высших зеленых растений найдено чрезвычайно большое количество новых, главным образом непротеиногенных, аминокислот, т. е. аминокислот, которые у этих организмов были найдены в свободном виде и до сих пор не были обнаружены в составе белков. В настоящее время известно уже более 100 непротеиногенных аминокислот. Рассмотрим некоторые из них, роль которых в азотном обмене более или менее выяснена и которые играют особенно важную роль в аминокислотном обмене растений.

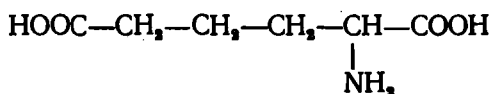
Гомосерин HO—CH₂—CH₂—CH—COOH. Содержится

$$\begin{array}{c}
 | \\
 \text{NH}_2
 \end{array}$$

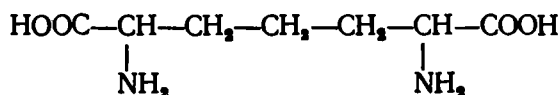
в очень больших количествах в проростках гороха. Эту аминокислоту совершенно не удастся обнаружить в сухих семенах гороха. По мере набухания и прорастания семян ее содержание постепенно увеличивается, достигает максимума, а затем опять снижается так, что во взрослом растении ее

опять-таки не удается обнаружить. Как указывалось выше, гомосерин является промежуточным соединением при биосинтезе треонина, а следовательно, и при биосинтезе изолейцина. Гомосерин является промежуточным соединением также при биосинтезе метионина. В проростках гороха гомосерин может переаминироваться с фенилпировиноградной кислотой при биосинтезе фенилаланина и с пировиноградной кислотой при биосинтезе аланина.

α -Аминоадипиновая кислота (найденная не только в свободном виде, но и в составе белков семян кукурузы) и **α, ϵ -диаминопимелиновая кислота** довольно широко распространены у высших зеленых растений. Уже было указано, что обе эти аминокислоты в настоящее время рассматриваются как возможные предшественники при биосинтезе лизина, причем биосинтез лизина через α -аминоадипиновую кислоту происходит у грибов (дрожжей и плесеней) и, вероятно, у зеленых растений, а путь через α, ϵ -диаминопимелиновую кислоту имеет место у бактерий:

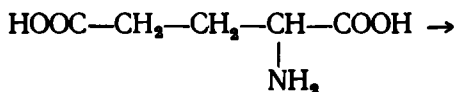


α -Аминоадипиновая кислота



α, ϵ -Диаминопимелиновая кислота

Растения содержат γ -аминомасляную кислоту, играющую очень важную, хотя еще до конца не выясненную, роль в азотном обмене мозга человека и животных. В растениях широко распространен фермент глутаматдекарбоксилаза, под действием которого глутаминовая кислота превращается в γ -аминомасляную кислоту:



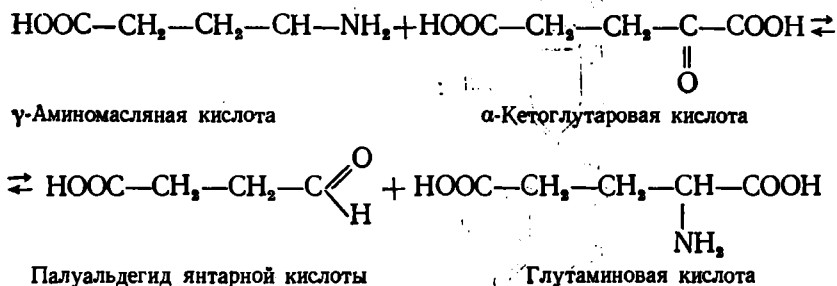
Глутаминовая кислота



γ -Аминомасляная кислота

При увлажнении зерна пшеницы активируется глутаматдекарбоксилаза, в результате действия которой накапливаются значительные количества γ -аминомасляной кислоты. Действие этого фермента резко возрастает после увлажнения зерна выше 14,5%, т. е. влажности, которая является критической влажностью при хранении зерна. γ -Аминомасляная

кислота в азотном обмене растений выполняет, вероятно, разнообразные функции. По мнению О. Варбурга, γ -аминомасляная кислота в растениях может выполнять функцию акцептора при фиксации CO_2 . Показано, что γ -аминомасляная кислота может переаминироваться с некоторыми кетокислотами, в частности с α -кетоглутаровой и пировиноградной кислотами:



В растениях и у дрожжей обнаружена дегидрогеназа палуальдегида янтарной кислоты, которая окисляет его до янтарной кислоты и, таким образом, вовлекает γ -аминомасляную кислоту, а следовательно и глутаминовую кислоту, из которой она образуется, в окислительный обмен через цикл трикарбоновых кислот.

Наконец, γ -аминомасляной кислоте, а точнее — декарбоксилазе глутаминовой кислоты, принадлежит в растениях роль регулятора азотного обмена. Действительно, образование γ -аминомасляной кислоты снижает в клетке количество глутаминовой кислоты, которая является наиболее активным донором аминной группы при биосинтезе вторичных аминокислот из соответствующих кетокислот.

ВТОРИЧНЫЕ ПРЕВРАЩЕНИЯ АМИНОКИСЛОТ

Образование аминокислот в растительном и животном организме может также происходить в результате ферментивного превращения одной аминокислоты в другую. Примером таких превращений является окисление пролина до оксипролина. Подвергаясь дегидрированию и ряду дальнейших превращений, пролин может образовывать орнитин или глутаминовую кислоту (взаимосвязь этих аминокислот видна из схемы, приведенной на рис. 23). При этом необходимо подчеркнуть, что реакции, ведущие от пролина к глутаминовой кислоте и орнитину, обратимы. Таким образом, орнитин может явиться исходным соединением для биосинтеза циклических аминокислот — пролина, оксипролина и их производных.

Другим примером вторичных превращений аминокислот является их декарбоксилирование. Оно катализируется де-

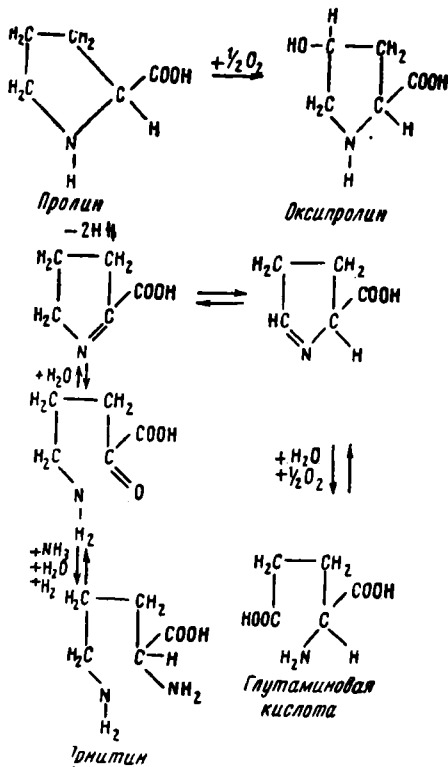
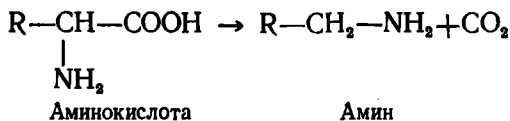
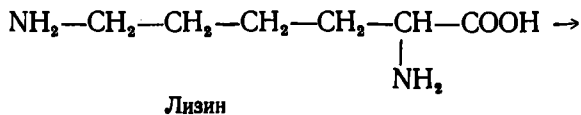


Рис. 23. Взаимосвязь в обмене веществ между пролином, оксипролином, орнитином и глутаминовой кислотой

карбоксилазами аминокислот и протекает в соответствии с уравнением

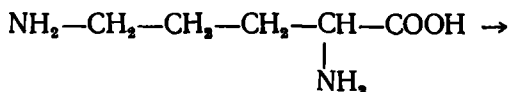


Как уже указано выше, декарбоксилирование глутаминовой кислоты под влиянием глутаматдекарбоксилазы приводит к образованию γ -аминомасляной кислоты. При декарбоксилировании бактериями лизина и орнитина образуются соответствующие амины — кадаверин и путресцин, являющиеся физиологически активными соединениями:





Кадаверин

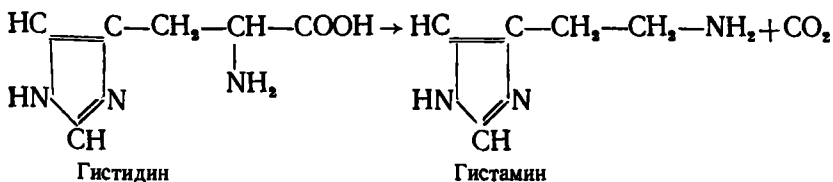


Орнитин



Путресцин

Декарбоксилирование циклической аминокислоты гистидина приводит к образованию гистамина, который обладает высокой физиологической активностью — он в ничтожных концентрациях расширяет кровеносные сосуды:



Гистидин

Гистамин

Декарбоксилазы аминокислот найдены в растениях, животных и у микроорганизмов. Как и в аминотрансферазах, в декарбоксилазах аминокислот коферментом является пиридоксальфосфат, т. е. производное витамина В₆. Декарбоксилирование аминокислот играет, по-видимому, важную роль в обмене веществ у грибов и высших растений. Образующиеся в результате декарбоксилирования амины найдены во многих растениях. Так, например, путресцин и кадаверин найдены в рожках спорыньи, грибах боровиках и мухоморе, в растениях белены, белладонне и дурмане. В дрожжевом экстракте, в спорынье, в томатах и шпинате найден другой физиологически активный амин — гистамин.

Амины, образующиеся при декарбоксилировании аминокислот, в растениях могут снова вовлекаться в обмен веществ и использоваться в качестве строительного материала при биосинтезе различных соединений. По-видимому, особенно легко амины используются растениями для биосинтеза алкалоидов.

РОЛЬ АМИНОКИСЛОТ В БИОСИНТЕЗЕ АЛКАЛОИДОВ

Алкалоиды, содержащиеся во многих растениях, относятся к числу азотистых гетероциклических соединений. Алкалоиды являются физиологически очень активными соединениями, оказывающими сильное действие на животный организм; многие из них ядовиты. В малых дозах они оказывают возбуждающее действие, а в больших — угнетающее. Так, например, кокаин, широко используемый в медицине в качестве

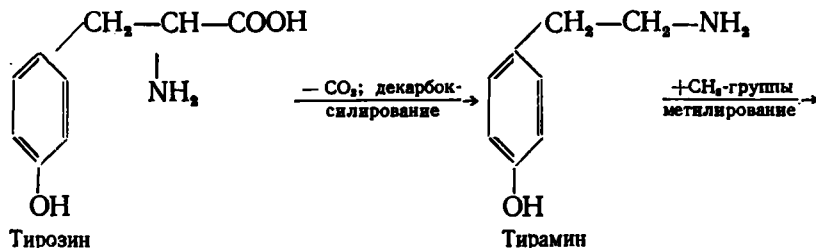
местного обезболивающего средства, действует на чувствительные окончания периферической нервной системы, кураре (содержащийся в соке некоторых южноамериканских растений) — на двигательные окончания нервной системы и потому вызывает паралич. Содержащийся в млечном соке мака морфин влияет на центральную нервную систему, вызывая сон. Содержащийся в табаке никотин также действует на центральную и периферическую нервную системы. В белладонне содержится атропин, который оказывает сильное действие на моторные нервы глаза, вызывая расширение зрачка.

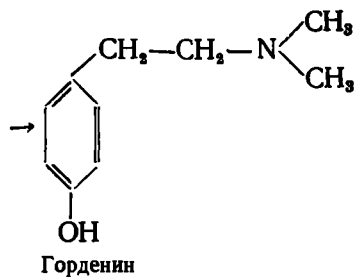
По своему химическому строению алкалоиды очень разнообразны. Они играют существенную роль в азотном обмене растений, в которых они образуются. Так, никотин совершенно отсутствует в семенах табака и начинает образовываться уже на первых этапах прорастания семян. С другой стороны, созревание семян табака и накопление в них белка приводят к исчезновению в семенах никотина. Установлена также тесная связь между интенсивностью роста растения табака и его азотным питанием, с одной стороны, и образованием в растении никотина — с другой. Работами А. А. Шмука, К. Мотеса, Р. Даусона и Г. С. Ильина, проведенными с помощью методов прививок, установлена важнейшая роль корневой системы при биосинтезе алкалоидов.

Многими исследователями показано, что биосинтез алкалоидов в растениях усиливается при введении в них аминокислот, например аргинина или продуктов его превращения. При введении пролина в растение махорки усиливается синтез никотина. При подкормке этих растений орнитинем, меченным радиоактивным углеродом C^{14} , значительная часть C^{14} обнаруживается в пирролидиновом кольце никотина.

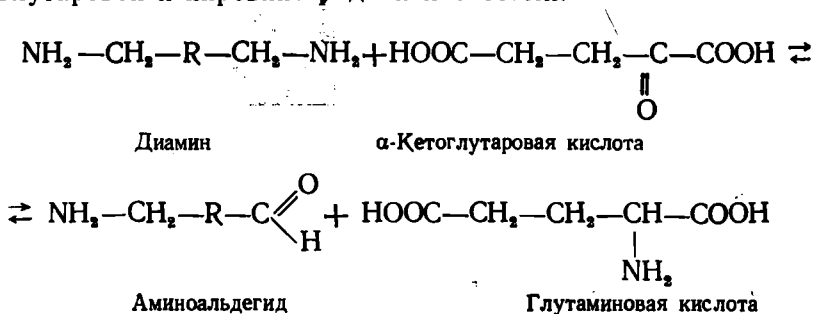
При биосинтезе алкалоидов значительную роль играют реакции декарбоксилирования аминокислот, приводящие к образованию аминов. Именно амины, вероятно, и являются исходными соединениями при биосинтезе алкалоидов, подвергаясь при этом циклизации с образованием характерных для алкалоидов азотистых гетероциклов.

Хорошим примером превращения амина в алкалоид является биосинтез содержащегося в ячменном солоде алкалоида горденина из тирамина:





К. Хассе и Г. Шмид показали, что при биосинтезе пирролидиновых и пиперидиновых алкалоидов в проростках гороха и в листьях табака и в растении кока принимает участие реакция ферментивного переаминирования диаминов с α -кетоглутаровой и пировиноградной кислотами:



Образующиеся в этих реакциях аминоальдегиды далее циклизуются, а затем, присоединяя молекулу ацетоуксусной или ацетондикрбонной кислоты, превращаются в соответствующие алкалоиды.

БИОСИНТЕЗ БЕЛКА И НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ В РАСТЕНИЯХ

Образующиеся как первичным, так и вторичным путем аминокислоты и амиды являются тем строительным материалом, из которого растение строит самые разнообразные белки.

Биосинтез белка в клетке теснейшим образом связан с обменом нуклеиновых кислот. Еще В. И. Палладию установил, что имеется прямая связь между содержанием в ткани нуклеопротеидов и интенсивностью синтеза в ней белков. Эти наблюдения были подтверждены и развиты работами других исследователей, которые на самых различных организмах показали, что интенсивность синтеза белка в клетках теснейшим образом связана с содержанием в них рибонуклеиновой кислоты (РНК).

Именно поэтому s-РНК и получила второе название — «транспортная» РНК.

Рибосомы (рис. 25) представляют собой очень мелкие структуры цитоплазмы, в которых и происходит собственно процесс биосинтеза белка. Рибосомы имеют приблизительно сферическую форму; диаметр их 0,15—0,35 мк. Рибосомы состоят из приблизительно равных количеств белка и высокомолекулярной РНК (ее молекулярный вес от 390 000 до 1 340 000). Целостность структуры рибосомальной РНК совершенно необходима для осуществления биосинтеза белка. Нарушение этой структуры без видимого в электронном микроскопе нарушения самой рибосомы (так называемая «скрытая деградация рибосом») приводит к прекращению биосинтеза белка. В составе рибосом найдены свыше 20 белков основного характера и различные ферменты. В табл. 13 приведены данные по составу оснований РНК рибосом разных растений.

Таблица 13

Состав оснований РНК рибосом из различных растений (моль) на 100 г рибосом

Основания	Источник рибосом		
	корни кукурузы	стебли гороха	листья клевера
Аденин	21,6±0,1	24,00±2,0	23,8
Гуанин	33,4±0,5	31,4±1,1	33,1
Цитозин	25,2±0,1	22,3±0,7	21,1
Урацил	19,8±0,4	22,0±1,4	22,0

В настоящее время показано, что рибосомы при биосинтезе белка объединяются в комплексы, состоящие из нескольких рибосом. Важно отметить, что рибосомы содержатся не только в цитоплазме клеток, но и в ядрах клеток и в хлоропластах, где также происходит синтез белка. Н. М. Сисакяну и М. С. Одиной удалось выделить из хлоропластов растений *Chenopodium album* и *Cli, via miniata* рибосомы, которые ничем не отличались от цитоплазматических рибосом из листьев тех же растений, а также рибосом других организмов. Из хлоропластов листьев китайской капусты *Brassica pekinensis* выделены полирибосомы, состоящие из мономерных рибосом. Количество полирибосом хлоропластов увеличивалось при освещении растений, поэтому становятся понятными данные, полученные Н. М. Сисакяном с сотрудниками, которые показали, что в зеленых листьях значительная часть белка синтезируется именно

в хлоропластах. Б. Партиром установлено, что у растений биосинтез белка может энергично происходить также в митохондриях.

Наряду с «нагруженной» активированной аминокислотой транспортной РНК к рибосомам при биосинтезе белка направляется «информационная» РНК, иначе называемая «РНК-посредник» или «месенджер-РНК» (*м*-РНК). Это название обусловлено тем, что информационная РНК осуществляет передачу «информации» (кода или шифра), зашифрованной в структуре ДНК ядра и обеспечивающей первичную структуру синтезируемого белка, т. е. обеспечивающей характерную для данного белка последовательность аминокислотных остатков в полипептидной цепи.

Информационная РНК составляет очень небольшую часть от всего количества РНК, содержащегося в клетке. Она обладает исключительно высокой скоростью обмена — очень быстро синтезируется и очень быстро разрушается в клетке.

Итак, в рибосому поступают информационная РНК и комплекс активированных аминокислот с транспортной РНК. Информационная РНК «укладывается» на рибосоме. Вокруг нее, напротив соответствующих нуклеотидных триплетов, «выстраиваются» в соответствии с РНК-аминокислотным кодом (см. табл. 14) активированные аминокислоты. Они соединяются между собой пептидными связями в полипептидную цепочку, которая «слушивается» с рибосомы в виде готовой молекулы белка. Освобожденная от активированных аминокислот транспортная РНК «отправляется» в цитоплазму за новой порцией аминокислот. Такой механизм биосинтеза белка в рибосоме иллюстрируется схемой, приведенной на рис. 26.

В биосинтезе белка участвует не отдельная рибосома, а связанный в цепочку комплекс из нескольких рибосом. Отдельные рибосомы скреплены между собой таким образом, что они, как бусы, нанизаны на цепочку информационной РНК. При биосинтезе белка от этой цепочки последовательно отделяются отдельные рибосомы, начиная с ее конца. Отделяющиеся рибосомы несут на себе завершенную в своем биосинтезе полипептидную цепочку. Освобождение таких «нагруженных» синтезированным белком рибосом происходит поочередно и ступенчато по мере завершения синтеза белка в каждой из рибосом, последовательно расположенных на нити информационной РНК. Следовательно, синтез белка происходит по типу печатающего механизма, т. е. тогда, когда цепочка информационной РНК движется через сидящие на ней рибосомы. При этом происходит последовательное наращивание полипептидной цепи на каждой из рибосом.

Из всего изложенного следует, что специфичность биосинтеза белка, т. е. последовательность аминокислотных остат-

ков в синтезируемом в рибосомах белке (первичная структура белка), определяется не природой рибосом и рибосомальной РНК, а именно последовательностью нуклеотидных триплетов в информационной РНК. Действительно, при инкубации смеси аминокислот, необходимых ферментов и рибосом

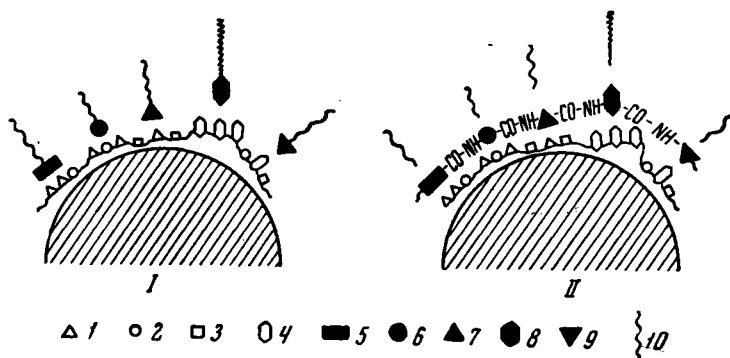


Рис. 26. Схема биосинтеза белка на рибосоме: *I* — на рибосоме (заштриховано) уложена нить информационной РНК. Напротив ее нуклеотидных триплетов «выстраиваются» соответствующие активированные аминокислоты, находящиеся в комплексе с молекулами соответствующей данной аминокислоте транспортной РНК; *II* — аминокислоты соединяются пептидными связями в полипептидную цепочку, а молекула транспортной РНК освобождается: 1 — цитозин, 2 — гуанин, 3 — аденин, 4 — урацил, 5 — аланин, 6 — аргинин, 7 — аспарагин, 8 — фенилаланин, 9 — аспарагиновая кислота, 10 — волнистая линия указывает соответствующие данной аминокислоте молекулы транспортной РНК

из клеток одного организма и информационной РНК из клеток другого организма синтезируется белок, первичная структура которого свойственна тому организму, из клеток которого была извлечена информационная РНК. В таких опытах, в которых информационная РНК была заменена синтетическим полирибонуклеотидом, синтезируются соответствующие полипептиды. В проведенных впервые в 1961 г. опытах М. Ниренберга при использовании полиуридиловой кислоты синтезировался из смеси аминокислот только полифенилаланин, т. е. полипептид, состоящий только из остатков фенилаланина. Используя различные синтетические полинуклеотиды в качестве «матрицы», М. Ниренберг и особенно успешно С. Очоа с сотрудниками определили тот РНК-аминокислотный код, который приведен в табл. 14.

Каким же образом образуется молекула информационной РНК? Откуда она черпает информацию, необходимую для биосинтеза того или иного специального белка со строго присущей данному белку первичной структурой? Другими слова-

РНК-аминокислотный код (по Бернфельду и Ниренбергу)

Обозначения: У—уридилловый нуклеотид, Ц—цидидилловый нуклеотид, Г—гуаниловый нуклеотид, А—адениловый нуклеотид, р—остаток фосфорной кислоты, присоединенный в положении 5' к правому концевому нуклеотиду и в положении 3' (или 2')—к левому концевому нуклеотиду

Аминокислота—	Последовательность нуклеотидных триплетов
Аланин	ГрЦрУ; ГрЦрЦ
Аргинин	ЦрГрУ; ЦрГрЦ; ЦрГр ² А; АрГрА
Аспарагин	АрАрУ; АрАрЦ
Аспарагиновая и глутаминовая кислоты ¹	ГрАрУ; ГрАрЦ; АрГрУ; Ар АрГрЦ
Цистеин	УрГрУ; УрГрЦ
Глицин	ГрГрУ; ГрГрЦ; ГрГр А
Гистидин	ЦрАрУ; ЦрАрЦ
Изолейцин	АрУрУ; АрУрЦ; АрУрА
Лейцин	ЦрУрУ; ЦрУрЦ; УрУрГ; ЦрУрГ
Лизин	АрАрА
Фенилаланин	УрУр; УУрУрЦ
Пролин	ЦрЦрУ ³ ; ЦрЦрЦ
Серин	УрЦрУ; УрЦрЦ; УрЦрГ
Треонин	АрЦрУ; АрЦрЦ; АрЦрА
Тирозин	УрАрУ; УрАрЦ
Валин	ГрУрУ; ГрУрЦ

¹ Не получено экспериментальных данных, которые позволили бы пр вести различия между нуклеотидными триплетами для аспарагиновой и глутаминовой кислот.

² Положение среднего нуклеотида не выяснено.

³ Последовательность нуклеотидов установлена очень точно.

ми, что определяет последовательность нуклеотидных триплетов в молекуле информационной РНК?

Оказалось, что план строения белка зашифрован в структуре дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) ядра и обусловлен последовательностью расположения пуриновых и пиримидиновых оснований в полинуклеотидной цепочке ДНК. Поскольку специфическое расположение пуриновых и пиримидиновых оснований в ДНК ядра характерно для данного биологического вида и передается из поколения в поколение, то и последовательность аминокислот в белках наследуется и определяется структурой («кодом») ДНК. Код является триплетным, т. е. три расположенных рядом нуклеотида в составе полинуклеотидной цепи ДНК шифруют одну из 20 входящих в состав белка аминокислот. Поскольку в составе ДНК содержится четыре различных нуклеотида, то различных их комбинаций по три нуклеотида в составе триплетного

кода с избытком хватает для шифровки 20 аминокислот, входящих в состав белка.

Первый этап передачи кода (шифра) от ДНК заключается в том, что, как это показано на рис. 27, ее молекула, состоящая из двух спирально перевитых друг с другом и соединенных водородными связями полинуклеотидных цепочек (рис. 27, положение 1), расплетается на две цепочки (положение 2). Затем содержащиеся в клетках свободные аденозинтрифосфат (АТФ), цитидинтрифосфат (ЦТФ), уридинтрифосфат (УТФ) и гуанозинтрифосфат (ГТФ) подходят к соответствующим им (но не тем же самым) азотным основаниям в составе ДНК и соединяются с ними водородными связями. При этом напротив тимина ДНК всегда «выстраивается» АТФ, соединяясь водородной связью с аденином АТФ, напротив гуанина ДНК «выстраивается» ЦТФ, напротив аденина ДНК — УТФ, напротив аденина ДНК — УТФ и напротив цитозина ДНК — ГТФ (положение 3 на рис. 27). Затем под влиянием фермента полимеразы (другое, более современное его название — ДНК-нуклеотидтрансфераза) «выстроенные» мононуклеотиды соединяются друг с другом в полинуклеотид, образуя молекулу информационной РНК и освобождая неорганический фосфат из каждой реагирующей молекулы мононуклеотида (положение 4 на рис. 27). Затем разрываются водородные связи между основаниями нуклеотидов, удерживающие молекулу образованной информационной РНК около молекулы матричной ДНК (положение 5 на рис. 27), и освободившаяся в результате этого молекула информационной РНК направляется к рибосоме.

Таким образом, последовательность нуклеотидов в синтезированной молекуле информационной РНК определена последовательностью нуклеотидов в молекуле ДНК-матрицы (ДНК-штампа) и точно соответствует (является зеркальным отражением) последовательности нуклеотидов во второй цепочке ДНК, освободившейся при расплетании частиц молекулы ДНК.

Следовательно, имеющаяся в настоящее время совокупность данных свидетельствует, что биосинтез белка осуществляется в рибосомах, являющихся как бы «фабрикой» белка в клетке. В рибосому с помощью информационной РНК передается от ядерной ДНК «приказ» о том, какой именно белок должен быть в данный момент синтезирован клеткой из активированных аминокислот, которые приносятся в рибосому транспортной РНК. Характер синтезируемого белка определяется тем, в каком именно участке расплетаются цепи ДНК, т. е. определяется последовательностью триплетов нуклеотидов в расплетающемся участке ДНК. Такой расплетающийся участок ДНК назван цистроном, и именно он определяет биохимическую специфику организма, т. е. передачу

из поколения в поколение соответствующего данному виду характера обмена веществ.

На рис. 28 показана общая схема биосинтеза белка в рибосомах.

Информация для синтеза белка у большинства организмов закодирована в структуре ДНК в клеточном ядре (1), которая управляет образованием молекулы информационной РНК (2), содержащей ту же информацию. Информационная РНК переносит информацию к рибосомам (3), где нити РНК укладываются как «шаблон» или «матрица» (4). Тем временем аминокислота (5) активируется специальным ферментом (6), и активированная аминокислота (7) присоединяется к нитям специфического РНК-переносчика (8), и комплекс (9) следует к рибосоме (4), где присоединяется к соответствующему месту на матричной РНК в соответствии с кодом. Затем аминокислоты сцепляются (10), образуя полипептидную цепочку, которая «слущивается» с рибосомы в качестве синтезированного белка (11).

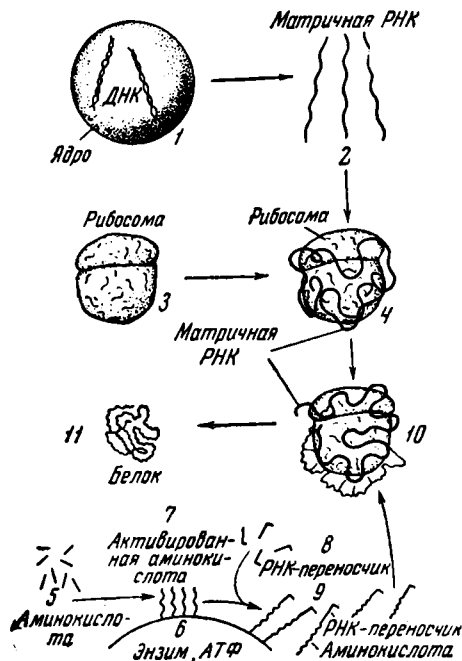


Рис. 28. Схема биосинтеза белка (пояснения в тексте)

Указанным выше путем биосинтез белка осуществляется у большинства организмов: микроорганизмов, растений и животных. Однако у многих вирусов, как, например, у вируса

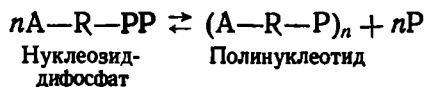
Рис. 27. Схема биосинтеза информационной РНК:
 1 — схема молекулы ДНК; 2 — «расплетающаяся» часть молекулы ДНК; 3 — одна из полинуклеотидных цепей ДНК с «выстраивающимися» против нее в соответствующих местах против пуриновых или пиримидиновых оснований АТФ, УТФ, ЦТФ и ГТФ; 4 — комплекс полинуклеотидной цепочки-матрицы ДНК с образовавшейся на ней полинуклеотидной цепочкой информационной РНК; 5 — «расплетающийся» комплекс; цепь РНК сходит с матрицы; А — аденин, Г — гуанин, Т — тимин, У — урацил, Ц — цитозин

табачной мозаики, информация, направляющая первичную структуру синтезируемого вирусом белка, определяется структурой и последовательностью нуклеотидных триплетов в молекуле РНК вируса.

В заключение следует отметить, что разработка матричной теории биосинтеза белка и РНК-аминокислотного кода явилась величайшим достижением не только биохимии, но и всего естествознания XX в. Это открытие по своим последствиям для биологии можно смело приравнять к открытию деления ядра для физики. Разработка РНК-аминокислотного кода имеет не только огромное теоретическое значение, но и несомненно в ближайшем будущем позволит управлять таким важнейшим биохимическим процессом, каким является биосинтез белка в организме, т. е. позволит проводить направленный биосинтез белка.

Необходимо подчеркнуть, что если синтез белков протекает при участии нуклеиновых кислот, то сами нуклеиновые кислоты, в свою очередь, синтезируются благодаря каталитическому действию специфических белков — ферментов.

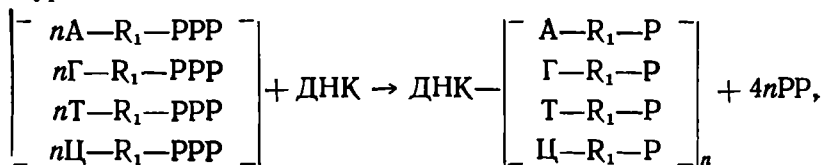
С. Очоа с сотрудниками выделил из бактерий фермент полинуклеотидфосфорилазу, катализирующий в присутствии Mg^{2+} синтез РНК-полинуклеотидов из нуклеозиддифосфатов в соответствии с уравнением:



В этом уравнении А обозначает пуриновое или пиримидиновое основание (аденин, гуанин, урацил или цитозин), R — рибозу, Р — ортофосфорную кислоту, а PP — остаток пирофосфорной кислоты. Этот же фермент катализирует синтез и неприродных полинуклеотидов. Так, из АДФ синтезируется полиадениловая кислота, из УДФ — полиуридиловая кислота и т. д. Как указывалось выше, использование таких синтетических полинуклеотидов в качестве информационной РНК и привело к открытию РНК-аминокислотного кода биосинтеза белка. Фермент для своего действия требует «затравку» в виде олигорибонуклеотида или низкомолекулярного полирибонуклеотида, «пристраивая» к ним нуклеотид и удлиняя, таким образом, цепочку полинуклеотида. Простетической (активной) группой этого фермента является олигонуклеотид, прочно связанный с белком и содержащий гуаниловую, уридиловую, адениловую и цитидиловую кислоты.

Почти таким же образом происходит биосинтез ДНК. А. Корнберг из клеток кишечной палочки *Escherichia coli* выделил фермент полимеразу (по современной номенклатуре его называют ДНК-нуклеозидтрансферазу). В отличие от синтеза РНК, исходными соединениями при биосинтезе ДНК

являются нуклеозидтрифосфаты, а не нуклеозиддифосфаты. Реакция происходит только в том случае, если в реакционной смеси присутствуют все четыре дезокси-нуклеотида (дезокситимидинтрифосфат, дезоксигуанозинтрифосфат, дезоксиаденозинтрифосфат и дезоксицитидинтрифосфат), Mg^{2+} и «затравка» в виде небольшого количества молекул высокополимерной ДНК. В этом случае затравочная молекула ДНК служит не цепочкой, к которой «пристраивается» дезокси-нуклеотид, удлиняя цепочку, а матрицей, направляющей синтез ДНК строго специфическим образом, подобно тому, как это происходит при биосинтезе информационной РНК (см. выше). Синтез ДНК протекает, таким образом, в соответствии с уравнением:



где А обозначает аденин, Г — гуанин, Т — тимин и Ц — цитозин, R_1 — дезоксирибозу, PPP — три остатка фосфорной кислоты, а PP — пиродифосфорную кислоту. ДНК, синтезированная под действием полимеразы А. Корнберга, имеет молекулярный вес до 6 000 000 и по физико-химическим свойствам и нуклеотидному составу ничем не отличается от свойств и состава исходной ДНК, использованной в очень небольших количествах в качестве «затравки» при этом синтезе.

Таким образом, самые разнообразные экспериментальные данные, накопленные наукой за последние годы, указывают на то, что в живой клетке биосинтез белка неразрывно связан с процессом биосинтеза нуклеиновых кислот, а этот последний процесс, в свою очередь, связан с биосинтезом и становлением ферментативных свойств белка.

ОБМЕН АЗОТА В РАСТИТЕЛЬНОМ ОРГАНИЗМЕ КАК ЦЕЛОМ

Азотный обмен при прорастании семян. При прорастании семян и последующем росте ростка и корней происходит значительное изменение в составе азотистых соединений семени. Наиболее существенными изменениями являются распад белков и нуклеиновых кислот в эндосперме или семядолях и как следствие этого появление значительных количеств свободных аминокислот и амидов, с одной стороны, и с другой — синтез новых белков и нуклеиновых кислот в растущих частях проростка (рис. 29).

В других растениях, в которых не происходит такого значительного накопления аспарагина, при распаде белка семядолей или эндосперма отмечается еще большее увеличение

содержания свободных аминокислот и накопление другого амида — глутамина. Распад белка в прорастающих семенах происходит благодаря действию протеолитических ферментов, активность которых в прорастающих семенах, как это показали А. Н. Бах и А. И. Опарин, резко возрастает. Одновременно с распадом белка в прорастающих семенах расщепляются и нуклеиновые кислоты, количество которых при этом

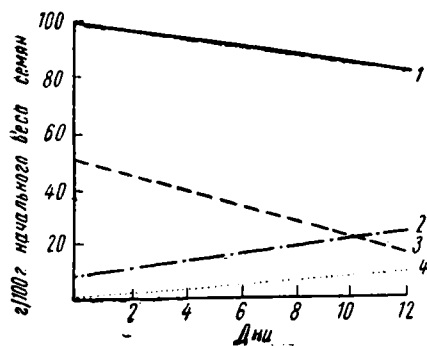


Рис. 29. Изменение содержания белка, свободных аминокислот и аспарагина при прорастании семян люпина в темноте в течение 12 дней: 1 — общий вес семян; 2 — свободные аминокислоты; 3 — белок; 4 — аспарагин

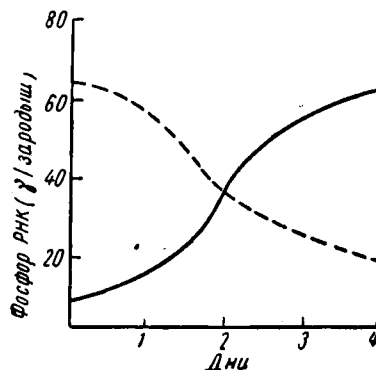


Рис. 30. Изменение содержания РНК в семядолях и ростках прорастающих семян вьюны *Vigna sesquipedalis*: пунктирная линия — росток, сплошная линия — семядоли

резко увеличивается в ростке (рис. 30). Распад нуклеиновых кислот осуществляется под действием соответствующих ферментов: РНК-азы, ДНК-азы, полинуклеотидфосфорилазы.

Помимо распада белка и нуклеиновых кислот в семядолях и эндосперме прорастающих семян происходят также и синтетические процессы. В семенах люпина накапливается очень много аспарагина; в семядолях и эндосперме других прорастающих семян накапливаются значительные количества глутамина; в семядолях прорастающих семян гороха накапливаются очень большие количества непротеиногенной аминокислоты гомосерина.

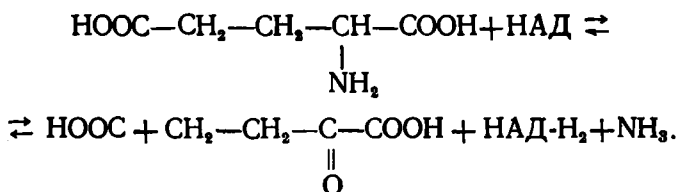
Передвижение соединений азота по органам растений. Образующиеся при прорастании семян в результате распада белков и нуклеиновых кислот низкомолекулярные соединения азота (аминокислоты, амиды, пептиды, нуклеотиды и нуклеозиды) перетекают в ростки и в растущие корни. Необходимо подчеркнуть ведущую роль амидов в этом процессе: амиды, особенно глутамин, являются чрезвычайно активными формами передвижения азота.

Поглощенные корнями неорганические соединения азота передвигаются в вегетативные части в довольно сильно из-

мененном виде. Поглощенные нитраты уже в корнях частично восстанавливаются до аммиака; в корнях в значительной мере происходит усвоение NH_4^+ и образование аминокислот и амидов, которые затем передвигаются в надземные органы и потому обнаруживаются в составе пасоки растений. В пасоке было обнаружено также небольшое количество белка.

Превращение соединений азота в растущих органах растений. Поступившие в растущие органы растений аминокислоты и продукты распада нуклеиновых кислот подвергаются разнообразным превращениям. Однако в растущих листьях и корнях растений ведущим процессом является биосинтез белка и нуклеиновых кислот, связанный с ростом и развитием растения.

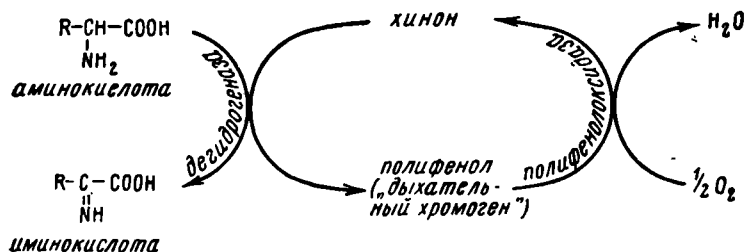
Помимо участия в биосинтезе белка аминокислоты подвергаются и другим превращениям. Одним из важных путей превращения аминокислот являются процессы их окислительного дезаминирования, приводящие к образованию соответствующих кетокислот и NH_4^+ . Дезаминирование аминокислот осуществляется путем обратимого действия дегидрогеназ, которые, как уже указывалось, катализируют не только синтез, но и распад аминокислот. При дезаминировании глутаминовой кислоты при участии глутаматдегидрогеназы образуется α -кетоглутаровая кислота в соответствии с уравнением:



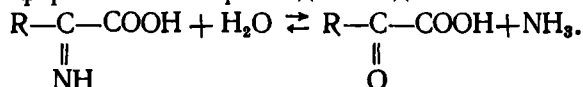
Дезаминирование аминокислот у зеленых растений происходит особенно энергично в прорастающих семенах и в молодых, растущих тканях, обладающих чрезвычайно интенсивным обменом веществ. В проростках злаковых и бобовых растений, а также в клубнях картофеля наиболее интенсивно дезаминируются глутаминовая и аспарагиновая кислоты, причем доказано, что при дезаминировании глутаминовой кислоты образуется именно α -кетоглутаровая кислота. В цветах тыквы и многих растений сем. розоцветных также найдены ферменты, катализирующие дезаминирование аминокислот, причем в этих частях растений особенно интенсивно расщепляется глицин.

Большую роль при дезаминировании аминокислот у растений играют «дыхательные хромогены» В. И. Палладина и

окисляющая их полифенолоксидаза. Поскольку эти дыхательные хромогены сами являются полифенолами, то дезаминирование аминокислот у растений можно выразить следующей схемой:



Следовательно, отнятый соответствующей дегидрогеназой от аминокислоты водород передается хинону, который при этом восстанавливается до полифенола, а аминокислота окисляется до иминокислоты. Полифенол окисляется за счет O_2 воздуха при участии полифенолоксидазы до хинона, а иминокислота неферментативно распадается до кетокислоты и NH_3 :



Примером такого дыхательного хромогена является хлорогеновая кислота. Ее участие в окислительном дезаминировании аминокислот у растений показано работами А. И. Опарина, а также В. Л. Кретовича и Ж. В. Успенской. Образующийся в результате дезаминирования аминокислот NH_3 реутилизируется, принимая участие в биосинтезе других аминокислот или амидов, а также в орнитиновом цикле и в других процессах, описанных выше.

Образующиеся кетокислоты используются для самых разнообразных процессов, в том числе окисляются в цикле трикарбоновых кислот, освобождая энергию, необходимую клетке для синтетических процессов и для процессов жизнедеятельности. Именно роль аминокислот как субстратов дыхания объясняет тот факт, что, как показал Д. Н. Прянишников, подкормка глюкозой голодающих проростков lupina снижает в них накопление свободного NH_4^+ и увеличивает синтез аспарагина — в этом случае субстратом дыхания служит глюкоза, а освобождающаяся при протеолизе белков аспарагиновая кислота амидируется до аспарагина, а не «сжигается» в процессе дыхания.

Обмен азота в листьях. Азотный обмен в листьях имеет ту особенность, что на него очень существенно влияет процесс фотосинтеза. Выше было указано, что в процессе фотосинтеза образуется АТФ в результате фотосинтетического фосфо-

рилирования и восстановленная форма ферредоксина. Последняя является донором водорода для восстановительного аминирования кетокислот, а АТФ — специфическим источником энергии для амидирования дикарбоновых аминокислот до соответствующих амидов. Кроме того, в процессе фотосинтеза образуются безазотистые предшественники аминокислот. Именно этим объясняется активирующее влияние света на восстановление нитратов и нитритов и на биосинтез амидов при введении солей аммония в зеленые части проростков многих растений. В хлоропластах происходит интенсивный синтез белка, обусловленный наличием в хлоропластах рибосом.

Обмен азота в созревающих семенах. При созревании семян происходят процессы, обратные тем, которые имеют место при прорастании семян, т. е. в первую очередь происходит интенсивный синтез белка и других высокомолекулярных соединений.

Рассмотрим эти вопросы на примере созревания зерна пшеницы. При созревании зерна пшеницы в нем уже на ранних стадиях созревания происходит постепенное накопление белкового азота за счет убыли небелковых азотистых соединений — аминокислот и амидов, несмотря на то, что и в этом периоде созревания в зерно продолжают интенсивно поступать аминокислоты и амиды из зеленых листьев. Синтез белка сопровождается снижением содержания свободных аминокислот (рис. 31).

По мере роста растения пшеницы содержание общего азота в целом растении увеличивается до начала стадии выхода в трубку, а затем общее содержание азота остается постоянным. Однако с этого момента начинается резкое перераспределение накопленного азота — вегетативные части растения отдают азот на формирование колоса (рис. 32).

Синтез белка в созревающем колосе пшеницы протекает наиболее интенсивно в начальный период созревания, достигая максимума к концу молочной — началу восковой спелости зерна.

В дальнейшем суточный прирост белкового азота снижается, и в фазе восковой спелости синтез белка практически прекращается (табл. 15).

Как показали исследования А. Б. Вакара, преобладающий белковый комплекс пшеничного зерна — клейковина, определяющая хлебопекарные качества пшеничной муки, формируется уже на ранних фазах созревания зерна.

В созревающем зерне пшеницы отмечается не только синтез белка из готовых аминокислот, но и синтез самих аминокислот из их безазотистых предшественников. Так, имеются наблюдения, что в созревающем колосе пшеницы происходит синтез глутаминовой кислоты из α -кетоглутаровой кислоты,

синтез аланина из пировиноградной кислоты и синтез аспарагиновой кислоты из щавелевоуксусной кислоты. В созревающем зерне пшеницы происходит также биосинтез незаменимых кислот, Так, В. Л. Кретович и Ж. В. Успенская установили, что в колосьях пшеницы происходит интенсивный синтез фенилаланина из фенилпировиноградной кислоты, а

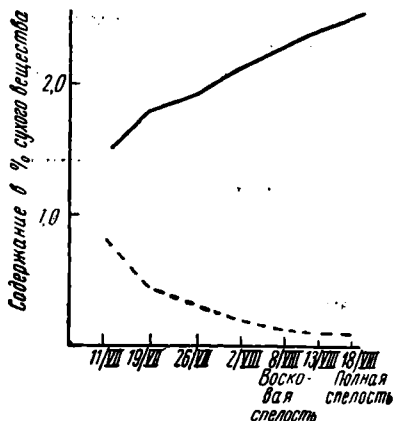


Рис. 31. Изменение содержания азотистых веществ в созревающем зерне пшеницы: пунктирная линия — азот белков, сплошная линия — азот аминокислот

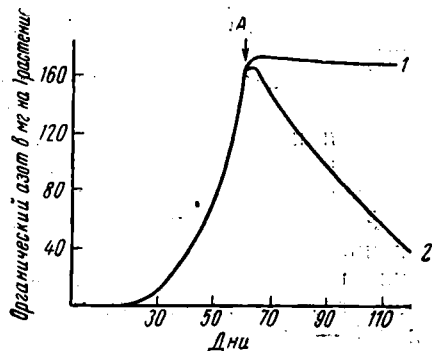


Рис. 32. Изменение содержания азота в растении пшеницы: 1 — целое растение; 2 — вегетативные части; А — начало выхода в трубку

Таблица 15

Накопление белковых веществ в созревающем зерне пшеницы

Фазы созревания	Относительные размеры зерна	Влажность, %	Сухой вес 1000 зерен, г	Азот, г на 1000 зерен	
				общая	белковый
Начало формирования зерна	1/4 — 1/2 нормального	72,2	2,12	60,8	35,0
Зеленая спелость	1/2 — 3/4 нормального	72,4	7,89	193,3	118,4
Начало молочной спелости	почти нормальное	70,1	10,99	234,1	158,3
Середина молочной спелости	нормальное	63,7	19,00	442,7	330,6
Поздняя молочная спелость	То же	50,3	33,42	701,8	558,2
Восковая спелость	» »	40,5	43,50	978,8	904,8

В. Л. Кретович и З. С. Каган обнаружили в созревающих колосьях пшеницы синтез валина и изолейцина из кетоаналогов этих аминокислот. В. Л. Кретовичем и О. Л. Поляновским показано, что в созревающем зерне пшеницы происходит также биосинтез незаменимой аминокислоты триптофана из его кетоаналога — индолилпировиноградной кислоты.

При созревании семян богатых белком бобовых растений (например, гороха) биосинтез белка протекает еще более энергично, чем в созревающем зерне пшеницы.

ВЗАИМОСВЯЗЬ БЕЛКОВОГО, УГЛЕВОДНОГО И ЖИРОВОГО ОБМЕНОВ У РАСТЕНИЙ. ВЛИЯНИЕ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ НА АЗОТНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

Отдельные процессы обмена веществ в организме, отдельные стороны обмена веществ (обмен белков, углеводов, жиров, витаминов, минеральных солей) теснейшим образом связаны друг с другом. Существование организма немислимо без этой взаимосвязи отдельных сторон обмена веществ, направленной на самообновление и самосохранение организма как целого.

Ведущая роль в обмене веществ принадлежит белковым соединениям. Это положение, очень четко сформулированное Ф. Энгельсом, подтверждается всем огромным экспериментальным материалом, добытым биохимией. Белковые вещества составляют основу всех протоплазмных структур организма. Белки, будучи основной частью ферментов, этих биологических катализаторов, определяют скорость, направление и сопряженность отдельных реакций обмена веществ.

Ведущая роль белка в явлениях жизни связана с исключительным богатством и разнообразием его химических функций, с исключительной способностью белка к разнообразным превращениям и к взаимодействию с простыми и сложными веществами, входящими в состав протоплазмы. Именно благодаря своим огромным химическим возможностям белки стоят в центре обмена веществ. Они в течение всей жизни организма подвергаются разнообразным химическим изменениям и превращениям и вовлекают в этот круговорот и другие составные части живой материи.

Взаимосвязь и сопряженность различных сторон обмена веществ можно проиллюстрировать многочисленными примерами.

Так, например, при использовании меченых атомов, в частности тяжелого изотопа N^{15} , можно обнаружить непрерывное изменение и самообновление белков протоплазмы растительных клеток, т. е. можно обнаружить непрерывно идущие процессы ассимиляции и диссимиляции. Окислительно-восста-

новительные процессы, лежащие в основе брожения и дыхания, теснейшим образом связаны с обменом белков и аминокислот. В самом деле, пировиноградная кислота, лежащая в основе реакций брожения и дыхания, подвергаясь в растительной клетке восстановительному аминированию или переаминированию, превращается в аланин. Аланин, подвергаясь различным превращениям, дает начало новым аминокислотам. Обмен белков тесно связан также с жировым обменом. Действительно, содержание жира в семенах масличных культур зависит от их азотного питания. Образующийся из пировиноградной кислоты фосфоглицериновый альдегид является исходным соединением при биосинтезе глицерина, а образующаяся в результате декарбоксилирования пировиноградной кислоты уксусная кислота (точнее, ацетил-КоА) является основной при биосинтезе высокомолекулярных жирных кислот, каучука, терпенов и стеролов. Таким образом, уже из этих данных становится очевидной взаимосвязь между дыханием и брожением, обменом аминокислот белков и жиров (рис. 33).

Тесно связан между собой также углеводный и аминокислотный обмен. Например, пировиноградная кислота образуется не только из углеводов на пути дыхания и брожения, но также и при дезаминировании или переаминировании аланина. С другой стороны, две молекулы фосфоэнлопировиноградной кислоты (возникающей в результате фосфорилирования пировиноградной кислоты) могут соединяться между собой, давая молекулу глюкозы. В центре таких взаимопревращений углеводов, белков и жиров лежат пировиноградная кислота, реакции цикла трикарбоновых и дикарбоновых кислот.

Все превращения в организме тесным образом связаны с участием витаминов и минеральных соединений, в частности фосфорной кислоты. Действительно, само образование пировиноградной кислоты в процессе дыхания и брожения связано с участием фосфорной кислоты. Декарбоксилирование пировиноградной кислоты осуществляется благодаря действию фермента декарбоксилазы, коферментом которой является тиаминпирофосфат (фосфорилированное производное витамина В₁). Выше уже указывалось, что коферментом аминотрансфераз является пиридоксальфосфат (фосфорилированное производное витамина В₆). Следует отметить, что роль многих витаминов в организме сводится к тому, что они в свободном или фосфорилированном виде являются коферментами значительного количества ферментов.

Аминокислоты, возникающие в организме либо синтетическим путем, либо при протеолизе белков, очень часто выступают в качестве исходных соединений при биосинтезе у растений тех или иных физиологически активных веществ. Так, триптофан является исходным соединением при биосинтезе у растений индолилуксусной кислоты — важного стимулятора

Преобразования веществ, происходящие в организме, не только теснейшим образом связаны друг с другом, но и неразрывно связаны с внешней средой, вне которой существование организма невозможно.

Постоянный обмен с внешней средой является основным признаком той формы движения материи, которую мы называем жизнью. С особой четкостью это положение было сформулировано Ф. Энгельсом в его труде «Диалектика природы». В работах ряда выдающихся представителей нашей отечественной науки это основное положение материалистической биологии получило свое развитие и обоснование. Труды К. А. Тимирязева проникнуты идеей о ведущей роли обмена веществ с окружающей внешней средой в жизни организма. Великий русский физиолог И. М. Сеченов указывал, что организм без внешней среды невозможен. И. В. Мичурин постоянно подчеркивал, что свойства и особенности растений целиком зависят от условий внешней среды, которые являются могучим фактором, действующим в природе, под влиянием которого сложились все формы организмов.

Современная биохимия располагает огромным материалом, который иллюстрирует идею о неразрывной связи организма и среды, о влиянии, оказываемом средой на химический состав организма и на происходящие в нем процессы обмена веществ.

Еще в 1865 г. Н. Е. Лясковский впервые указал на чрезвычайно большое влияние, оказываемое климатическими условиями на содержание белка в пшеничном зерне. На основе анализа пшеницы, полученной из различных районов России, он пришел к заключению, что химический состав пшеницы центральной и юго-восточной России отличается довольно резко от состава пшеницы западноевропейской. Было обнаружено, что по мере продвижения пшеницы с запада на восток Европы, по мере того, как лето становится жарче, а количество осадков убывает, содержание азота в зерне пшеницы увеличивается. Подчеркнув исключительно высокое содержание белка в русской пшенице и ее высокое качество как сырья для мукомольной и хлебопекарной промышленности, Лясковский впервые указал на зависимость между климатом и содержанием белка в зерне.

Работы М. Меликова, который в 1900 г. исследовал состав южнорусской пшеницы, и многолетние анализы зерна пшеницы и ячменя, проведенные в биохимической лаборатории Всесоюзного института растениеводства, значительно расширили выводы Лясковского. Эти данные легли в основу составления «белковых» карт Советского Союза, из которых видно, что под влиянием климатических условий содержание белка в зерне пшеницы может колебаться от 9 до 24 %.

Содержание белка в пшеничном зерне зависит от влажности почвы и осмотического давления почвенного раствора. Большое значение при этом имеет и сорт пшеницы — существуют сорта, которые при поливе снижают содержание белка очень незначительно. Важную роль при этом играет способ орошения. Наконец, огромную роль играет азотное питание растения — при внесении в соответствующие сроки достаточного количества азотных удобрений и при хорошем орошении можно получить высокобелковое, стекловидное зерно.

Изменение условий внешней среды сказывается не только на общем содержании белка в семенах, но и на аминокислотном составе белков, т. е. вызывает не только количественные, но и качественные изменения. Так, имеются данные, что белки гороха, произрастающего в разных климатических зонах СССР, заметно отличаются по содержанию аргинина, лизина, тирозина и дикарбоновых аминокислот.

Воздействие условий среды на обмен веществ проявляется и в более глубоких изменениях химического состава растений. Так, юган (*Prangos pabularia*) — зонтичное растение, произрастающее в Таджикской ССР, не содержит ядовитых веществ в том случае, если он растет в горах, и приобретает ядовитые свойства при росте в долинах. Ч. Дарвин указал, что болиголов, который обычно содержит весьма ядовитый алкалоид конииин, не содержит его, если произрастает в горах.

Глубокие сдвиги, происходящие в обмене веществ, а следовательно, и в химическом составе растений под влиянием условий внешней среды, теснейшим образом связаны с соответствующими сдвигами в ферментных системах растений. Так, еще в 1924 г. А. Н. Бах установил, что активность ферментов в растениях меняется в течение суток. При этом он высказал предположение, что эти изменения связаны с изменениями условий среды. Эти наблюдения А. Н. Баха были затем подтверждены и развиты в работах А. Л. Курсанова, Н. М. Сисакяна, Б. А. Рубина и их сотрудников, которые детально исследовали суточные и сезонные изменения активности ферментов у плодовых деревьев, сахарной свеклы, картофеля и других растений. Эти исследования показали, что такие ритмические колебания активности ферментов в течение суток и в зависимости от сезона целесообразно приспособлены к соответствующим изменениям условий среды.

Современная биохимия растений располагает большим материалом, свидетельствующим об исключительно важной роли агротехнических мероприятий в изменении обмена веществ у культурных растений и придании им желательных хозяйственных свойств. Огромное значение в этом отношении имеет правильный полив растений и обеспечение их необходимыми питательными веществами, в первую очередь азотом. Рациональное использование органических и минеральных

азотных удобрений имеет чрезвычайно важное значение для получения не только высоких и устойчивых урожаев всех сельскохозяйственных культур, но и для получения наиболее полноценного урожая, содержащего максимальное количество необходимых для питания человека и кормления сельскохозяйственных животных соединений: витаминов, незаменимых аминокислот и т. д.

ЛИТЕРАТУРА

- Белозерский А. Н. Нуклеиновые кислоты и их биологическое значение. М., «Знание», 1963. «Биология нуклеинового обмена у растений». М., «Наука», 1964. Вакар А. Б. Клейковина пшеницы. М., Изд-во АН СССР, 1961. Журбицкий З. И. Теоретические основы применения азотных удобрений. «Изв. АН СССР», сер. биол., 1962, вып. 5, стр. 660. Каган З. С. Биосинтез валина, изолейцина и лейцина у микроорганизмов и растений. «Усп. биол. химии», 1963, т. 5, стр. 61. Красильников Н. А. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М., Изд-во АН СССР, 1958. Кретович В. Л. Основы биохимии растений, изд. 4. М., «Высшая школа», 1964. Кретович В. Л. Биохимия автотрофной ассимиляции азота. «Баховские чтения», XVI. М., Изд-во АН СССР, 1961. Кретович В. Л. Биохимия автотрофной ассимиляции азота у растений. «Изв. АН СССР», сер. биол., 1962, вып. 5, стр. 668. Кретович В. Л. Важнейшие проблемы биосинтеза аминокислот и амидов у растений. «Изв. АН СССР», сер. биол., 1965, вып. 5, стр. 647. Кретович В. Л., Любимов В. И. Биохимия фиксации азота. «Природа», 1964, № 12, стр. 14. Курсанов А. Л. Взаимосвязь физиологических процессов в растении. «Тимирязевские чтения», XX. М., Изд-во АН СССР, 1960. Любимов В. И. Фиксация молекулярного азота бесклеточными препаратами из микроорганизмов. «Изв. АН СССР», сер. биол., 1963, вып. 5, стр. 681. Майсурян Н. А. Проблема белка в сельском хозяйстве. «Изв. АН СССР», сер. биол., 1962, вып. 5, стр. 653. Мишустин Е. Н. Симбиотическая фиксация азота. «Изв. АН СССР», сер. биол., 1962, вып. 5, стр. 685. Майстер А. Биохимия аминокислот. Пер. с англ. М., ИЛ, 1961. Ниренберг М. Генетический код. «Природа», 1964, № 2, стр. 43. Пейве Я. В. Биохимия почвы. М., Сельхозгиз, 1961. Поляновский О. Л. Современные представления о биосинтезе циклических аминокислот у микроорганизмов и растений. «Усп. совр. биол.», 1959, т. 47, стр. 311. Прянишников Д. Н. Азот в жизни растений и в земледелии СССР. М., Сельхозгиз, 1945. Ратнер Е. И. Питание растений и жизнедеятельность их корневых систем. «Тимирязевские чтения», XVI. М., Изд-во АН СССР, 1958. Сисакян Н. М. Ферментативная активность протоплазменных структур. «Баховские чтения», V. М., Изд-во АН СССР, 1951. Сисакян Н. М. О синтезе белка в хлоропластах. Труды V Международ. биохим. конгресса. М., 1961. Симпозиум II. Функциональная биохимия клеточных структур. М., Изд-во АН СССР, 1962. Спирин А. С., Дворкин Г. А., Киселев Л. Л., Смирнов В. Н. Некоторые проблемы биосинтеза белков. «Усп. биол. химии», 1963, т. 5, стр. 3. Федоров М. В. Биологическая фиксация азота атмосферы. М., Сельхозгиз, 1952.
- «Inorganic nitrogen metabolism». Function of metalloflavoproteins. A symposium. Eds. W. D. McElroy and H. B. Glass. Baltimore. The Johns Hopkins Press, 1956. Kleckowski K. Wystepowanie cyklu ornitynowego u roslin. Postepy biochem., 1961, 7, No. 1, 71. McKee H. S. Nitrogen metabolism in plant. Oxford, Clarendon Press, 1962. McLaren A. D. Biochemistry and soil science. Science, 1963, 141, No. 3586, 1141. «Utilisation of nitrogen and its compounds by plants». Symposia of the Society for experimental biology, No. XIII, Cambridge, Univ. Press, 1959. Webster G. C. Nitrogen metabolism in plants. N. Y., Row, Peterson and Co., 1959.

ХИМИЧЕСКИЕ СРЕДСТВА УПРАВЛЕНИЯ РОСТОМ РАСТЕНИЙ

Проблема химической регуляции роста растений имеет непосредственное отношение к вопросам повышения урожайности сельскохозяйственных растений.

В настоящее время известно большое число веществ, сильно действующих на рост растений. К их числу относятся как естественные органические соединения, обнаруживаемые в самих растениях, так и ряд синтетических веществ.

Химические средства управления ростом растений (не относящиеся к удобрениям) можно разделить на несколько основных групп.

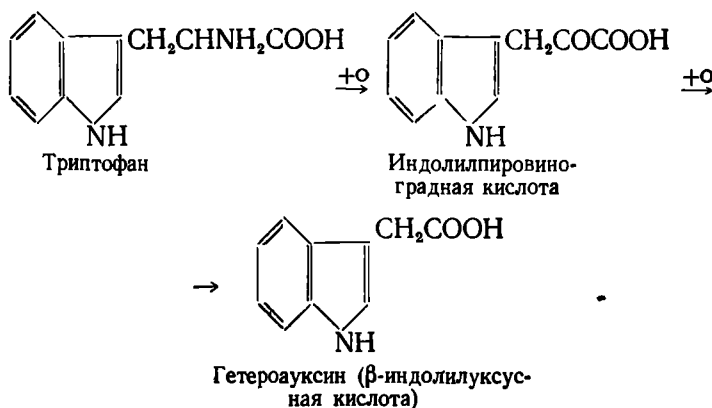
АУКСИНЫ

Еще Ч. Дарвин (Darwin, 1880), изучая способность растений к движению, обнаружил наличие в верхушках coleoptилей злаков веществ, имеющих особое значение для роста. Впоследствии эти вещества были названы ауксинами. После того как Н. Г. Холодный (1956) и голландский физиолог Вент (Went, 1928) разработали метод учета содержания этих веществ в тканях растений и указали на ряд их физиологических свойств, исследования роли ауксинов и других ростовых веществ получили бурное развитие.

Существенным шагом вперед при изучении ауксинов явилось установление химической природы некоторых важнейших представителей этой группы веществ (Kögl a. Haagen-Smit, 1931 и др.). Одним из основных ауксинов оказалось вещество сравнительно несложного строения — β -индолилуксусная кислота (ИУК), относительно легко синтезируемая. Открытие свойств ИУК можно считать началом работы с синтетическими ауксинами. Вскоре было выяснено, что многие другие производные индола, например индолилмасляная, индолилпропионовая и другие кислоты, также обладают большой физиологической активностью. Очень активными оказались также производные нафталина, в частности α -нафтилук-

сусная кислота, одно из наиболее эффективных веществ, вызывающих стимуляцию укоренения черенков, феноксисоединения и ряд их производных, некоторые бензойные кислоты и др. Установлено, что в физиологическом действии этих веществ на растения имеется ряд сходных черт. Последующие исследования были посвящены выяснению зависимости физиологической активности ауксинов от строения их молекул. Было выдвинуто много теорий для объяснения взаимосвязи структуры и физиологической функции этих соединений. Выяснилось, что наиболее существенными являются следующие особенности структуры ауксинов. Прежде всего, по-видимому, имеет значение наличие ароматического ядра: бензольного кольца, индольной, нафталиновой и других групп. Существенную роль играет боковая цепь, в которой важно наличие карбоксильной группы; между ядром и карбоксиллом должен иметься хотя бы один углеродный атом. Насыщение двойных связей в ароматическом кольце приводит к утрате физиологической активности. Для многих веществ группы ауксинов имеет существенное значение положение боковой группы; введение галоида повышает активность феноксисоединений.

Зависимость физиологического действия ростовых веществ от строения их молекул является предметом исследования многих ученых (см. Veldstra, 1953; Muir a. Hansch, 1955; Audus, 1959 и др.). В настоящее время отводится значительная роль электронной структуре молекул. Представление о том, что ауксины А и В являются основными природными ауксинами высших растений, а гетероауксин является как бы «ключом от задней двери», т. е. ауксином не нативным и вызывающим лишь некоторые ростовые реакции растений, не оправдалось, так как гетероауксин оказался широко распространенным нативным ростовым веществом растений. Образование гетероауксина в клетках представляется следующей схемой (Зединг, 1955):



Считается, что наиболее характерное действие ауксинов — активирование фазы растяжения клеток. Однако ауксины в процессе роста клеток оказывают свое влияние не только в фазу растяжения, но могут активировать и тормозить процесс деления. Известно стимулирующее действие природных и экзогенных ауксинов на активность камбиальной ткани. На ткани разных органов одни и те же концентрации ауксинов оказывают разное действие. Так, удлинение корней (за счет усиления растяжения их клеток) стимулируется лишь очень слабыми концентрациями ауксинов, оптимальными здесь являются концентрации порядка 10^{-10} — 10^{-12} М; для надземных побегов оптимальными для активирования растяжения клеток являются значительно более высокие концентрации — порядка 10^{-6} — 10^{-7} М. Действие ауксинов на рост — растяжение клеток может осуществляться различными путями. Ауксины могут оказывать влияние: 1) на эластическую растяжимость клеточной стенки, т. е. на свойства клеточной оболочки; 2) на проницаемость для воды клеточных мембран; 3) на физические свойства плазмы; 4) на изменение энергетических условий; 5) на синтетические процессы, прежде всего на синтез белка, нуклеиновых кислот и веществ клеточной оболочки.

Венту (Went, 1928) — одному из пионеров изучения ауксинов — принадлежит теория полярного передвижения этого вещества. Он показал, что ауксин передвигается в растении строго базипетально — сверху вниз по направлению действия силы тяжести, и полагал, что действие ауксинов связано с изменением свойств клеточной оболочки. Гейн (Heup, 1930), имея в виду, что рост связан с пластической растяжимостью клеточных стенок, считал, что ауксин изменяет пластичность, делая стенку более способной к растяжению под влиянием тургорного давления. По наблюдениям Руге (Ruge, 1937), рост — растяжение клеток имеет две фазы: 1) растяжение клеточной стенки под влиянием тургора и 2) активный синтез веществ клеточной стенки. Он полагал, что ауксин действует на первую фазу растяжения клетки, почти не затрагивая второй; здесь сказывается роль его кислотных свойств, а на живую протоплазму ауксин не действует. Изменения свойств клеточных стенок под влиянием ауксина впоследствии подтвердились. При этом выяснилось, что изменения клеточных стенок под воздействием ауксина не являются чисто физическим процессом, а связаны с метаболическими процессами, необходимым условием которых является достаточное снабжение кислородом.

Боннер (Bonner, 1961) считает, что скорость роста, как функция осмотического давления внешнего раствора, измеряется скоростью деформации клеточных стенок, зависящей, в свою очередь, от давления стенок; обработка индолилуксус-

ной кислотой увеличивает способность клеточных стенок к деформации под действием тургорного давления, понижая сопротивляемость клеточных стенок деформации под давлением. Ионы кальция так же, как и индолилуксусная кислота, могут влиять на способность клеточных стенок к деформации. Кальций понижает растяжимость отрезков колеоптилей в растворах благодаря уменьшению скорости деформации стенок. Ионы калия оказывают противоположное действие.

После открытия действия ауксинов на фазу растяжения клетки было высказано предположение, что ауксины меняют химизм клеточной стенки, однако доказательства этого действия получены сравнительно недавно. Опытами с метионином, меченным C^{14} в метильных группах, служащих донорами для эфирных групп пектиновых веществ, было показано, что ауксины увеличивают скорость образования пектиновых веществ в клеточной стенке (Ordin, Cleland a. Bonner, 1955, 1957; Albersheim a. Bonner, 1959). Выяснилось, что не все фракции пектиновых веществ одинаково реагируют на действие ИУК: синтез пектиновых веществ, растворимых в горячей и холодной воде, ускоряется, тогда как синтез труднорастворимого остаточного пектина почти не изменяется.

Под влиянием ИУК заметно изменяется поведение микрофибрилл целлюлозы клеточных стенок в ответ на механическое воздействие — наблюдается иная их ориентация. Так, у плазмолизированных отрезков колеоптилей, механически растягиваемых под поляризационным микроскопом, микрофибриллы располагаются параллельно оси вытягивания. Действие ИУК вызывает противоположное (контрастное) положение: уменьшается перераспределение (реориентация) микрофибрилл в ответ на вытягивание вследствие уменьшения взаимодействия между отдельными фибриллами, вызванного изменением состава пектиновых веществ.

Ауксин влияет не только на клеточные стенки. Размягчение клеточных стенок под действием ИУК является аэробным процессом, и это свидетельствует о более сложной роли метаболизма клетки при реакции на ауксин. Процесс «размягчения» клеточных стенок под влиянием ауксина требует митохондриального дыхания, что уже обуславливает необходимость взаимодействия клеточных стенок и протоплазмы.

Многие исследователи, обсуждая физиологическое действие ауксинов на растительные клетки, подчеркивают, что оно не может быть сведено к изменению пластичности клеточных стенок, так как под влиянием ауксинов заметно изменяются также многие свойства цитоплазмы, а нередко и способность клеток к делению.

Привлекает внимание вопрос о влиянии ауксинов на физические свойства белков плазмы, что изучалось, в частности, в работе Гальстона и Каура (Galston a. Kaur, 1959). В их

опытах, проведенных на отрезках этиолированных и зеленых эпикотилей гороха, применялась 2,4-Д, меченная C^{14} в карбоксильной группе. Радиоактивный углерод при обработке 2,4-Д сосредоточивался после центрифугирования гомогенатов эпикотилей во фракции надосадочной жидкости. Физические свойства белков под воздействием ауксина значительно изменялись, о чем свидетельствует уменьшение их свертываемости при повышении температуры. Авторы считают, что обнаруженные изменения физических свойств белковых веществ после воздействия ауксином соответствуют изменениям свойств протоплазмы: ускорению течения тока плазмы (Thimann a. Sweeney, 1942 и др.), изменению вязкости, проницаемости, активированию растяжения клеток и т. д. Они считают, что изменения физических свойств белков под влиянием ауксина должны быть связаны с изменением конфигурации их молекул, но природа этого изменения пока еще не известна.

Имеются предположения, что ауксины в значительной степени действуют за счет своей способности образовывать хелаты (клетшевидные комплексные образования) (Heath a. Clark, 1956; Cohen, Ginzburg a. Heither-Wirguin, 1958 и др.). В пользу этого предположения свидетельствует сильное действие на рост клеток ионов многих металлов. Например, ионы кальция сильно ограничивают рост клеток и их связывание может привести к усилению растяжения клеток. Однако еще нет прямых доказательств того, что в тканях образуются хелаты ионов металлов с ауксинами. Тиман и Такахаши (Thimann a. Takahashi, 1961) считают, что если такое хелатирование и происходит, то нет уверенности в том, что имеется причинная связь этого процесса с активированием роста.

В пользу наличия такой связи свидетельствует то обстоятельство, что ионы металлов оказывают сильное действие на рост клеток. Имеются сведения, что ионы кальция специфически контролируют рост через образование связей с пектиновыми веществами клеточной стенки. Так, кальций повышает осмотическое давление клеток колеоптилей овса, понижая в то же время их сосущую силу. Исследования над действием ауксина на метилэстеразу основаны на представлениях, что кальций связывает пектиновые вещества, препятствуя деформации клеточной стенки, а ауксин выводит ионы кальция из сферы активного обмена. Некоторые исследователи находят эти представления слишком упрощенными, так как соотношения при активировании роста клеток, по-видимому, гораздо сложнее. Все же следует признать (и многие это признают, в частности Thimann a. Takahashi, 1961), что хелатирующие агенты безусловно могут действовать на рост клеток за счет связывания ионов Ca , препятствующих растяжению клеточных стенок. То обстоятельство, что комплекс железо-ЕДТА не активизирует рост, а свободная ЕДТА при

тех же условиях вызывает усиление роста, свидетельствует в пользу такой концепции.

Ауксины оказывают также большое влияние на «активное» поглощение клеткой веществ из окружающей среды. Ауксины могут усиливать поступление в клетку воды и растворенных в ней веществ.

Известно также, что это действие ауксинов зависит от аэрации; температурный коэффициент (Q_{10}) при этом равен 2—3, что указывает на большее значение здесь метаболических процессов, чем осмотических.

Введение ауксинов часто вызывает заметное изменение интенсивности дыхания тканей. Боннер с сотрудниками (Bonner a. Wildman, 1949) развивал представления о том, что одним из основных первичных путей действия ауксинов на клетку является их влияние на дыхание; отсутствие пропорциональности между интенсивностью дыхания и ростом в этом случае объяснялось авторами существованием особого «ростового» дыхания, составляющего лишь часть общего дыхания и ответственного за рост клеток.

Многочисленные исследования взаимосвязи влияния ауксинов на рост и дыхание тканей, однако, не вскрыли их специфического действия на дыхание (см. Зединг, 1955; Audus, 1959; Bonner, Bandurski a. Millerd, 1957). Влияние ауксинов на интенсивность дыхания клеток даже при их сходном действии на рост может быть различным. Так, Аудус и Жерард (Audus a. Gaggard, 1953) в опытах на изолированных отрезках корней гороха не обнаружили непосредственного влияния ИУК на дыхание как в активирующих, так и в подавляющих рост концентрациях. Увеличение интенсивности дыхания в расчете на сегмент они относят за счет синтеза дыхательных ферментов в период растяжения клеток. Было установлено, что интенсивность дыхания строго коррелирует с длиной растущего участка.

Элиассон (Eliasson, 1955) предпринял попытку выяснить характер связи между увеличением интенсивности дыхания, связанным с переходом клеток к фазе растяжения, и изменением скорости удлинения корня. Определялся градиент дыхания корней, растущих с разной скоростью, для чего использовалась ИУК в концентрации, угнетающей рост, и α -3-индолилмасляная кислота в концентрации, вызывающей сильное активирование роста. Оказалось, что ростовые вещества прежде всего регулируют растяжение; изменения других свойств клеток являются уже следствием изменений в росте. Не обнаружено соответствия и между степенью активирования или угнетения роста клеток корня под влиянием указанных агентов и изменением дыхания. Полученные данные позволили автору прийти к заключению, что эти вещества не оказывают специфического действия на дыхание; наблюдаемые из-

менения дыхания после воздействий на корни являются реакциями вторичного порядка.

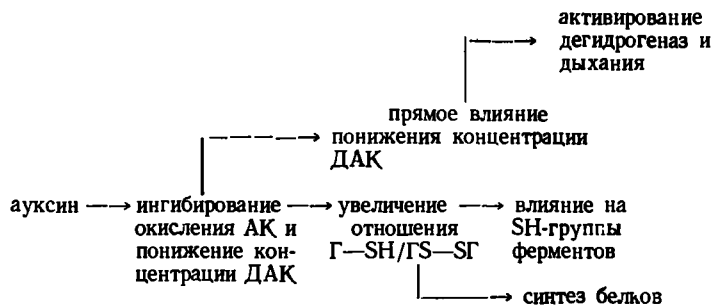
Шэв, Замбарский и Оакс (Shaw, Sambarski a. Oaks, 1958) изучали влияние индолилуксусной кислоты и гидразида малеиновой кислоты на дыхание пшеницы. В опытах с глюкозой, меченной в разных углеродных атомах, обнаружено, что ИУК вызывает усиление выделения первого углерода глюкозы (снижение величины отношения $C_6 : C_1$ в выделяемой CO_2), и это указывает на сдвиг химизма дыхательного процесса в сторону относительного усиления гексозомонофосфатного распада глюкозы. Одновременно было отмечено, что под влиянием обработки гетероауксином происходит повышение общей интенсивности дыхательного газообмена. Однако нет уверенности в том, что эти изменения дыхания являются первичным эффектом.

В своих последних работах Боннер (Bonner, 1961) уже отказывается от прежних воззрений и считает, что изменения дыхания под влиянием ауксинов не являются первичным эффектом.

Имеются данные, что действие стимуляторов на дыхание растений тесно связано с их влиянием на водообмен тканей, в особенности на поглощение воды; отмечены случаи, когда сдвиги дыхания обуславливались именно изменением водоснабжения клеток (Hockett a. Thimann, 1953 и др.).

Взаимосвязь окислительного режима тканей и активности в ней ИУК чрезвычайно сложна и многообразна. Индолилуксусная кислота способна изменять окислительно-восстановительные условия в тканях, величина и направление которых зависят от разных причин, в первую очередь от концентрации ИУК. Слабые концентрации (порядка не выше 10^{-5} — 10^{-6} М, при действии на побеги) вызывают повышение восстановительной активности и несколько снижают окислительно-восстановительный потенциал. Повышенные же концентрации приводят к понижению восстановительной активности, снижению содержания восстановленной аскорбиновой кислоты. Обнаружено (Magre a. Arrigoni, 1957), что стимулирующие рост концентрации ИУК приводят к увеличению отношения содержания восстановленного глутатиона (GSH) к окисленному (GS — SG), а также восстановленной аскорбиновой кислоты (AK) к ее дегидроформе (ДАК). Угнетающие концентрации ИУК действуют на эти окислительно-восстановительные системы в противоположном направлении: уменьшают отношение восстановленных форм к окисленным.

Авторы полагают, что под влиянием ИУК изменяется система АК/ДАК; через эту систему осуществляется влияние на систему глутатиона ($G-SH/GS-SG$) и вообще на сульфгидрильные окислительно-восстановительные системы ($RSH/RS-SR$), на состояние сульфгидрильных



соединений и соответственно на синтез белка и другие синтетические процессы и, естественно, на рост клеток.

При инкубации сегментов апикальных участков стеблей гороха в растворах ауксина обнаружено (Marre a. Biancheth, 1961) удвоение величины отношения ТПН-Н/ТПН в их тканях. Показана также корреляция между изменением величины этого отношения и изменениями роста: низкие стимулирующие концентрации ИУК повышали отношение содержания восстановленной формы трифосфопиридиннуклеотида к содержанию его окисленной формы, тогда как высокие концентрации, вызывающие угнетение роста ($5 \cdot 10^{-3}$ М), наоборот, снижали это отношение или оставляли без изменения. Таким образом, стимулирующие рост концентрации ауксина вызывают сдвиг всей цепи: ТПН — глутатион — аскорбиновая кислота в сторону восстановления. Авторы, проводившие исследования, считают, что наблюдаемый сдвиг может быть обусловлен: 1) усилением потока электронов от дыхательного субстрата к ТПН, 2) снижением активности какой-то ферментной системы, катализирующей окисление ТПН-Н, не связанное с участием системы глутатион — аскорбиновая кислота, 3) снижением активности ферментных систем, окисляющих аскорбиновую кислоту.

Многие ингибиторы роста оказались способными образовывать соединения с SH-производными, вызывая их инактивирование. Предложены различные схемы, объясняющие вовлечение сульфгидрильных соединений в возможные механизмы действия ауксинов на рост. Так, имеется схема, по которой существенная роль принадлежит взаимодействию ауксинов с коэнзимом А и превращением сульфгидрильных производных (Leopold a. Guernsey, 1953; Leopold a. Price, 1956 и др.). При изучении неферментативных реакций *in vitro*, в которых участвуют сульфгидрильные группы глутатиона, было показано: 1) трийодобензойная кислота (ТИБК) реагирует с сульфгидрильными группами, на что указывает исчезновение нитропруссидной окраски и появление нового продукта, содержащего как SH-группы глутатиона, положительно реагирующие с нингидрином, так и ароматическое

кольцо ТИБК; 2) из других ингибиторов сульфгидрильных групп или предполагаемых инактиваторов исчезновение сульфгидрилов обнаруживалось только после бензойной кислоты, в то время как кумарин, хелидоновая кислота, малеиновый гидразид и разного рода ауксины в этом отношении оказались неактивными. Данные этих опытов позволяют авторам считать, что предположение (Muir а. Hansh, 1955) о том, что ауксины соединяются с SH-группой остатка цистеина некоторых белков, подтверждается тем, что имеется неферментная реакция между сульфгидрилами и синергистом ауксина — ТИБК; эта реакция с сульфгидрилами не является общей для ауксинов, так как ни один из других регуляторов роста «ингибиторов сульфгидрилов», не реагирует с глутатионом при соответствующих (физиологических) условиях температуры и рН.

По-видимому, действие многих регуляторов роста растений происходит через реакции с сульфгидрильными группами, которые они могут инактивировать, однако не всегда это действие одинаково. В частности, такие ингибиторы роста, как кумарин, не реагируют с сульфгидрилами.

Характер действия ИУК на окислительно-восстановительный режим тканей зависит от окислительно-восстановительного потенциала ткани: чем ниже потенциал, тем сильнее он возрастает под действием повышенных концентраций ИУК (табл. 16).

Таблица 16

Влияние обработки растений подсолнечника индолилуксусной кислотой (100 мг/л) на содержание в тканях аскорбиновой кислоты при разном уровне исходного содержания (мг/г сухого вещества) (по Турковой и Клячко-Гурвич, 1959)

Исходное содержание АК			Содержание АК после обработки ИУК		Достоверность разницы
минимальное	максимальное	среднее	среднее	% к исходному	
8,0	11,5	10,2	11,8	115,5	3,84
11,5	15,0	13,2	12,9	97,5	0,41
15,0	18,5	15,9	15,5	97,5	0,51
18,5	22,0	20,5	16,5	82,4	4,70

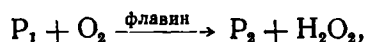
Под влиянием ИУК наряду с изменениями окислительно-восстановительного режима тканей тесно связаны смещения биоэлектрического потенциала; в повышенных концентрациях ИУК вызывает смещение потенциала в положительную сторону (Туркова и Клячко-Гурвич, 1959 и др.). Этот сдвиг потенциала Н. С. Туркова и Г. Л. Клячко-Гурвич (1959) рассматривают как одно из проявлений деполяризации побега, вызываемой обычно высокими концентрациями ауксинов,

так как для верхушки обычно характерно более отрицательное значение потенциала, что согласуется с ее большой по сравнению с основанием восстановительной способностью. Характер изменений биопотенциала после обработки ИУК соответствует направлению сдвигов окислительного режима тканей, в частности понижению восстановительной активности.

Ослабление проявлений биохимических и электрофизиологических свойств верхнего полюса побега под влиянием повышенных концентраций ИУК может сопровождаться изменениями роста и морфологии побега; у томатов, например, наблюдается усиление образования придаточных корней на верхних междоузлиях, активирование развития пазушных побегов. Подобные воздействия вызывают также ослабление проявлений отрицательного геотропизма.

Зависимость характера действия ауксинов от окислительно-восстановительных условий в тканях, по-видимому, в значительной степени определяется существованием особой ферментной системы, катализирующей окисление ИУК; активность этой системы в разных тканях неодинакова, что и определяет различную эффективность действия одной и той же концентрации ИУК. Например, активность оксидазы гетероауксина различна в листьях нижнего и верхнего ярусов (Туркова и Клячко-Гурвич, 1959). Существование оксидазы индолилуксусной кислоты отмечал еще Гольдэкр (Goldacre, 1951), обнаруживший, что вытяжки из растительных тканей способны инактивировать ИУК.

О механизме окисления ИУК существуют разноречивые мнения. Одни исследователи (Galston, Bonner а. Baker, 1953 и др.) считают, что окисление ИУК в гомогенатах гороха является следствием комбинированного действия пероксидазы и флавинового фермента; последний реагирует с кислородом с образованием перекиси водорода, используемой далее пероксидазой:



где P_1 и P_2 — продукты окисления ИУК.

Другие авторы подвергают сомнению участие флавинового фермента, так как наблюдается быстрое окисление ИУК очищенными препаратами пероксидазы из хрена, в котором флавины не обнаружены.

Основным фактом, свидетельствующим в пользу первой реакции, является угнетающее действие полифенолов на окисление ИУК. Эти типичные субстраты пероксидазного действия могли бы конкурировать с ИУК за перекись водорода. Однако имеется еще очень мало непосредственных доказательств

осуществления этой реакции. Имеются представления (Waygood, Oaks a. MacLachan, 1956), что в окислении ИУК акцептором водорода для пероксидазы служит какая-то иная перекись, а не H_2O_2 , и что ингибирующее действие полифенолов осуществляется не через пероксидазу, а через другие соединения системы.

Вопрос о значении активности оксидазы ИУК для роста тканей интересовал многих исследователей. Еще в 30-х годах у карликовых форм кукурузы была обнаружена (Overbeek, 1935 и др.) особенно высокая активность оксидаз и пероксидазы и высказано предположение о том, что именно это является основной причиной замедленного роста растений вследствие того, что в их тканях происходит постоянное интенсивное окисление ауксинов.

Обнаружена (Pilet, 1957) интересная зависимость между распределением сульфгидрильных групп, активностью ауксин-оксидаз и содержанием ауксинов в тканях корней чечевицы: в корневом чехлике содержание SH-групп оказалось наименьшим при максимальной активности оксидазы ИУК и минимальном содержании ауксинов; в меристеме — максимальное содержание SH-групп, минимальная активность оксидазы ИУК и максимальное содержание ауксинов; в зоне удлинения корня все эти показатели имеют средние значения. Здесь обнаруживается наличие некоторого антагонистического взаимоотношения между количественным содержанием в ткани сульфгидрильных групп и активностью оксидазы ИУК.

Имеющиеся в литературе данные о зависимости действия разных концентраций ИУК от окислительно-восстановительного режима тканей в общем соответствуют результатам приведенного исследования: преобладание веществ с низким окислительно-восстановительным потенциалом способствует усилению эффективности действия ауксина, тогда как повышение окислительно-восстановительного потенциала содействует ослаблению проявлений действия ауксинов.

Ауксины влияют на фосфорный обмен растений. Установлено (Wildman a. Wopner, 1948 и др.), что соединение ИУК с белком обладает фосфатазной активностью. Для выяснения влияния ИУК на образование макроэргических связей, на накопление АТФ было изучено (Magge a. Forti, 1958) действие ауксина на уровень содержания АТФ в тканях растений в связи с увеличением интенсивности дыхания. Представлялось интересным выяснить, какие именно метаболические изменения в тканях растений, обработанных ауксинами, являются непосредственной причиной активирования дыхания. Авторы исследования допускали как одну из возможных причин активирования дыхания — увеличение использования энергии макроэргических фосфатных связей, что может стимулировать окислительные реакции. Было показано, что аук-

син в концентрациях, оптимальных для роста и интенсивности дыхания, вызывает повышение величины отношения АТФ/АДФ в изолированных междоузлиях стебля гороха; в ткани, обработанной ауксином, уровень содержания макроэргических фосфатных связей ($\sim P$) заметно увеличивается уже через 15 мин после начала обработки, достигая максимума к 30 мин воздействия (табл. 17).

Таблица 17

Влияние индолилуксусной кислоты на содержание АТФ в междоузлиях этилированного гороха (по Magrea Forti, 1959)

Варианты	Время	Необработанная вытяжка, мг/г исходного сырого веса ткани	Обработано АТФ-азой	АТФ, мкмоль/г исходного веса сырой ткани
Контроль	начало воздействий	20,30	16,74	0,115
ИУК $5 \cdot 10^{-5}$ М . . .		22,90	16,74	0,198
Контроль	через 15 мин	20,58	17,54	0,098
ИУК $5 \cdot 10^{-5}$ М . . .		22,58	17,60	0,226
Контроль	через 30 мин	26,20	21,40	0,148
ИУК $5 \cdot 10^{-5}$ М . . .		30,80	31,40	0,303

Изменения окислительно-восстановительных условий и фосфорного обмена у растений, подвергавшихся действию ауксинов, по-видимому, сопровождаются и значительными изменениями нуклеинового обмена. Действительно, под влиянием гетероауксина изменяется содержание нуклеиновых кислот в тканях растений, и направление этого сдвига зависит от концентрации ИУК. При культивировании ткани сердцевины стебля табака на питательной среде, содержащей ИУК в разных концентрациях, оказалось, что при $0,014$ мг/л ИУК наблюдается максимальное накопление в ткани дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), и это соответствует усиленному делению клеток; при содержании $1,4$ мг/л ИУК отмечается максимальное содержание рибонуклеиновой кислоты (РНК) и отсутствие клеточного деления. Авторы исследования высказывают предположение, что активирование роста ауксином происходит за счет непосредственного его влияния на синтез РНК. Под действием гетероауксина изменяется и величина соотношения РНК/ДНК, которая зависит от концентрации ИУК.

Гетероауксин влияет на распределение нуклеиновых кислот в тканях растений (Конарев, 1959; Туркова, Жданова, Петербургская, 1959). В опытах с люпином и другими растениями показано (Туркова и Жданова, 1959), что задержка

цветения растений, вызываемая повышенными концентрациями ауксинов, связана со снижением содержания нуклеиновых кислот под влиянием этого агента.

Обнаружено также (Naylor, 1958), что, например, у *Tradescantia paludosa* коррелятивное ингибирование верхушечной почкой боковых почек связано с угнетением синтеза ДНК в ядрах клеток последних, и это, по-видимому, является непосредственной причиной торможения деления меристемных клеток. В меристеме верхушки синтез ДНК проходит нормально и в каждый данный момент можно было обнаружить значительный процент ядер с удвоенным содержанием ДНК, которая определялась при помощи микроспектрофотометра после окрашивания по Фельгену. После удаления верхушечной почки коррелятивное ингибирование снижалось, и в боковых почках также начинали появляться ядра с удвоенным количеством ДНК, чему соответствовало активирование деления клеток. Если же после удаления верхушки на срез наносилась паста с ростовым веществом (α -нафтилуксусной кислотой в повышенной концентрации), то вновь возобновлялось подавление синтеза ДНК в боковых почках, за чем следовало прекращение деления клеток. Автор приходит к выводу, что ауксины оказывают влияние не только на обмен веществ цитоплазмы, но и ядра.

Угнетение нуклеинового обмена обнаружено также при обработке растений гербицидом сходного с ауксином действия 2,4Д. Р. Г. Бутенко (1964 и др.) считает, что в регуляции роста и органогенеза растений большую роль играет взаимодействие ауксинового и нуклеинового обмена, которое, в частности, является одним из звеньев процесса, определяющего дифференциацию клеток.

Приведенные данные об изменении нуклеинового обмена под действием ауксинов указывают, что, возможно, эта сторона метаболизма растительных тканей и является наиболее ответственной за изменения роста растений, вызываемые этой группой ростовых веществ.

При изучении влияния ряда химических агентов на транспорт ауксина в тканях и их действие на дыхание стебля подсолнечника было обнаружено (Niedergang-Kamien a. Leopold, 1957), что динитрофенол (ДНФ) полностью ингибирует транспорт ауксина в концентрациях, стимулирующих дыхание; иодатетат, *P*-хлоромеркурибензойная кислота, фенилмеркурихлорид, трийодобензойная кислота, *n*-этилмалеимид и другие ингибиторы сульфгидрильных групп сильно угнетают передвижение ауксина в концентрациях, которые не угнетают дыхания. При подавлении дыхания KCN, ДНФ или веществами, блокирующими сульфгидрильные соединения, транспорт ауксина также был подавлен. Из этих опытов был сделан вывод, что полярное передвижение ауксина тормозится ве-

ществами, ингибирующими дыхание, и может более специфично подавляться ингибиторами различных сульфгидрильных соединений.

В отношении полярного передвижения ауксина в тканях высших растений имеются интересные данные Джекобса (Jacobs, 1961). Ранее считалось, что нормальный транспорт ауксина в растениях осуществляется единственным, строго полярным путем, независимым от действия различных внешних факторов. Значительное изменение этих представлений возникло в результате наблюдений о влиянии физиологического и гистологического состояния тканей, изменяющихся под влиянием окружающих условий, и здесь выявилось, что транспорт ауксинов совсем не всегда является строго полярным. Было показано также, что не только транспорт ауксина контролирует относительную полярность некоторых процессов развития, но и что сами органы растений имеют максимальную емкость передвижения физиологических концентраций ауксина, и эта способность транспортировать ауксин служит важной регулирующей функцией, являясь как бы буфером, предохраняющим от значительных сдвигов уровня содержания ауксинов, от его внезапного резкого возрастания.

Разумеется, еще не все вопросы относительно транспорта ауксина в растениях и его роли в формообразовательных процессах и в росте органов и тканей в настоящее время достаточно ясны. В этом отношении, по-видимому, очень перспективны исследования действия на транспорт ауксина в тканях растений различных химических агентов, вызывающих определенные метаболические изменения.

Первоначально, после открытия ауксинов и установления их сильного действия на рост предполагалось, что стоит только повысить их содержание в тканях и можно будет вызвать значительное усиление роста и увеличение продуктивности сельскохозяйственных растений. Однако по мере изучения особенностей действия этих веществ становилось все яснее, что простое количественное увеличение содержания ауксинов в тканях еще не обеспечивает интенсивного роста растений. По достижении некоторого уровня концентрации ауксина (различного для разных тканей) деление клеток может быть сильно подавлено. Высокие концентрации ауксинов вызывают задержку цветения и растения становятся похожими на «жирующие» при избытке азота. Это сходство не случайное, так как показано, что повышение дозы азота в питательной среде приводит к увеличению содержания ауксинов в растении (Avery, Burkholder a. Creighton, 1936 и др.).

Общее повышение концентрации ауксина в тканях хотя и не всегда благоприятно для интенсивного роста растений, однако введение ауксинов в определенные части растения в ряде случаев способствует перераспределению пластических

веществ и может привести к выгодным для практических целей изменениям формообразовательных процессов. Так, например, обработка черенков растворами ауксинов сравнительно высоких концентраций вызывает стимуляцию образования корневых зачатков, что применяется для укоренения черенков в садоводстве и является одним из наиболее оправдавших себя способов использования химических стимуляторов роста сельскохозяйственных культур (Турецкая, 1949; Тукей, 1958 и др.). Опрыскивание растворами ауксинов цветочных кистей томатов способствует повышению урожая плодов и ускоряет их созревание за счет усиления притока питательных веществ к развивающимся завязям; при этом наблюдается также образование партенокарпических плодов (Sell, Wittver et al., 1953). Применяются ауксины и для предотвращения опадения плодов (Тукей, 1958); под влиянием ауксинов можно получить партенокарпические плоды цитрусовых. Некоторые ауксины применяются в качестве гербицидов.

ВОССТАНОВИТЕЛИ И АНТИОКСИДАНТЫ

В изучении ростовых веществ растений особое направление получили исследования, посвященные действию этилена и других восстановительных агентов. Это направление было начато работами Д. Н. Нелюбова (1914 и др.), обнаружившего, что у проростков в лаборатории, воздух которой обычно содержит следы светильного газа, наблюдаются своеобразные изменения геотропизма — изменение направления роста проростков. Нелюбов показал, что действующим началом при этом является этилен. Позднее, в серии исследований американских ученых, было выяснено, что этилен постоянно образуется в растительных тканях в процессе нормального обмена веществ; особенно много его накапливается в плодах перед созреванием.

Этилен и другие непредельные углеводороды стимулируют также развитие придаточных корней, ускоряют созревание плодов, изменяют ход прорастания семян и почек и вызывают ряд характерных изменений обмена веществ. Многие реакции растений на этилен сходны с действием экзогенного введения ауксинов в повышенных концентрациях, хотя при действии на изолированные ткани этилен не способен вызывать активирования растяжения клеток, свойственного ауксином. Сходным с непредельными углеводородами действием на рост растений обладают также и многие другие восстановители, например окись углерода при низком парциальном давлении. Аскорбиновая кислота в повышенных концентрациях также стимулирует образование корневых зачатков и может изменять скорость дифференцировки цветочных зачатков.

Некоторые исследователи относят этилен, аскорбиновую

кислоту и ряд других восстановителей к ростовым веществам растений. Однако едва ли целесообразно все агенты, способные изменить характер метаболизма тканей и этим способствующие изменению ростовых процессов, относить к специфическим ростовым веществам.

Обработка злаков растворами восстановителей и ауксинов в повышенных концентрациях вызывает изгибы стеблей злаков, что приводит к полеганию последних; в селекционной работе это явление, по-видимому, можно использовать для быстрого раннего диагностирования устойчивости отдельных сортов к полеганию. Обработка растворами окислителей, наоборот, повышает стойкость растений к полеганию и может способствовать подъему растений после полегания (Турксоэ и Меркис, 1958 и др.). Однако неорганические окислители, эффективны лишь в довольно высоких дозировках. Необходимо проведение дальнейших исследований по подбору окислителей, обладающих высокой физиологической активностью и эффективных в очень малых дозах, что имеет большое значение для облегчения техники применения этих веществ в полевых условиях. Несомненно, что основным путем в борьбе с полеганием является выведение устойчивых сортов, однако и применение химических средств повышения устойчивости растений к полеганию может оказаться полезным, особенно если одновременно сочетать подобное воздействие с гербицидным или инсектицидным воздействием.

КИНИНЫ

Сравнительно недавно была открыта группа веществ, названных кининами, оказывающих стимулирующее влияние на процессы деления клеток. Миллер и соавторы (Miller, Skoog, Okumuga et al., 1955) обнаружили фактор, сильно действующий на деление клеток, — кинетин, образующийся из ДНК. Затем были установлены (Miller, Skoog, Okumuga et al., 1955) структура и синтез кинетина, который оказался 6-фурфуриламинопуринном.

При сопоставлении действия кинетина и ауксина на отрезанные участки из верхушки стебля подсолнечника оказалось, что стимуляция вытягивания под влиянием ИУК в апикальном конце участка полностью подавлялась кинетином в концентрации 1,0 *мкг/мл* и частично при концентрациях 0,1 и 0,01 *мкг/мл* (Ropp, 1956). В отсутствие ауксина 1,0 *мкг/мл* кинетина подавлял удлинение таких отрезков на среде из агар-агара, минеральных веществ и сахарозы. Увеличение в сыром и сухом весе, вызываемое ИУК 1 *мкг/мл* в апикальных фрагментах подсолнечника, культивируемых на такой же среде, не подавлялось существенно кинетином в концентрациях 1,0, 0,1 и 0,01 *мкг/мл*. В отсутствие ауксина 1,0 и

0,1 мкг/мл кинетина приводили к значительному увеличению сырого и сухого веса этих фрагментов (равному примерно половинному увеличению, вызываемому 1,0 мкг/мл ИУК). В отсутствие ауксина кинетин не вызывал образования зачатков корней на апикальных отрезках стебля подсолнечника и подавлял стимуляцию корнеобразования при обработке ИУК; образование придаточных корней 0,1 мкг/мл ИУК при воздействии на апикальный конец базального отрезка подавлялось полностью кинетином в концентрации 1,0 мкг/мл и частично — при концентрации 0,1 мкг/мл.

Под действием кинетина и бензиламинопурина наблюдалось (Scott a. Liverman, 1956) усиление разветвления листьев. Обработка кинетином интактных корней лука приводит к увеличению скорости деления клеток кончика корня (Guttman a. Black, 1958); подобная же стимуляция деления под воздействием кинетина была обнаружена также и у инфузории (*Paramecium caudatum*). В других исследованиях показано, что при воздействии на ненарушенные корни кинетин оказывает заметное угнетение митозов. Изучалась роль взаимодействия кинетина и ауксина в явлении апикального доминирования у побегов высших и некоторых низших растений; при введении кинетина возобновляется активность боковых почек побега гороха, ингибированных α -нафтилуксусной кислотой (Wickson a. Thimann, 1958 и др.). Введение кинетина приводит к ускорению цветения (Чайлахян и Бутенко, 1959); обнаружено стимулирующее действие кинетина на зеленение изолированных листьев, старение которых при этом задерживалось (Кулаева, 1962). Изучение действия кинетина и других производных пуринов и пиримидинов в настоящее время интенсивно развивается.

ГИББЕРЕЛЛИНЫ

В конце 20- и начале 30-х годов японскими исследователями была открыта группа веществ, сильно и своеобразно действующих на рост растений. У риса при заболевании, вызываемом грибом Гибберелла, наблюдалось сильное удлинение побегов, обусловленное продуцированием грибом веществ, названных гиббереллинами. В настоящее время эти вещества изучены, известны формулы гиббереллинов и их производных.

Гиббереллины оказались широко распространенными натурными веществами, встречающимися как у низших, так и высших растений. В настоящее время из растений выделено и идентифицировано несколько гиббереллинов и гиббереллиноподобных веществ.

Вследствие крайней сложности синтеза гиббереллинов разработаны способы их биологического получения, в частности в этом направлении много сделано Н. А. Красильнико-

вым и сотрудниками Всесоюзного института удобрений и агропочвоведения (ВИУА) (см. Муромцев и др., 1962). Испытание гиббереллинов разного происхождения проводилось также в лаборатории М. Х. Чайлахяна; последним разработана инструкция по испытанию и применению гиббереллинов (Чайлахян, 1961).

Большая работа проводится Н. А. Красильниковым с сотрудниками по выявлению гиббереллиноподобных и других активаторов и ингибиторов роста, содержащихся в микрофлоре почвы (Красильников, 1958; Асева и др., 1959).

Гиббереллины обладают высокой физиологической активностью: эффективные концентрации обычно измеряются миллиграммами на литр. Используют гиббереллины в виде растворов, которые по каплям наносят на верхушечные почки; применяется также опрыскивание растений растворами гиббереллинов, смазывание пастой с гиббереллином и т. д.

После открытия гиббереллинов сначала возникла мысль, что они действуют подобно ауксинам. Однако затем, когда стали известны различные проявления очень своеобразного действия гиббереллина, стало ясно, что действие гиббереллинов нельзя свести только к тому пути, которым обычно действуют ауксины.

У растений, обработанных гиббереллинами, наблюдается прежде всего сильное вытягивание стеблей, что особенно заметно у растений с заторможенным ростом стебля — у карликовых и розеточных форм; карликовые формы являются наиболее показательным тест-объектом для изучения действия гиббереллинов (Brian a. Hemming, 1957, 1958; Phippey, 1956 и др.). Например, генетическую карликовость кукурузы связывают с отсутствием способности к накоплению достаточного количества гиббереллина в тканях (Phippey, 1961 и др.).

В настоящее время уже ясно, что в некоторых случаях вызываемое гиббереллинами вытягивание стебля отчасти является следствием активирования клеточных делений. Иногда вытягивание стебля быстрее и легче происходит в соцветии, чем в вегетативном стебле. У *Iberis amara*, например, наблюдали очень небольшое увеличение длины вегетативного стебля, но длина терминального соцветия значительно возрастала (Sironval, 1961). В этих случаях деление клеток играет значительную роль. Обнаружено (Sachs a. Lang, 1957, 1961), что у белены при этом активируются клетки зоны, лежащей непосредственно под апикальной меристемой.

Сильное действие гиббереллина на рост стебля помогло вскрыть ряд интересных закономерностей формирования стебля и соцветия.

До конца 1950 г. при обсуждении процессов роста стебля касались прежде всего деления клеток в апикальной меристеме и вытягивания клеток в нижележащих участках стебля.

Позже (Sacks a. Lang, 1961 и др.) в опытах с гиббереллином были получены данные, показывающие несомненное широкое распространение субапикальной меристематической активности, которая может превышать активность апикальной меристемы. Оказалось, что в то время, как организация стебля главным образом зависит от апикальной меристемы, гистогенез стебля, т. е. формирование клеток и тканей, составляющих зрелый стебель, происходит в субапикальной, которая может рассматриваться как интеркалярная меристема.

Новейшие исследования показывают, что под действием гиббереллинов не только активируется деление клеток, но также ускоряется их растяжение. Гиббереллины оказывают сильное влияние на функциональные процессы, происходящие в точках роста, изменяют скорость и направление деления клеток.

Гиббереллины ускоряют цветение длиннодневных растений даже в условиях короткого дня (Lang, 1956; Rünsow a. Harder, 1956 и др.), но и у короткодневных растений вызвать цветение на длинном дне удавалось реже (Чайлахян, 1959 и др.). Причины такой отличной реакции на обработку гиббереллинами растений разных фотопериодических групп остаются пока неясными.

Чайлахян (1959 и др.) высказывает предположение, что гиббереллины относятся к комплексу веществ, являющихся «гормоном цветения», или «флоригеном». Он считает допустимым в настоящее время, что флориген является не однокомпонентным гормоном, как это ему представлялось ранее, а состоит по крайней мере из двух основных компонентов: 1) гиббереллина, стимулирующего рост стебля, что у многих растений является существенным условием перехода к цветению, и 2) антезина, стимулирующего развитие цветочных зачатков и как бы являющегося гормоном цветения уже в более узком смысле. Чайлахян предполагает, что особенно высокая эффективность воздействия гиббереллинов на длиннодневные формы может объясняться тем, что у этих видов развитие стебля для перехода к цветению бывает во многих случаях основным лимитирующим условием; при отсутствии соответствующих условий они долго не развивают настоящего стебля и не переходят к цветению. У таких видов обработка гиббереллином быстро сказывается в ускорении развития стебля, за чем следует появление и развитие цветочных зачатков. Для растений короткого дня развитие стебля не является лимитирующим условием для зацветания, и поэтому, как предполагает Чайлахян, гиббереллин не оказывает такого ускоряющего действия на цветение. Механизм действия гиббереллина пока остается совершенно неясным.

Однако едва ли переход к цветению может зависеть только от количественных соотношений двух гормональных веществ,

так как в исследованиях самого же Чайлахяна некоторые другие вещества (в частности, кинетин) способствовали зацветанию.

Действие гиббереллина на рост стеблей изучалось также у озимых злаков. Так, при испытании действия гиббереллина на озимые злаки в отсутствие яровизации гиббереллин вызывал определенный морфогенетический эффект (Koller, Highkin a. Caso, 1960). У трех видов: ячменя кентусского (*Hordeum vulgare* var. *kentuski*), ячменя луковичного (*Hordeum bulbosum*) и у ржи Петкусской (*Secale cereale* var. *Winter Petcus*) гиббереллин вызывал активирование боковых меристем на зародышевых узлах верхушки стебля как при коротком, так и при длинном дне. Эти боковые меристемы дифференцировались в зачатки цветков или в вегетативные побеги. У ячменя почти всегда развивались цветочные зачатки, тогда как у ржи это встречалось редко; у апикальной меристемы обычно после обработки наблюдался нормальный вегетативный рост. Авторы исследования, несмотря на появление цветков, делают вывод, что гиббереллин в этих явлениях играет роль, которая ограничивается активацией боковых меристем верхушки побега.

У многих двулетних форм, у которых в первый год жизни обычно развивается только вегетативный укороченный побег, гиббереллин вызывает быстрое развитие стебля и ускоряет цветение, и это происходит в первый же год жизни (свекла, морковь, редька, рапс и др.).

У некоторых растений усиленное удлинение под влиянием гиббереллина побегов приводит к ослаблению развития репродуктивных органов и к снижению урожая зерна.

Изучалось действие гиббереллина на плодообразование (Wittwer, Bukovac, Sell a. Weller, 1957). Отмечены ускорение цветения и стимуляция образования партенокарпических плодов у томата и других растений. Действие гиббереллина на развитие партенокарпии в общем сходно с действием ИУК, однако в случае гиббереллина эффективные концентрации оказались значительно ниже, чем при обработке ИУК и другими индольными производными. Многие исследователи приходят к выводу, что действие гиббереллина на цветение не специфично, но обусловлено вызываемым этим агентом сильным ускорением роста вегетативных органов — стебля и листьев, в результате быстро увеличивается число листьев, отчего в ряде случаев зависит переход к цветению (Wittwer et al., 1957; Lang, 1956 и др.).

Обнаружен положительный эффект влияния гиббереллина на продуктивность зимних пастбищ.

Досталь (Dostal, 1959) изучал действие гибберелловой кислоты на коррелятивные явления в росте растений. Среди разнообразных изменений роста, вызываемых гиббереллином

у растений, одним из наиболее характерных является изменение коррелятивного влияния органов друг на друга, в частности уменьшение ингибирующего действия листьев и запахающих органов. Его работы проводились с несколькими видами *Bryophyllum*, которые не цветут при условиях постоянного фотопериода. Для зацветания после пребывания на длинном дне, когда у растений образовывались длинные междуузлия и черешковые овальные листья, их надо было подвергать действию укороченного дня (не более 12 ч) в течение 10 дней, а если растения сначала выдерживались на коротком дне и образовывали очень короткие междуузлия и круглые почти сидячие листья, для зацветания их надо было потом на 20 дней переводить на длинный день (не менее 13 ч) и затем снова на короткий на 10 дней. Испытания гиббереллина показали, что если растения в форме розеток подвергались в течение 12 дней продолжительному действию короткого дня, то гиббереллин способствует зацветанию; если после обработки гиббереллином такие растения подвергнуть продолжительному освещению или условиям длинного дня, то у них не появляются цветочные зачатки, хотя они сильно удлинялись, образуя длинные междуузлия и новые овальные черешковые листья. Таким образом, гиббереллин может заменить воздействие длинным днем, но не заменяет специфического действия на зацветание короткого дня.

Исследовалось также влияние гиббереллинов на прохождение растениями периода относительного покоя. Оказалось, что гибберелловая кислота вызывает удлинение периода покоя у древесных растений, если они подвергались обработке осенью. Однако реакция разных видов растений в этом отношении часто существенно различается. Например, некоторые виды клена, каштан, рододендрон при осенней обработке не изменяют характер роста и весной у них не обнаруживаются изменения в длительности покоя или они очень слабые. У некоторых видов обработка гиббереллином вызывает задержку раскрытия почек весной, а иногда обнаруживается повреждение ветвей. По мнению авторов, эти повреждения вызваны тем, что осенью обработка гиббереллином у этого растения вызвала активирование роста и затем молодые ткани были повреждены морозом.

Испытывалось действие гиббереллина на состояние покоя различных семян. Оказалось, что у многих видов обработка семян гиббереллином ускоряет их прорастание. В опытах Кана (Канп, 1960), наблюдавшего действие гиббереллина на прорастание семян салата при разных условиях освещения, были обнаружены интересные закономерности изменения эффективности гиббереллина в зависимости от воздействия красными и дальними красными лучами. Гиббереллин способствует прорастанию этих семян в темноте, если оно нормаль-

но не происходило в отсутствие стимулятора вследствие относительно низкой супраоптимальной температуры прорастания, а также из-за темнового ингибирования, ингибирования предварительным воздействием высокой температурой и ингибирования дальними красными лучами. Гиббереллин оказался способным заменить действие света на прорастание во всех случаях, когда свет стимулирует прорастание этих семян.

Воздействие гиббереллина часто вызывает активирование спящих почек (например, у побегов свеклы), изменение размеров и формы листьев, иногда цветков. Основной причиной этих изменений является влияние гиббереллина на функциональную способность точек роста, на скорость и направление деления клеток и растяжение последних.

Изучение влияния кинетина, ИУК и гибберелловой кислоты на активность нуклеаз в гипокотылях фасоли (активность рибонуклеазы и дооксирибонуклеазы определялась методом Гольдена и Пири) показало, что, в отличие от ИУК и кинетина, гиббереллин не вызывает сколько-нибудь заметных изменений в активности этих ферментов (Maciejewska-Potarczyk, 1959).

Проведено исследование (Ormgod a. Williams, 1960) влияния 2,4-Д и гибберелловой кислоты на фосфорный обмен клевера. Опрыскивание как тем, так и другим веществом в дозе 50 мкг на растение вызывало увеличение кислоторастворимого органического фосфора и соответствующее уменьшение неорганического фосфора уже через одну минуту после обработки. Черешки и стебли не изменялись под действием обоих регуляторов роста, тогда как листья не изменялись после гиббереллина, но заметно реагировали на 2,4-Д при дозе 5 мкг на растение.

Имеются данные (Coulombe et Raquin, 1959 и др.), что обработка гиббереллином иногда вызывает активирование процессов фотосинтеза, дыхания и транспирации, однако это не всегда наблюдается даже при условии значительного изменения в сухом весе растений.

Гиббереллин может стимулировать рост растений и в отсутствие фотосинтеза и в кратковременных опытах не вызывает непосредственного возрастания скорости фотосинтетического связывания CO_2 (меченной C^{14}) (Haber, Carrier a. Epochs, 1961). После обработки гиббереллином может иметь место снижение содержания хлорофилла в растениях (Янишевский, 1961 и др.).

Многие исследователи отмечают изменения азотного обмена под влиянием гиббереллина. В частности, Ф. В. Янишевский (1961) в опытах с коноплей обнаружил заметное снижение содержания общего азота и сильное уменьшение белкового азота, тогда как небелковых растворимых форм оказалось больше.

Средняя длина (мм) отрезков междоузлий гороха после 24 ч роста в буферном растворе с добавлением сахарозы, ИУК (10 мкг/мл) и гиббереллина (10 мкг/мл) (по Брайену и Хеммингу)

Буферный раствор	Ростовые вещества	Длина отрезка, мм		
		опыт 1	опыт 2	опыт 3
Сахарозы нет	нет	6,8	6,8	6,6
	ИУК	8,2	8,6	8,0
	гиббереллин А	6,5	7,0	6,5
	ИУК + гиббереллин А	9,0	9,1	8,3
Добавлено 2% сахарозы	нет	6,9	7,6	6,6
	ИУК	9,0	9,1	8,1
	гиббереллин А	6,9	7,2	6,5
	ИУК + гиббереллин А	9,6	9,9	10,0
Стандартная ошибка		0,17	0,15	0,15

Ряд исследователей (Гукова и Фаустов, 1960; Watanabe a. Stutz, 1960 и др.) предполагают, что действие гиббереллина обусловлено ингибированием оксидазы ауксина, что способствует поддержанию высокого уровня содержания ауксина в тканях. Однако многие реакции растений на введение гиббереллина резко отличаются от действия ауксина, в частности ауксин не способен ускорить стебление озимых злаков без яровизации.

Действие гиббереллина сравнивалось с действием ИУК на разных объектах и в разных условиях. Так, изучалось (Brian a. Hemming, 1957 и др.) действие гиббереллина и ИУК на растяжение клеток в опытах с карликовым горохом. Гиббереллин и ИУК испытывались как отдельно, так и при совместном применении. Результаты этих опытов (табл. 18) показывают, что у изолированных отрезков междоузлий гороха после прибавления гиббереллина (10 мкг/мл) и 24-часового их пребывания в буферном растворе с сахарозой удлинение не увеличивалось, тогда как ИУК (10 мкг/мл) вызывала значительную стимуляцию растяжения клеток стебля; совместное действие гиббереллина и ИУК приводит к некоторому усилению эффективности. Действие гиббереллина на рост существенно отличается от действия ауксинов, так как он не вызывает непосредственного усиления растяжения клеток у изолированных тканей, что характерно для ауксинов. Тем не менее внесение гиббереллина оказывает каким-то образом усиливающее действие на эффективность ИУК в растя-

жении клеток изолированной ткани. Причина этого явления пока еще остается неясной.

Имеются исследования, посвященные вопросу о взаимодействии между ИУК и гиббереллином в активности камбия. Обработка гибберелловой кислотой в отсутствие экзогенного ауксина способна стимулировать деление камбия, но образующиеся клетки слабо вакуолизируются, уменьшается лигнификация, типичной ксилемы не образуется. Когда вводится одна ИУК, то это приводит к некоторому количеству делений в камбии, связанных с образованием сосудов и с лигнификацией. Совместное применение ИУК и гиббереллина приводило к сильной стимуляции образования новой ксилемы. Гибберелловая кислота, очевидно, стимулировала деление камбия, а ИУК вызывала вакуолизацию и лигнификацию образующихся клеток. Высказано предположение, что в том случае, когда применяется одна ИУК, имеет место синергизм этого агента с малым количеством эндогенного гиббереллина, имеющегося в стебле. Если это действительно так, то первичный эффект ИУК на образование ксилемы состоит в том, что она способствует скорее дифференциации тканей, чем делению клеток. Нормальное образование ксилемы тогда должно было бы вовлекать взаимодействие обоих эндогенных агентов — ИУК и гиббереллина. Предполагается также положительное действие гиббереллина на развитие флоэмы. Анализ взаимодействия гиббереллина и ауксина в ткани стебля гороха (Galston a. Warburg, 1959) показал, что действие ауксина и гиббереллина на удлинение стебля является при совместном применении большей частью аддитивным, хотя в отдельных случаях совокупное действие сказывалось несколько меньше суммарного. Авторы исследования считают, что существует синергизм в действии этих двух агентов и что характер полученных результатов можно трактовать как свидетельство необходимости наличия «третьего» фактора для взаимодействия гиббереллина и ИУК. Они предполагают, что подобный фактор, по-видимому, имеется в очень незначительном количестве в ткани этилированного стебля гороха, но его много в зеленых тканях и этот фактор может действовать через механизм, защищающий ауксин от разрушения.

Подобное совместное действие гиббереллинов и ИУК было отмечено во многих работах (Brian a. Hemming, 1958; Pilet, 1957; Purves a. Hillman, 1958 и др.).

Гиббереллины могут быть использованы в различных направлениях. При помощи гиббереллина можно изменить сроки стеблевания и цветения, вызывать значительные изменения в росте стеблей, что у прядильных растений может значительно повышать выход волокна и улучшать его качество (Янишевский, 1961 и др.); можно изменятьхождение периода относительного покоя, наступление и прекращение

покою. По-видимому, при соответствующих условиях гиббереллин может значительно ускорять рост семян древесных растений и образование новых побегов (Комиссаров, 1961 и др.). С помощью гиббереллинов можно влиять на химический состав растений, соотношение в росте отдельных органов (Мосолов и Мосолова, 1959; Муромцев и др., 1962 и др.); обработка гиббереллином винограда приводит к значительному увеличению сахаристости и увеличению размера и количества ягод, т. е. к повышению урожая (Катарьян и др., 1960).

Однако необходимы дальнейшие исследования по выявлению лучших условий применения гиббереллина для отдельных культур, по устранению неблагоприятных физиологических изменений, вызываемых этим агентом. Обработанные гиббереллином растения становятся сильно вытянутыми, приобретают хлоротичный вид вследствие сниженного содержания хлорофилла: гиббереллин нередко вызывает ослабление роста корней, иногда приводит к изменению формы органов.

Показана значительная роль условий питания для эффективности гиббереллина; при низком уровне снабжения растений важнейшими питательными веществами (азотом, фосфором и др.) действие гиббереллина становится неблагоприятным.

Гиббереллины, несомненно, представляют собой те вещества, использование которых позволяет управлять ростом и развитием растений, и это делает необходимым дальнейшее интенсивное изучение природы их действия.

ИНГИБИТОРЫ РОСТА И ГЕРБИЦИДЫ

Еще в конце прошлого века стало известно вредное действие на рост растений выделений корней, способствующих «утомлению» почвы.

Причины задержки прорастания семян в сочных плодах также давно привлекали внимание исследователей. Г. Молиш один из первых высказал мнение, что в семенах и других органах растений существуют вещества, тормозящие прорастание. В дальнейшем это мнение получило экспериментальное подтверждение. Так, В. Н. Аксентьев (1927) показал, что вытяжки из семян тормозят прорастание. Он полагал, что эти тормозящие агенты не специфичны по своему действию, но все-таки задерживают прорастание не всех семян. В свое время был поставлен вопрос, почему в сочных плодах семена остаются непроросшими. Некоторые исследователи склонны были признать, что помимо роли высокого осмотического давления клеточного сока в тканях сочных плодов для прорастания семян имеет значение и наличие веществ, тормозящих прорастание. Некоторые ученые считают, что благоприятное действие почвы на прорастание многих семян связано с адсор-

бированием почвой тормозящих веществ. Имеющиеся в литературе данные по ингибиторам прорастания семян (см. сводки Evenari, 1949; Bentley, 1958 и др.) позволили разделить эти вещества на несколько групп, различающихся как по химической природе, так и по принципу их действия. Наиболее характерны следующие группы ингибиторов прорастания: 1) осмотически активные вещества (при достаточной концентрации), такие, как сахара, органические кислоты и т. д., 2) алкалоиды, 3) дубильные вещества, 4) дыхательные яды (синильная кислота и др.), 5) восстановители (этилен, аммиак, ненасыщенные лактоны и т. д.), 6) аминокислоты (триптофан и другие в повышенной концентрации), 7) антиауксины. При изучении причины различного поведения верхнего и нижнего семени в плодах дурнишника обнаружено (Wareing a. Voda, 1957), что они содержат два вещества, являющиеся ингибиторами роста; эти вещества растворимы в воде, флуоресцируют и их можно разделить при помощи бумажной хроматографии. Эти ингибиторы, как указывают авторы, являются специфичными для семян и не содержатся в других частях растений. Ингибиторы накапливаются во время развития зародыша и быстро исчезают после прорастания.

Было обнаружено, что кумарин, встречающийся в некоторых растениях, также обладает ингибирующим рост семян действием. Эта особенность действия кумарина была подтверждена работами и других исследователей.

Варга и Кевес (Varga a. Köves, 1959) изучали ингибиторы прорастания в сухих плодах. Они пришли к выводу, что все ингибиторы в сухих плодах являются фенольными кислотами, их депсидами или полидепсидами; эти вещества в различных плодах встречаются в разных комбинациях и количественных соотношениях, но они не специфичны. Сравнивая ингибиторы, обнаруженные в сухих плодах, с ингибиторами мясистых плодов, авторы отмечают значительное соответствие, что приводит их к заключению, что роль фенольных кислот как ингибирующих веществ является общей для высших растений. Было установлено, что из плодов, остававшихся на дереве до весны, большая часть ингибиторов вымывается, и это зависит в значительной мере от структуры перикарпия и от химической природы ингибиторов; хранение плодов в сухом состоянии не оказывает влияния на свойства и количественное содержание ингибиторов.

Среди веществ фенольной группы встречается немало соединений, способных оказывать значительное действие на рост клеток. В работах М. С. Бардинской с сотрудниками было установлено, что некоторые фенолы, в частности феруловая кислота, обладают в определенных концентрациях стимулирующим действием. В. И. Кефели (1965 и др.) удалось

выделить и идентифицировать ряд природных ингибиторов роста растений, некоторые из которых оказались фенольными соединениями. Он установил формулы строения ингибиторов из почек ивы: флавоноидного ингибитора (гликозид-о-гидрокумарат) и фенол-кислоты (гликозид-о-гидрокумаровая кислота); в коре винограда обнаружил ингибитор роста, оказавшийся хлорогеновой кислотой; показал наличие сезонных изменений в содержании ингибиторов в почках и коре ряда древесных растений, а также наличие связи между способностью черенков к укоренению и особенностями баланса ауксинов и ингибиторов. Природные ингибиторы Кефели относит главным образом к антиауксинам, так как они вызывают торможение действия ауксинов на рост.

Швабе (Schwabe, 1956) обнаружил у *Kalanchoe blossfeldiana* диффундирующие вещества, образующиеся при выдерживании растения на длинном дне и передающиеся в те части растения, которые подвергаются действию короткого дня, что способствует цветению. Автор приходит к выводу о существовании особых ингибиторов цветения, действие которых проявляется при таком режиме освещения, к которому растение не адаптировано. Гэтридж (Guttridge, 1959) проводил опыты с побегами смородины, используя метод прививок. Когда донорное растение подвергалось действию длинного или короткого дня, но с перерывом темноты кратковременным освещением, то у растения-рецепиента наблюдалось увеличение длины черешка и размеров пластинок и запаздывало цветение, хотя само растение (подвой) было на коротком дне. Реакция подвоя усиливалась, если донорные растения подвергались освещению полным дневным светом на 3 ч раньше утром, чем подвой. Предполагается, что это раннее освещение ускоряет переход веществ от более рано к более поздно освещенным растениям. Опыты с радиоизотопом фосфора показали, что P^{32} передвигается свободнее от старых к молодым растениям, за исключением тех случаев, когда более старые растения были лишены листьев или когда более молодые подвергались действию полного освещения более длительный период времени ежедневно, чем соединенные с ними растения. Автор полагает, что в его опытах получено доказательство существования регулирующих рост веществ, которые стимулируют вегетативный рост и угнетают развитие цветочных зачатков. Он считает возможным, что регулирование вегетативного роста и цветения у смородины в основном выполняется особой системой регуляторов, стимулирующих вегетативный рост и задерживающих переход к цветению. Однако результаты приведенных опытов со смородиной можно толковать и иначе; здесь нет необходимости в допущении специфически действующих ингибиторов цветения, одновременно усиливающих рост вегетативных органов, так

как взаимовлияние компонентов прививок может осуществляться комплексом веществ, изменяющих некоторые стороны обмена, особенно важные для характера процесса развития.

Как и при изучении стимуляторов роста, открытие сильного ингибирующего действия на рост растений некоторых синтетических препаратов дало толчок к разработке эффективных средств подавления роста. Для торможения прорастания зимующего в хранилищах картофеля и других овощей в настоящее время известен ряд эффективных химических средств. Зарубежными и отечественными (Ракитин, 1961 и др.) исследованиями показана пригодность для указанной цели метилового эфира α -нафтилуксусной кислоты и ряда других веществ.

Интересным ингибитором роста растений оказался гидразид малеиновой кислоты (ГМК). В настоящее время им пользуются в некоторых странах для «химической стрижки» газонов, так как обработка этим препаратом сильно тормозит рост травы, иногда вызывает отмирание почек.

По-видимому, ГМК вызывает сильные нарушения обмена, в частности тормозит биосинтез РНК. В работе К. Л. Поволоцкой с сотрудниками (1960) приведены особенности взаимодействия в тканях растений урацила, рибофлавина и ГМК. Оказалось, что рибофлавин снимает тормозящее действие ГМК. Авторы склонны объяснять это явление способностью рибофлавина катализировать фотоокисление, что может приводить к инактивации ГМК. Обнаружено также снижение содержания ИУК под действием ГМК и быстрое возрастание ее содержания при введении урацила или рибофлавина.

Сходство структурных формул ГМК и урацила приводит к предположению о возможности при введении ГМК конкурентного торможения превращений урацила, что может сказываться на нуклеиновом обмене.

Существуют указания об угнетающем действии ГМК на активность дегидрогеназ; под влиянием ГМК значительно снижается эффективность гиббереллина (Брайн и Хемминг, 1957).

ГМК вызывает задержку роста растений часто без заметных признаков отмирания отдельных частей, без изменения окраски, без изгибов побегов, и этим его действие отличается от многих других ингибиторов и гербицидов.

Интересными ингибиторами роста являются также карбоматы, сильно изменяющие активность меристем вследствие антимитотического действия. Применение карбоматов в исследованиях над ролью субапикальной меристемы в гистогенезе стебля Сакс и Ланг (Sachs a. Lang, 1961 и др.) позволило выявить их значение в формировании стебля и соцветия отдельных зон верхушек.

В настоящее время начали привлекать к себе внимание вещества, тормозящие вытягивание междоузлий — ретарданты. Действие этих веществ как бы противоположно действию гиббереллинов на рост стеблей и потому многие их называют антигиббереллинами. Эти вещества стали успешно испытывать для борьбы с полеганием; к антигиббереллинам относятся некоторые четвертичные соли аммония («АМО-1618»), производное фосфония («Фосфон»), а также хлорхолин хлорид («ССС») и бромхолин бромид («БСБ»).

Широкое применение ингибиторы роста получили в области химической борьбы с сорняками. Здесь особенно ценным свойством многих ингибиторов наряду с высокой физиологической активностью и малыми эффективными дозировками оказалась способность к различному действию на разные виды растений, т. е. к селективному гербицидному действию. В настоящее время известно уже большое количество разнообразных гербицидов, различающихся как по химическому составу и принципу действия, так и по технике использования и применению их по растительным объектам (Мельников и др., 1954; Маштаков и др., 1960; Тукей, 1958 и др.).

В качестве гербицидов используются прежде всего некоторые вещества группы ауксинов. Наиболее широко известным гербицидом этой группы является 2,4-Д (дихлорфеноксисукусная кислота). В малых дозах она оказывает типичное для ауксинов стимулирующее действие на рост растений, а в повышенных дозировках является очень сильным ингибитором роста, более активным, чем ИУК в высоких концентрациях. Причем оказалось возможным применять эти вещества в качестве «селективных» гербицидов, так как они значительно сильнее угнетают двудольные, чем злаки, почему их удобно применять для обработки посевов пшеницы и других культурных злаков. Гербициды, относящиеся к ауксинам, эффективны в очень малых дозировках, что облегчает технику их применения, позволяет использовать сельскохозяйственную авиацию и т. д.

В качестве гербицидов в настоящее время применяются также бензойные кислоты и их производные (тринодбензойная кислота и др.). Используется также большое количество химических веществ иного действия, чем ауксины.

Различают гербициды контактного действия, эффективные при непосредственном соприкосновении с тканями растений, к которым относятся 2,4-динитроортокрезол (ДНОК), 2,2-динитро-6-фторбутилфенол (ДНБФ), пентахлорфенол и др. К сосудистым гербицидам, передвигающимся по растению, главным образом по проводящей системе, относятся гидразид малеиновой кислоты, производные мочевины (N-фенил-N, N-диметил-мочевина и др.), карбоматы (ИФК или изопропилфенилкарбомат, хлор-ИФК и др.), аминокрезол и др. К

редвигающимся относятся также гербициды группы ауксинов.

В качестве селективного гербицида для посевов кукурузы известен симазин (сульфометил-диазин).

Принципы действия гербицидов довольно разнообразны и для многих из них мало изучены. Наиболее исследовано действие 2,4-Д. Она сильнее поражает двудольные, чем злаки, вследствие особенностей анатомического строения стебля последних. Известно, что 2,4-Д угнетает синтетические процессы, в частности синтез нуклеиновых кислот, что в значительной степени обусловлено, по-видимому, нарушением дыхания, и окислительного фосфорилирования.

Для гидразида малеиновой кислоты существенным моментом считают торможение превращений урацила, что приводит к нарушениям нуклеинового обмена (Поволоцкая, Баскаков и др., 1960).

Карбоматы являются антимиотическими агентами, по-видимому, за счет нарушений обмена веществ.

Большое значение имеют также предвсходовые гербициды, уничтожающие в почве семена и всходы сорняков. К ним относятся карбоматы и ряд других.

Возможность химическими способами очищать поля от сорных растений избавляет от необходимости проводить специальные приемы обработки почвы, значительно упрощая агротехнику. Особенно ценными являются, по-видимому, гербициды предвсходового действия, уничтожающие сорняки еще до развития растений основной культуры. Стали появляться препараты, эффективные в столь малых дозах (всего несколько килограммов на гектар), что техника их применения значительно упрощается.

Некоторые гербициды (цианамиды, динитроортокрезол и др.) могут применяться для ускорения опадения листьев — дефолиации, что бывает важно для механизированной уборки ряда культур, в особенности хлопчатника (Ракитин и Овчаров, 1957; Тукей, 1958 и др.).

Разрабатываются также и приемы дефолиации деревьев, так как иногда важно бывает заставить деревья сбросить листья до наступления холодов (Ракитин и Гейден, 1959; Ракитин и Имамалиев, 1959 и др.).

При применении химических воздействий много внимания приходится уделять обеспечиванию достаточного проникания действующего вещества в ткани растений. При применении растворов необходимо, чтобы они хорошо смачивали поверхность листьев и других органов, для чего иногда прибавляются вещества, уменьшающие поверхностное натяжение (алкилфениловые эфиры полиэтиленгликоля и др.) для лучшего прилипания прибавляют небольшое количество клея; некоторые препараты применяются в виде суспензий, аэрозолей, фумигатов и т. д.

Для эффективности препаратов ростовых веществ и гербицидов большое значение имеют пути превращений их в тканях, изучению которых очень помогает изотопный метод. В отношении ИУК известно образование в тканях ее альдегида, производных с фенолами, кроме того, как уже указывалось, ИУК подвергается окислительному распаду, скорость которого в значительной мере зависит от состояния тканей, от активности оксидазы ИУК. 2,4-Д в тканях также подвергается распаду: чаще наблюдается декарбоксилирование и распад боковой цепи, ведущий к потере активности; у некоторых растений при введении 2,4-Д происходит образование токсических продуктов, в частности скополамина. Гидразид малеиновой кислоты в тканях может обезвреживаться, соединяясь с глюкозой с образованием глюкозида. 2,4-Динитрофенол, являющийся ингибитором процессов фосфорилирования, в тканях на свету может превращаться в вещество с совершенно иной функцией — 2-амино-4-нитрофенол, способное служить кофактором фотосинтетического фосфорилирования.

Учитывая характер превращений применяемых веществ, можно оказывать на них влияние, обеспечивающее сохранение эффективности препарата. Можно одновременно вводить ингибиторы разрушительных реакций. Например, окисление ИУК задерживается введением ионов кобальта, что делает кобальтовую соль ИУК очень эффективной.

Все это показывает значение исследований над продуктами превращений химических регуляторов в тканях растений.

При разработке приемов химической регуляции роста очень важно изучение закономерностей ответных реакций растений на химические воздействия. Не всегда принимается во внимание своеобразие реакций тканей, которые по своему направлению могут быть противоположны действующему фактору. Например, при применении восстановительных агентов принято считать, что они должны вызывать сдвиг в сторону преобладания восстановлений, способствовать понижению окислительно-восстановительного потенциала (Siegel a. Porto, 1961 и др.). Между тем обработка восстановителем чаще всего вызывает снижение восстановительной активности и повышение окислительно-восстановительного потенциала, воздействие же окислителем может приводить к понижению потенциала (Синюхин, 1957 и др.). Известно, что восстановители за счет конкурентного торможения могут снижать активность компонентов дыхательной цепи, обладающих отрицательным окислительно-восстановительным потенциалом, и доказано, что под действием подобных агентов блокируется окисление восстановленного ДДН и нарушается функционирование пиридиновых дегидрогеназ (Vines et al., 1960). Известно также, что при введении ионов щелочных металлов усиливается образование органических кислот, а при воздейст-

вин растворами с повышенной кислотностью происходит подщелачивание клеточного сока за счет освобождения аммиака в результате дезамидирования или дезаминирования. Все это показывает значение тщательного изучения реакций тканей растений на химические воздействия. Следует также учитывать, что при обработке побегов ростовыми веществами или гербицидами может изменяться градиент содержания ауксинов (или других физиологически активных веществ), градиент окислительно-восстановительного потенциала и других биохимических показателей, имеющих большое физиологическое значение; это может вызвать изменение полярных свойств побега и коррелятивных соотношений и связанные с ним изменения роста, что и имеет место при применении 2,4-Д и некоторых других агентов.

Несмотря на большое число известных природных ростовых веществ и ингибиторов роста, еще в литературе продолжают появляться сообщения о существовании новых, еще не изученных факторов роста (например, в незрелых плодах томатов, листьях и др.). Работа по обнаружению и идентификации природных регуляторов роста может дать еще много ценного, а возможности поисков синтетических препаратов почти неисчерпаемы. В этих исследованиях, как и при изучении превращений применяемых агентов в тканях, необходимо сотрудничество биологов и химиков, а при испытании на растениях — также участие агронома. При правильном координировании физиологических, химических и агрономических исследований химическая регуляция роста растений станет одним из наиболее эффективных средств повышения урожайности сельскохозяйственных культур.

ЛИТЕРАТУРА

- Аксентьев В. Н. Журн. Русск. бот. о-ва, 1927, 12. Асеева И. В., Кучаева А. Г., Палицын Н. П. и Струков В. В. Вести. МГУ, 1959, 3. Гукова М. М. и Фаустов В. В. Докл. ТСХА, 1960, 52. Зединг Г. Ростовые вещества растений. М., ИЛ, 1955. Катарьян Т. Г., Дрбоглав М. А. и Давыдова М. В. Физиол. раст., 1960, 7, 3. Комиссаров Д. А. ДАН СССР, 1961, 136, 5. Конарев В. Г. Нуклеиновые кислоты и морфогенез высших растений. М., «Высшая школа», 1959. Красильников Н. А. Природа, 1958, 7. Маштаков С. М., Матросов Б. Ф., Ледовский С. Я. Бюлл. Ин-та биол. за 1959 г., 5. Минск, 1960. Мельников Н. Н., Баскаков Ю. А., Бокарев К. С. Химия гербицидов и стимуляторов роста растений. М., 1954. Мосолов И. В. и Мосолова Л. В. Действие гиббереллина на рост и развитие сельскохозяйственных культур. Изв. АН СССР, сер. биол., 1959, 4. Муромцев Г. С., Трофимова М. Г., Желнова В. К. и Пеньков Л. А. Вестн. с.-х. науки, 1962, 11. Нелюбов Д. Н. Изв. импер. Акад. Наук, отдел физ.-матем. сер. VII, 1913, 31; 1914, 32. Поволоцкая К. Л., Баскаков Ю. А. и Хованская И. В. Физиол. раст., 1960, 7. Ракитин Ю. В. Усп. совр. биол., 1961, 52. Ракитин Ю. В. и Гейден Т. М. Физиол. раст., 1959, 6, 4. Ракитин Ю. В. и Имамалиев А. Физиол. раст., 1959, 6, 1. Сабинин Д. А. и Полозова

Л. Я. Физиол. раст., 4, 1. Синюхин А. М. Биофизика, 1957, 3, 3. Тетурев В. А. Бот. ж. АН СССР, 1940, 25. Тукей С. Г. Регуляторы роста в сельском хозяйстве. М., ИЛ, 1958. Турецкая Р. X. Приемы ускоренного размножения растений черенками. М., Изд-во АН СССР, 1949. Туркова Н. С. и Жданова Л. А. Сб. работ съезда Всесоюз. бот. о-ва. Л., Изд-во АН СССР, 1959. Туркова Н. С., Жданова Л. А. и Петербургская Е. А. Вестн. МГУ, 1959, 4. Туркова Н. С. и Клячко-Гурвич Г. Л. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, 1959, 64, 6. Туркова Н. С., Меркис А. И. Вестн. МГУ, 1958, 4. Холодный Н. Г. Избр. труды, т. 2. Киев, 1956. Чайлахян М. X., Бутенко Р. Г. Основные закономерности онтогенеза высших растений. М., Изд-во АН СССР, 1959; Гибберелины растений. М., Изд-во АН СССР, 1961. Чайлахян М. X., Бутенко Р. Г. и Любарская И. И. Физиол. раст., 1961, 8. Янишевский Ф. В. Физиол. раст., 1961, 8, 6.

Albersheim P. a. Bonner J. J. Biol. Chem., 1959, 234. Audus L. J. Plant growth substanes. London, 1959. Audus L. J., Garrard A. J. Expt. Bot., 1953, 4. Avery G. S., Burkholder R. H. a. Creighton H. B. Proc. Nat. Acad. Sci., 1936, 22. Bentley J. A. Ann. Rev. Plant Physiol., 1958, 9. Bonner J. Amer. J. Bot., 1949, 36; 4-th Int. Conf. on Plant Growth Regulat. Jowa State Univ. Press USA. 1961. Bonner J., Bandurski R. S. a. Millerd A. Physiol. Plantarum, 1957, 6. Bonner J. a. Wildman S. G. Growth, 1949, 11, 10. Brian P. W. a. Hemming H. G. Physiol. Plantarum, 1955, 8, 4; Naturwiss., 1957, 22; Ann. Bot., 1958, 22. Bünsow B. a. Harder R. Naturwiss., 1956, 43. Coulombe L. J. e. Paquin R. Canad. J. Bot., 1959, 37, 5. Cohen D., Ginzburg B. Z. a. Heitner-Wirguin C. Nature, 1958, 181. Darwin Ch. The power of movement in plants. London, 1880. Dostal R. Nature, 1959, 189. Eliasson L. Physiol. Plantarum, 1955, 8. Evenari M. Bot. Rev, 1949, 15. Galston A. W., Bonner J. a. Baker R. S. Arch. Biochem. Sos. Biophys., 1953, 42. Galston A. W. a. Kaur R. Proc. Nat. Acad., Sci. USA, 1959, 45. Galston A. W. a. Warburg H. Plant Physiol., 1959, 34. Goldacre P. L. Austr. J. Sci. Res., Ser. B. Biol. Sci., 1951, 4. Guttman R. a. Black A. Nature, 1958, 181. Guttridge C. G. Ann. Bot., 1959, 23, 90. Haber A. H. Carrier W. L. a. Enochs N. J. Nature, 1961, 190. Haber A. H. a. Tolbert N. E. Plant Physiol. 1957, 32. Hockett P. P. a. Thimann R. V. Amer. J. Bot., 1953, 40. Heath O. V. a. Clark J. E. Nature, 1956, 177. Heyn A. N. Proc. Akad. Wet.. Amsterdam, 1930, 33. Jacobs W. P. Jowa State univ. Press. USA. 1961, 397—410. Kahn A. Plant Physiol., 1960, 35, 2. Key J. L. Plant Physiol., 1961, 36, 2. Kögl F. u. Haagen-Smit A. J. H. Proc. Kon Nederl. Akad. Wet., Amsterdam, 1931, 34. Koller D., Highkin H. R. a. Caso O. H. Amer. J. Bot., 1960, 47, 6. Lang A. Naturwiss., 1956, 43, 12. Leopold A. C. a. Guernsey F. S. Proc. Nat. Acad. Sci., Washington, 1953, 39. Leopold A. C. a. Price C. A. The influence of growth substances upon sulphhydryl compounds. The chemistry and Mode of Action of plant Growth Substances. London, 1956. Maciejewska-Potapczyk W. Nature, 1959, 184. Marre E. a. Arrigoni O. Physiol. Plantarum, 1957, 10, 2. Marre E. a. Biancheth R. Biochim. a. Biophys. Acta, 1961, 48, 3. Marre E. a. Forti G. Physiol. Plantarum, 1958, 11, 1. Miller C. O., Skoog F., Okamura F. S., von Salza M. H. a. Strong F. M. J. Amer. Chem. Soc., 1955, 77. Muir R. M. a. Hansch C. Ann. Rev. Plant Physiol., 1955, 6. Naylor J. M. Canad. J. Bot., 1958, 36, 2. Niedergang-Kamien E. a. Leopold A. C. Physiol. Plantarum, 1957, 10, 1. Ordin L., Cleland R. a. Bonner J. Proc. Nat. Sci., USA, 1955, 41; Plant Physiol., 1957, 32. Ormrod D. P. a. Williams W. A. Plant Physiol., 1960, 35. Overbeek J. van. Proc. Nat. Acad. Sci., Washington, 1935, 21. Phinney B. O. Proc. Nat. Acad. Sci., Washington, 1956, 42; 4-th Int. Conf. on Plant Growth Regulat. Jowa State Univ. Press, USA, 1961. Pilet P. E. Compt. Rend.

Acad. Sci., Paris, 1957, 245. Purves W. K. a. Hillman W. S. *Physiol. Plantarum*, 1948, 11. Ray. P. M. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1958, 9; *Arch. Biochem. a. Biophys.*, 1960, 87, 1. Ropp A. *Plant Physiol.*, 1956, 31. Ruge U. *Ztschr. Bot.*, 1937, 31, 1. Sachs R. M. a. Lang A. *Science*, 1957, 125; 4-th Int. Conf. on Plant Growth Regulat. Jowa State Univ. Press, USA, 1961. Scott B. A. a. Liverman J. L. *Plant Physiol.*, 1956, 31. Schwabe W. W. *Ann. Bot.*, 1956, 20. Sell H. M., Wittwer S. H., Rebstock T. K. a. Redemann C. T. *Plant Physiol.*, 1953, 28. Shaw M., Sambarski D. J. a. Oaks A. *Canad. J. Bot.*, 1958, 36. 2. Siegel S. M., Porto F. 4-th Int. Conf. on Plant Growth Regulat. Jowa State Univ. Press, USA, 1961. Siegel S. M. a. Weitraub R. L. *Physiol. Plantarum*, 1952, 5. Sironval C. 4-th Int. Conf. of Plant Growth Regulat. Jowa State Univ. Press, USA, 1961. Sumiki Y. Kawarda A. 4-th Int. Conf. on Plant Growth Regulat. Jowa State Univ. Press, USA, 1961. Thimann K. V. a. Sweeney B. M. *J. Gen. Physiol.*, 1942, 21. Thimann K. V., Takahashi N. 4-th Int. Conf. on Plant Growth Regulat. Jowa State Univ. Press USA, 1961. Varga M. a. Kovcs E. *Nature*, 1959, 183. Veldstra H. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1953, 4. Wareing P. F. a. Voda H. A. *Physiol. Plantarum*, 1957, 10. Watanabe R. a. Stutz R. E. *Plant Physiol.*, 1960, 35, 3. Waygood E. R., Oaks A. a. Maclachlan C. A. *Canad. J. Bot.*, 1956, 34. Went F. W. *Rec. Trav. Bot. Neerl.*, 1928, 25. Wickson M. a. Thimann K. V. *Physiol. Plantarum*, 1958, 11. Wildman S. G. a. Bonner J. *Amer. J. Bot.*, 1948, 35. Wittwer S. H., Bukovac M. J., Sell H. M. a. Weller L. E. *Plant Physiol.*, 1957, 32.

ДВИЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Растениям не свойственна способность свободного передвижения в пространстве, тем не менее они могут двигаться; и эти движения крайне разнообразны и имеют большое приспособительное значение. Так, у растений происходит перемещение органов в виде изгибов за счет неравномерного роста отдельных сторон, как это бывает у листьев, стеблей, цветоножек и т. д.; многие слабо одревесневающие плагиотропные (наклонно растущие) побеги «ползут», продвигаясь вперед за счет прироста в длину, периодически образуя корни на новых участках стебля (многие тыквенные, ежевика, клевер *Trifolium repens* и др.); верхушки стеблей некоторых вьющихся растений способны к круговым движениям, что помогает им находить опору; побеги и листья поворачиваются по направлению к лучам солнца, чтобы лучше использовать свет; корни растений передвигаются в почве, изгибаясь по направлению к очагам питательных веществ. К движениям ростовым, т. е. совершаемым за счет изменения роста в отдельных участках тканей, относят так называемые тропизмы, настии, нутации и др.

Тропизмами называют изгибы органов растений под влиянием односторонне действующих факторов. При одностороннем освещении наблюдается обычно фототропизм — изгибы по направлению к свету вследствие различной интенсивности роста освещенной и теневой сторон. Сила тяжести также оказывает значительное влияние на направление роста органов растений и вызывает неодинаковую реакцию корней и побегов: если положить растение горизонтально, то вскоре корень изогнется книзу в силу свойственного ему положительного геотропизма, а у стебля, наоборот, появится изгиб кверху (отрицательный геотропизм), так как ему свойственно расти в направлении, противоположном силе земного притяжения — от центра Земли. Некоторым органам растений, например корням, свойствен также хемотропизм — изгибы расту-

щих частей под влиянием химических воздействий: положительный хемотропизм наблюдается обычно при наличии в почве очагов питательных веществ, по направлению к которым устремляются растущие корни; неблагоприятные химические воздействия вызывают отрицательный хемотропизм, т. е. изгибы в противоположном направлении. Поранения вызывают травмотропизмы, приводя к неравномерному росту, электрический ток — электротропизмы, односторонний нагрев часто вызывает термотропизмы, механическое воздействие — гаптотропизмы. Предполагается также (Крылов и Тараканова, 1960) существование у растений магнитотропизма — влияния на направление роста растений магнитного поля Земли.

Настиями называют движения растений, не связанные непосредственно с односторонне действующими факторами, но обусловленные изменениями физиологического состояния тканей, оказывающими разное действие на рост органов в отдельных их частях. Настии свойственны дорзовентральным органам, т. е. органам, отдельные стороны которых характеризуются неодинаковыми физиологическими свойствами и по-разному реагируют на изменение внешних и внутренних условий. Эпинастией называют изгиб органа книзу, гипонастией — изгиб вверх. Эпинастия листьев обычно связана с большим активированием растяжения клеток верхней стороны черешка, тогда как растяжение клеток нижней стороны обычно отстает, что и вызывает изгиб книзу. Настические движения наблюдаются также у цветоножек и других органов. Изменение освещения нередко вызывает фтонастии, изменения водоснабжения — гидронастии и т. д.

Некоторым органам, например верхушкам стеблей, усикам бобовых и т. д., свойственна способность к круговым движениям, или нутациям, вызываемым периодически повторяемыми изменениями интенсивности роста отдельных сторон органа. Нутации помогают вьющимся растениям находить механическую опору.

Помимо ростовых у растений наблюдаются также движения, обусловленные созданием неравномерного тургорного напряжения на разных сторонах органа. К тургорным движениям относят, например, сейсмонастические движения побегов и листьев мимозы (*Mimosa pudica* L.) и других чувствительных к механическим раздражениям растений. Подобные движения не связаны с необратимыми изменениями величины клеток и за ними обычно следует восстановление прежней ориентации органов.

Характер тропизмов и настий в значительной мере определяет ориентацию в пространстве стеблей и листьев и поэтому имеет большое значение для формы побега, и изучение физиологии движений растений может помочь решению мно-

гих задач растениеводства. В частности, имеются данные (Туркова, 1945, 1952 и др.), показывающие, что полегание злаков связано с ослаблением отрицательного геотропизма стеблей под влиянием нарушений энергетического обмена. В. Ф. Раздорский (1955) также считает, что изменение тропизмов при «чисто физиологической неполноценности» может приводить к полеганию злаков, однако при этом он склонен придавать большее значение не геотропизму, а гелиотропизму, т. е. изменениям ростовых реакций на солнечный свет.

При изучении физиологических основ движений растений много внимания уделялось изучению геотропической реакции. Н. Г. Холодному (1924) принадлежит одно из наиболее распространенных объяснений причин геотропических изгибов корней и побегов. Представления Холодного основаны на признании следующих положений: 1) зависимости интенсивности растяжения клеток от концентрации ауксина, 2) разной реакции корня и стебля на увеличение концентрации ауксина, 3) базипетального направления передвижения ауксина, установленного Ф. Вентом (Went, 1928). Он считал, что у растения, положенного горизонтально, нижняя сторона всегда оказывается богаче ауксином, чем верхняя, отчего клетки нижней стороны стеблей вытягиваются сильнее, что приводит к отрицательно геотропическому изгибу; у корней, для роста которых оптимальные концентрации ауксина чрезвычайно низки, скопление ауксина в клетках нижней стороны тормозит рост, что способствует отрицательно геотропическим изгибам. Объяснение Холодного не является вполне исчерпывающим и требует уточнения.

П. А. Генкель (1960) считает, что распределение ауксина в тканях разных сторон горизонтально ориентированного органа не может являться единственной причиной появления изгибов. По его мнению, одной из причин таких изгибов может служить неравномерное распределение протоплазмы, а вместе с тем и неравномерный синтез ауксинов в клетках разных сторон. По его мнению, различие реакций корня и побега на повышенные концентрации ауксина нельзя считать доказанным, и именно это является наиболее уязвимым моментом в объяснении Холодного.

Представления Холодного подвергались обсуждению также как основывающиеся на признании, что явления геотропизма не сопровождаются георостовой реакцией, т. е. под воздействием силы тяжести не изменяется общая интенсивность роста и не происходит изменений в общем содержании ауксина в изгибающейся зоне органа: верхняя сторона горизонтально ориентированного органа теряет столько ауксина, сколько приобретает нижняя. Это допущение основано главным образом на работах Долька (Dolk, 1936), одного из пионеров исследования этого вопроса. Вращая растения овса

и кукурузы в таком положении, что их колеоптили оказывались параллельно горизонтальной оси клиностата, он не наблюдал при этом изменения скорости роста, что давало основания предполагать отсутствие георостовой реакции. В опытах Долька для устранения нутаций верхушек последние придерживались сбоку тонким кольцом, а так как известно, что механические воздействия могут модифицировать геотропическую реакцию (Bennet-Clark et al., 1959), то его объяснения могут встретить возражения. Однако у колеоптилей овса, свободно изгибающихся под влиянием силы тяжести, также не наблюдается изменений скорости роста (Navez, 1933; Navez a. Robinson, 1933).

По-видимому, в отношении колеоптилей овса имеющиеся данные действительно свидетельствуют об отсутствии георостовой реакции. Однако наблюдения на других объектах, например корнях, говорят о сильном влиянии силы тяжести на интенсивность роста (BRAIN, 1935 и др.). При медленном вращении гипокотилей подсолнечника вокруг горизонтальной оси также увеличивается скорость роста; аналогичное явление обнаружено в опытах с некоторыми листьями и колеоптилями кукурузы. У большей части исследованных объектов при помещении корней в горизонтальное положение рост их подавлялся. Это было установлено при вращении на клиностате у чечевицы, полыни (Larsen, 1953), овса, люпина, подсолнечника и при нормальных изгибах после получения раздражения у горчицы и вики (Bennet-Clark a. Kefford, 1954), у гороха (Audus a. Brownbridge, 1957). Исключением, по-видимому, является кукуруза, у которой рост корней ускоряется в том случае, когда корни изгибались нормально при вращении на горизонтальном клиностате.

Все это указывает, что колеоптили овса скорее являются исключением из общего правила и вряд ли, как указывают некоторые исследователи (Audus a. Lahiri, 1961), поведение их следовало брать за основу при создании общей теории геотропической реакции. Многочисленные материалы относительно поведения других органов определенно указывают на заметное нарушение общей скорости роста, что, возможно, является отражением коррелятивного изменения содержания одного или многих ростовых веществ.

Все эти данные побудили Л. Дж. Аудуса и А. Н. Лагири (1961) пересмотреть классические данные, характеризующие общее содержание ростовых веществ во время геотропической реакции. Эти авторы, рассматривая данные работы Долька (Dolk, 1936), обнаружили, что при прямом сравнении количества ауксина, диффундирующего из верхушек вертикальных и горизонтальных колеоптилей овса и кукурузы, не обнаруживается сколько-нибудь заметной разницы, и это согласуется с отсутствием георостовой реакции. Собственные

	Единиц ауксина	На 1 вер- хушку
Верхушки целых вертикальных колеоптилей	1,07	1,1
» » горизонтальных колеоптилей	1,09	0,09
Верхние половины верхушек горизонтальных колеоптилей	0,68	0,18
Нижние половины верхушек горизонтальных колеоптилей	1,07	0,14
Сумма ауксина обеих половин	1,75	0,31

расчеты Долька сделаны путем сравнения содержания ауксина в пробах с разным числом верхушек. Если данные его опытов пересчитать на одну верхушку, то оказывается, что между суммарным содержанием ауксина в обеих половинах колеоптилей и содержанием ауксина в верхушках вертикальных колеоптилей получается разница, составляющая величину 0,67. Дольк на основании своих опытов делал вывод, что содержание ауксина в горизонтально расположенных колеоптилях при суммировании количеств ауксина в верхней и нижней половинах не отличается существенно от его содержания в вертикальных колеоптилях. Однако обнаруженное увеличение содержания ауксина при горизонтальном положении заставляет предполагать, что здесь сказывается геотропическое раздражение. Данные Долька были подтверждены рядом других исследователей (Navez a. Robinson, 1933; Gillespie a. Briggs, 1959), однако закономерность их выводов не была проверена на других органах.

Принимая, что боковая миграция ауксина под влиянием силы тяжести является единственным действующим фактором, большинство исследователей распределение ауксинов определяли в горизонтально расположенных органах без непосредственного сравнения его концентрации в органах, расположенных вертикально: так было в опытах с корнями бобов (Amlong, 1937; Boysen-Jensen, 1933, 1936) и с эпикотилями бобов (Boysen-Jensen, 1936) и др.

Несомненно, геотропическое раздражение может вызывать заметное изменение обмена ауксина в некоторых органах. Еще раньше было показано (Schmitz, 1933), что в зрелых узлах многих трав злаковых ауксин быстро образуется при горизонтальном положении соломины, в то время как вертикальные узлы не содержат ауксина в возможном для такой пробы количестве; обычно ауксина больше образуется на нижней стороне этих узлов. Позднее аналогичное явление обнаружено в узлах сахарного тростника (Overbeek et al., 1945). Однако в последнем случае различия в содержании ауксина на верхней и нижней сторонах не обнаружено, и это указывает на наличие какого-либо иного механизма геотропического раздражения. Авторы предполагают, что дифференциальный рост происходит при участии не ауксина, но

какого-то иного ростоограничивающего фактора, неравномерно распределяющегося на разных сторонах органа. В недавно опубликованной работе Джилеспи и Тиманна (Gillespie a. Thimann, 1963) опытами с ИУК меченой C^{14} показано, что основной причиной изгибов проростков является боковое перемещение ауксина, создающее его неравномерное распределение и обуславливающее более сильный рост клеток одной стороны проростка.

Таким образом, в сущности, нет прямых доказательств того, что различия в распределении ауксина между разными сторонами горизонтального органа вызываются только боковым перераспределением ауксина без изменения его нормального содержания. Даже у овса наблюдения над распределением радиоактивности меченого углерода (C^{14}) ИУК не показали бокового транспорта ауксина подобного рода (Te May Ching a. Fang, 1958). Кроме того, все приведенные наблюдения основаны на учете ауксина в грубых диффузатах или экстрактах, которые могут содержать комплекс ростовых веществ и ингибиторов, интегрально действующих на рост, что не дает права делать заключение о поведении отдельных компонентов. Например, результаты, указывающие на понижение или повышение содержания стимулятора, могут равным образом быть следствием изменения ингибитора в обратном направлении или, что даже более вероятно, результатом комбинации изменений тех и других.

По мнению Аудуса и Лагири (Audus a. Lahiri, 1961), имеющиеся данные свидетельствуют в пользу метаболической основы наблюдаемых изменений распределения ростовых веществ в геотропически стимулированных органах. Такие метаболические изменения могут быть сложными, включающими более чем одно ростовое вещество. Авторы изучали содержание ростовых веществ в верхушках корней бобов при геотропическом раздражении. При изменении ориентации от вертикальной до горизонтальной, в момент начала появления изгибов, наблюдалось значительное увеличение ауксина в верхушке корня (5 мм). Имеются данные, свидетельствующие о том, что это увеличение не следствие освобождения ауксина из неактивного состояния, а является скорее синтезом его заново или же результатом превращений других ауксинов.

Наблюдения над изменением под влиянием добавляемых извне ауксинов реакции корней гороха на боковое геотропическое раздражение указывают, что пониженная общая интенсивность роста и ростовые изгибы могут быть объяснены образованием ингибиторов роста в нижней половине кончика корня (Audus a. Brownbridge, 1957); можно также сделать допущение об активации в соответствующих клетках ферментов, которые или синтезируют ингибиторы роста, или их освобождают из неактивного связанного состояния. Непосред-

ственных доказательств таких изменений пока не получено.

Браунер (Brauner, 1927, 1959 и др.) пытался объяснить геотропизм и другие проявления влияния силы земного тяготения наличием «геоэлектрического эффекта», т. е. изменениями под действием силы тяжести биоэлектрических явлений. По мнению Браунера, сила тяжести должна оказывать влияние на градиенты концентрации ионов в тканях, отчего они изменяются в зависимости от ориентации в пространстве, что должно вызывать изменения биотоков. Своими модельными опытами с искусственными мембранами, через которые диффундировал раствор электролитов, он показал наличие подобного геоэлектрического эффекта: в зависимости от ориентации мембраны по отношению к вертикали, в связи со смещением в распределении ионов и рядом сопутствующих изменений условий, возникали сдвиги электропотенциалов.

В опытах по анализу восприятия геотропического раздражения (L. Brauner a. M. Brauner, 1961) обнаружено, что под воздействием силы тяжести возникают значительные изменения распределения осмотического давления и сосущей силы в клетках разных сторон горизонтально ориентированного органа. Скопление осмотически активных веществ на физически нижней стороне увеличивает сосущую силу ее клеток и приводит к стимуляции растяжения этих клеток, отчего нижняя сторона становится выпуклой, что и определяет образование отрицательно геотропического изгиба.

Имеются гистологические исследования геореакции в ксилеме главной оси клещевины (Sato, 1961). При помещении главного стебля клещевины на некоторое время в горизонтальное положение наблюдалось его вращение вокруг продольной оси и затем фиксировалось новое горизонтальное положение; в этом случае образовывалась зона клейких слоев симметричной крестовидной формы в наиболее толстой, самой верхней части ксилемы верхней стороны. Затем образование этой зоны прекращалось и начиналось образование новой, менее симметричной зоны между новой верхней стороной и новой нижней в направлении, противоположном ротации. Чем больше был угол вращения, тем дальше книзу простиралась новая зона слизистых слоев. Если горизонтальная ось стебля повертывалась верхней стороной вниз, то новая зона слизистых слоев образовывалась симметрично в ксилеме верхней стороны (новой). Более того, если стебель, фиксированный горизонтально, поворачивался до вертикального положения, образование слизистых слоев на прежней верхней стороне останавливалось и начиналось на прежней нижней стороне. Однако образование этих слоев на нижней стороне шло непродолжительно.

Автор полагает, что эти явления связаны с приспособлением протоплазмы к предшествующему горизонтальному по-

ложению, и это приспособление проявляется в метаболических и формативных реакциях на воздействие силы тяжести.

Давно известно, что ориентация побега в пространстве не остается безразличной для интенсивности роста и характера формообразовательных процессов. Например, для ускорения созревания тыквенных прикалывают верхушки побегов к земле; для ускорения перехода к плодоношению плодовых деревьев садоводы иногда искусственно создают горизонтальное положение ветвей (Подгаевская, 1947 и др.). В этом отношении очень интересны стелющиеся сады (Кизюрин, 1938 и др.) некоторых районов Сибири, удобные тем, что в зимнее время такие деревья, оказываясь под покровом снега, лучше сохраняются. У стелющихся саженцев плодоношение наступает значительно раньше, чем при обычном вертикальном росте; часто плодоносить начинают двух- и трехлетние яблони. Как только отдельные побеги или ветви почему-либо оказываются вертикальными, они начинают усиливать рост и вскоре обгоняют другие, становясь физиологической верхушкой дерева.

Боковые побеги в силу коррелятивной эпинастии всегда в той или иной степени отклонены от вертикали, тогда как верхушка ортотропного растения устремлена вертикально вверх, что соответствует различиям в интенсивности роста. На взаимосвязь между ориентацией побегов и интенсивностью их роста указывал еще Фехтинг (Vöchting, 1898), отмечая, что интенсивность роста побега прямо пропорциональна высоте его расположения на материнской оси и обратно пропорциональна наклону к вертикали. Значение высоты расположения связано с ролью ярусности и возрастного состояния побега. Эти закономерности учитываются садоводами при обрезке деревьев.

При изучении физиологических особенностей плагиотропных побегов (Штернберг, 1948, 1956) было обнаружено, что им свойственна анизотрофия: листья, развивающиеся из почек, расположенных на физически нижней стороне побега, отличаются значительно более мощным ростом, чем листья, растущие на физически верхней стороне. Автор исследования считает, что у плагиотропных побегов имеются отличия в нуклеиновом обмене почек: изоэлектрическая точка в их тканях обычно сдвинута в кислую сторону по сравнению с ортотропными побегами, и содержание нуклеиновых кислот выше.

Интересно, что ориентация черешков листьев (или оснований пластинок у сидячих листьев) также тесно взаимосвязана с интенсивностью роста. По наблюдениям Н. С. Турковой (1952 и др.), углы отклонений листьев от вертикали закономерно изменяются с возрастом листьев и зависят от их возрастного состояния, как и ориентация растущих побегов. Искусственное изменение ориентации черешков у люпина

вызывало заметное изменение высоты растений и их сухого веса и оказывало некоторое влияние на скорость развития цветочных зачатков.

Природа взаимосвязи между ориентацией органов растений в пространстве и особенностями роста и обмена веществ в тканях пока остается неясной. Высказано предположение, что физиологические особенности плагитропных побегов могут объясняться влиянием геомагнитного силового поля (Штернберг, 1948).

Характер геотропической реакции органов растений зависит от многих условий. Значительное влияние оказывают условия освещения, в частности длительное выдерживание растений в темноте может привести к утрате геотропической чувствительности (Botjes, 1938 и др.). Известно также, что ионы металлов оказывают влияние на характер проявлений геотропизма (Холодный, 1924 и др.). Введение ионов тяжелых металлов, например меди, может сильно изменить геотропическую реакцию (Witsch, 1936 и др.). Существенное влияние оказывает концентрация водородных ионов (Strugger, 1932 и др.); большое значение имеет также содержание в тканях ауксинов (Zimmermann, 1936; Крокер, 1950 и др.). Под действием восстановительных агентов наблюдаются значительные изменения геотропизма, что впервые показал Д. Н. Нелюбов (1901), обнаруживший в лабораторном воздухе, содержащем следы этилена, горизонтальное направление роста проростков гороха; позже это было подтверждено и другими исследователями (Крокер, 1950 и др.). Под действием ингибиторов дыхания и окислительного фосфорилирования изменяется ориентация растущих стеблей злаков по отношению к вертикали (Туркова, 1952); еще ранее (Vöchting, 1898) показано значение температуры для направления роста побегов.

Факторы, ослабляющие проявления отрицательного геотропизма побегов, обычно способствуют эпинастии листьев (Ratwitscher, 1923; Туркова, 1945, 1952; Крокер, 1950).

Изучая фототропизм, Вент (Went, 1928) обнаружил неравномерное распределение ауксина при одностороннем освещении органов растений. Вопрос о причинах различия в содержании ауксина между освещенной и теневой сторонами подвергался усиленному изучению. Многие исследователи считали, что меньшее содержание ауксина на освещенной стороне вызывается распадом ауксина под влиянием света (Paal, 1918; Reinert, 1959; Bünning a. Reisener, 1956). Это инактивирование было подтверждено в опытах Гальстона (Galston, 1950 и др.), где наблюдался распад ИУК на свету в присутствии рибофлавина.

Выдвигались также представления об асимметричном ноообразовании ауксина при одностороннем освещении или его

переходе из связанной в активную свободную форму, также совершающемся неравномерно (Audus a. Brownbridge, 1957).

Некоторые исследователи приходили к выводу, что при неравномерном освещении изменения распределения ауксина вызываются миграцией ауксина в поперечном направлении к затененной стороне, тогда как общее содержание ауксина при этом остается неизменным (Boysen-Jensen, 1933; Du Buy, 1933; Briggs et al., 1957). Против такого объяснения механизма фототропического раздражения, как указывает Димер (Diemer, 1961 и др.), свидетельствует то, что при применении ИУК, меченной C^{14} , не наблюдается соответствующего распределения метки (Gordon a. Eib, 1956; Reisener, 1957). Однако результаты этих опытов могут быть истолкованы и иначе; Димер, например, считает, что здесь могут иметь место некоторые неточности вследствие того, что на разных сторонах органа может происходить неодинаковый распад нестойкого радиоактивного соединения.

Бюннинг с сотрудниками (Bünning et al., 1956) удалял у колеоптилей часть твердой верхушки (200 μ к) и вводил через апикальный срез ИУК, меченную C^{14} . При освещении возникали наклоны в области второго положительного изгиба. Если колеоптили были расщеплены через 90 мин после начала освещения, то и в этом случае не наблюдалось заметного различия в радиоактивности разных сторон органа. Однако в этих опытах удалялась как раз та часть верхушки, где лучше всего осуществляется транспорт ауксина, и, следовательно, вывод авторов требует еще дополнительного подтверждения.

Рейнерт (Reinert, 1959) считает, что индуцированные светом изменения метаболизма ауксина и косвенное влияние света на транспорт ауксина могут служить первичными причинами фототропических движений. Он признает также вероятным, что градиент освещенности в самом органе определяет природу этих изменений. Вопрос же о том, как объяснить «перераспределение» ауксина, зависящее, очевидно, от процессов, индуцированных в самой верхней зоне верхушки колеоптиля, автор оставляет открытым. До настоящего времени предложены только гипотетические объяснения этого вопроса.

Так, высказано предположение (Galston et al., 1953), что различия в продукции ауксина на противоположных сторонах верхушки колеоптиля являются причиной повышенного содержания ауксина, наблюдаемого, например, в темноте после стимуляции в пределах первого положительного изгиба.

Мейер и Поль (Meuer a. Pohl, 1956) выдвинули гипотезу, согласно которой транслокация ауксина является вторичным эффектом его разрушения. Было обнаружено, что продукты фотоллиза ИУК угнетают рост отрезков колеоптилей только

в том случае, когда они вводятся апикально; рост отрезков, погруженных в растворы этих веществ, не угнетается. Эти результаты привели авторов к выводу, что полярный транспорт ауксина угнетается продуктами его распада, в частности альдегидом ИУК, и в колеоптилях при фототропическом воздействии эти вещества путем одностороннего ингибирования транспорта ауксина вызывают смещение его передвижения: при положительных изгибах ток ауксина должен отклоняться к темновой стороне, а при отрицательных — к световой стороне. Однако данные опыта с меченой ИУК не согласуются с этими предположениями.

Существуют также представления о физиологической поляризации органа, подвергаемого раздражению (Rose, 1907; Graupner, 1927 и др.). В этих исследованиях показано, что при одностороннем освещении органа сторона, подвергавшаяся возбуждению, становится электроотрицательной; по-видимому, эта физическая поляризация служит выражением физиологической асимметрии двух сторон органа при неравномерном освещении. При этом возникал вопрос, связана ли эта первичная поляризация с присутствием ауксина или в таком органе происходит какой-то первичный процесс, превращающий симметрический ток ауксина в асимметрический.

В пользу этого предположения, как полагает Димер (Diemer, 1961), свидетельствуют факты, обнаруженные в давних опытах Браунера (Graupner, 1922), когда к декапитированным проросткам овса, уже после фототропического раздражения, в темноте прилагались верхушки, не получившие такого воздействия; у проростков все же возникали заметные изгибы по направлению к источнику ранее полученного света. Эти опыты показывают, что одностороннее световое раздражение вызывает поляризацию ткани, которая при последующем равномерном притоке ростового вещества приводит к асимметрическому проявлению его действия.

Браунер поднимает вопрос, можно ли отделить во времени в этом общем процессе независимую от ростового вещества индукцию и зависимую от него реакцию изгиба?

На такую возможность указывал Ботжес (Betjes, 1938) в отношении геотропизма. Посредством затенения он вызывал уменьшение содержания ауксина в молодых растениях томатов, после чего они даже при 24-часовом пребывании в горизонтальном положении не были способны к отрицательно геотропическим изгибам.

Можно предложить и иное объяснение такому ослабляющему действию предварительного пребывания проростков в темноте. Как показали опыты Н. С. Турковой (1959 и др.), для проявления отрицательного геотропизма требуется достаточно высокий энергетический уровень в тканях, так как они ослабляются и ингибиторами дыхания и окислительного фос-

форилирования; выдерживание растений в темноте может, следовательно, действовать не только за счет снижения содержания ауксинов, но и благодаря ослаблению энергетических процессов. После перевода этих растений в вертикальное положение они только тогда могли совершать изгибы, соответствующие предварительному воздействию, когда получали пасту с ауксином, нанесенную равномерно на всю поверхность органа.

Опыты с разделением двух фаз геотропической реакции были проведены Браунером с сотрудниками (Brauner et al., 1958). Обнаружено, что обедненные ауксином растения при геотропическом раздражении и при последующем помещении вертикально в течение 12 ч находились как бы «в задумчивости», затем у них обнаруживались изгибы, соответствующие характеру полученного ранее раздражения.

Интересно, что и при других тропизмах (электротропизме) это разделение двух фаз реакции вполне возможно.

Приведенные выше данные указывают, что при фототропизме предварительное разрушение ИУК под действием света также имеет известное значение.

Димер (Diemer, 1961) поставил перед собой задачу выяснить роль ауксина в проявлениях фототропизма: участвует ли он уже в самой индукции, в вызываемой ею цепи реакций, или же ауксин функционирует во второй фазе, когда осуществляется уже реакция изгиба. При этом он считал важным вновь проверить старые выводы, так как некоторые опыты указывают на возможность геотропической индукции в отсутствие ростовых веществ.

Исходным положением опытов Димера явились наблюдения Браунера (Brauner, 1922). Выбор объекта наблюдения обуславливался необходимостью отсутствия возобновления ростового вещества, так как это позволяет проследить за действительным разделением двух фаз реакции: зависимой и независимой от ростового вещества. Поэтому опыты проводились с проростками подсолнечника, у которых после декапитирования, как показали прежние опыты, не возобновляется нормальное содержание ауксина.

В опытах Димера интактные проростки при длительном освещении (3000 лк) изгибались по направлению к плоскости семядолей; через 4 ч величина изгиба достигала 34°. У свежее декапитированных растений подобное освещение вызывало изгиб только на 14,5°.

Опыты с вычислением различных промежутков времени между декапитацией и раздражением показали, что удаление семядолей значительно раньше и сильнее подавляет фототропическую реакцию проростков, чем их геотропическую реакцию: через 8 ч после удаления длительное освещение (3000 лк) уже не вызывало изгиба, тогда как геотропическая

реакция в это время составляла свыше 61% по отношению к контрольным растениям.

Обнаруживаемое после декапитации уменьшение скорости роста не так уже велико, и оно не позволяет объяснять быстрое падение способности к фототропическому изгибу потерей ростового вещества.

Димер предполагает, что при обеднении ткани она теряет не только ауксин, но еще и другое ростовое вещество, имеющее существенное значение для проявления фототропизма, но не геотропизма. Вероятно, здесь имеет место изменение какого-то фотосенсибилизатора, о чем свидетельствуют следующие наблюдения. Освещение в течение четырех дней обедненных, но снабженных ИУК гипокотилей приводит к появлению только слабых изгибов, составляющих лишь около 25% от нормальной реакции неповрежденных растений. Однако геотропическая реакция подобных пеньков была еще достаточно сильной.

Свеже декапитированные, снабженные ИУК гипокотили могли изгибаться почти так же, как контрольные (95%), тогда как при введении вместо ИУК дистиллированной воды изгибы уменьшались до 55%. Поэтому можно считать, что лимитирующим фактором здесь служит ауксин.

Гипокотили, обедненные ауксином, в течение двух дней при последующем 16-часовом освещении 7000 лк не были способны к фототропическим изгибам. Однако если после раздражения в темноте гипокотили с поверхности среза были симметрично снабжены раствором ИУК (10 мг/л), то у них обнаруживались заметные изгибы соответственно раздражению; при обеднении свыше двух дней (время между декапитацией и освещением проростков) последующая реакция постепенно ослабевала.

Чуждое тканям ростовое вещество (2,4-Д) также вызывает у поляризованных светом органов фототропические изгибы. По сравнению с ИУК, однако, действие этих веществ обычно слабее, чем у геотропически раздраженных гипокотилей. Нитрил ИУК, как и в геотропической реакции, оказался неактивным.

Индукцированная поляризация действует также после многих часов, вызывая раздражение. Даже через 6 ч добавление ауксина вызывает еще заметные изгибы, соответствующие первоначальному световому раздражению. После предварительного одностороннего освещения затененные растения реагируют сильнее, чем освещенные. Отсюда можно сделать вывод, что при равностороннем освещении изменяется концентрация светочувствительного кофактора ауксина, а при одностороннем происходит его перемещение в поперечном направлении.

В изучении явления фототропизма много внимания уде-

ляется роли пигментных систем. Некоторое время существовали представления, что важная роль принадлежит каротиноидам (Went, 1932 и др.). Однако аргументы в пользу участия каротиноидов в этого рода движениях растений в основном были опровергнуты. В частности, утратила значение концепция инактивирования ауксинов при посредстве каротиноидов. Предполагавшееся Вентом боковое смещение ауксинов под влиянием каротиноидов также поставлено под сомнение. Все больше накапливается данных, свидетельствующих в пользу значения рибофлавина или флавопротеинов в восприятии действия света при фототропических движениях. Наиболее существенным доказательством роли флавиновых пигментов служит то, что на фотолиз ИУК рибофлавин оказывает сильное влияние, являясь рецептором действия света в этих реакциях (Galston, 1950 и др.).

Опыты Рейнерта (Reinert, 1959) показали, что каротиноиды не катализируют разрушение ИУК на свету, но, возможно, защищают его за счет конкурентного восприятия действия света, воспринимаемого рибофлавином. Взаимодействие этих двух пигментных систем в исследованиях Рейнерта приводит к трансформации спектра фотолиза ИУК из одновершинного в двувершинный. Ряд фактов также свидетельствует о защитном действии каротиноидов, в частности сходство двувершинного спектра действия фототропической реакции колеоптилей овса со спектром поглощения каротиноидов, а также совпадение высокой фототропической чувствительности верхушки колеоптиля с наибольшим накоплением каротиноидов в этом участке.

Представления о защитном действии каротиноидов в фототропизме получили наименование «теории фильтра». С позиций этой теории стали пересматривать некоторые факты, не укладывающиеся в концепцию о решающей роли флавинов в реакции фототропизма, как например сходство градиентов распределения по колеоптилю каротиноидов и фототропической чувствительности. С этих позиций трактуется в настоящее время и несоответствие слабой фототропической реакции декапитированных колеоптилей и их сильной ростовой реакции на свет.

Одним из основных выводов из исследований последних лет, посвященных природе фоторецептирующих пигментов, является признание решающей роли в фототропизме за флавинами, а не каротиноидами. Свидетельством против активной роли каротиноидов признаются наблюдения о том, что лишенный каротиноидов колеоптиль генетически альбиносно-го ячменя при одностороннем освещении оказывается способным к фототропическим изгибам; спорангиефоры *Phycomyces*, у которых синтез каротиноидов был подавлен или даже совсем устранен условиями питания, также оказались способны-

ми к фототропическим движениям. Эти данные указывают, что каротиноиды не являются безусловно необходимыми для осуществления фототропических движений.

Исследования эффективности ультрафиолетового света в явлениях фототропизма высших растений показали, что в этой области спектра флавины также поглощаются радиация, активно действующая в проявлениях фототропизма. При изучении фототропической реакции проростков овса под влиянием ультрафиолетовых лучей высокой интенсивности (10^5 эрг/см^2) удалось вызывать положительные изгибы, очень сходные с основной реакцией в видимом свете. Коротковолновая область (2500—3500 Å) оказалась наиболее эффективной, тогда как при длине волны 3500—4500 Å вызывались только слабые движения. Использование широкой области спектра в этих опытах привело к выявлению двух максимумов поглощения рибофлавина в коротковолновой области (2500 и 3650 Å) и только один в участке свыше 3500 Å, почему эти результаты и считаются хорошо согласующимися с предполагаемой ролью флавинов как рецепторов в фототропизме.

Отчетливо выявилась также роль содержания ауксинов в тканях для проявлений фототропизма: доказана зависимость возникновения изгибов от добавления ауксина, так как после декапитирования изгибы появлялись только в тех случаях, когда верхушки колеоптилей заменялись блоками с ИУК.

При испытании действия ультрафиолетового света малой интенсивности ($1-6 \cdot 10^2 \text{ эрг/см}^2$) наблюдались сходные, но не идентичные изгибы колеоптилей. Принимается, что при таких условиях освещения исключена возможность участия рибофлавина, и причиной наблюдаемых движений служит прямое инактивирование активно связанной формы ИУК, контролирующей рост. Спектр действия изгиба очень сходен со спектром поглощения ИУК, и наблюдается строгая зависимость реакций декапитированных колеоптилей от снабжения их ИУК и от скорости ее передвижения.

Против участия свободной ИУК в этих ростовых реакциях свидетельствует то, что спектр действия медленно, но неуклонно смещается в сторону больших длин волн (на 20—30 Å), в отличие от спектра поглощения ИУК; кроме того, для разрушения чистой ИУК *in vitro* требуется гораздо большая интенсивность ультрафиолетового света, чем для основного изгиба.

Вызывает интерес то обстоятельство, что очень высокая энергия радиации в области 3650 Å, т. е. в области, когда при низком уровне энергии обычно почти не происходит фототропической реакции, приводит к изгибам, сходным со вторым положительным изгибом в видимом свете. Отчетливая реакция верхушки, наблюдаемая при такой же длине волны, тре-

бует только очень низкой интенсивности света (10 эрг/см^2). Участие флавинов в этой реакции следует хотя бы из того, что ксантофилл, являющийся основным каротиноидом колеоптилей овса, при 3650 \AA имеет минимальное поглощение. Однако, как и для фототропической реакции в видимом свете, остается неясным, связана ли разница в уровне энергии, требуемом для получения изгиба, с различным фотохимическим механизмом.

Гальстон и Бэйкер (Galston a. Baker, 1953) обнаружили изменение поведения отрезков стеблей этиолированного гороха в среде, содержащей ИУК, в зависимости от добавления рибофлавина. При этом удлинение отрезков стеблей усиливалось в присутствии рибофлавина в темноте, но на свету этот пигмент вызывал подавление удлинения. Эти результаты авторы объясняют тем, что на свету в присутствии рибофлавина происходит фотолиз ИУК *in vitro*, а *in vivo* происходит взаимодействие поглощаемого пигмента с нативными ауксинами. В развитие этих исследований проводились опыты с интактными колеоптилями пшеницы, срезанными у основания, и с их сегментами; при этом оказалось, что светочувствительность обоих объектов не возрастает при повышении уровня содержания флавинов внесением рибофлавина. Освещение белым светом (100—500 футо-свечей) также угнетало рост как колеоптилей, так и их сегментов, а при последующих периодах темноты наблюдалось усиление роста сегментов в длину, которые вообще реагировали очень однообразно (Мег, 1953). Однако в данном случае поведение сегментов от внесения флавинов не изменялось, и автор делает вывод, что пигмент или не проникает в клетки, или не реагирует с нативным ростовым веществом.

В опытах с погружением колеоптилей пшеницы в растворы ИУК, флавина и ИУК вместе с флавином в последнем случае наблюдалось наибольшее подавление роста. Если же после периода освещения опытные объекты переносились в темноту, то интенсивный рост наблюдался у вариантов, получавших только ИУК, а остальные варианты не отличались от контроля, инкубированного без этих веществ. Отсюда делается вывод, что существенное значение имеет фотолиз ИУК *in vivo*, ведущий к подавлению роста и осуществляемый при участии рибофлавина.

Статистическая обработка экспериментальных данных показывает отсутствие взаимодействия флавина с нативным ауксином *in vitro* и пока не доказано, что флавины являются фоторецепторами разрушения ауксина *in vivo*. Имеются также сомнения в том, что свободный рибофлавин вполне идентичен нативным фоторецепторам (Gordon, 1954).

Рейнерт (Reinert, 1959), однако, считает возможным иной путь объяснения отсутствия изменений светочувствительности

колеоптилей при повышении содержания флавинов: экзогенно вносимый рибофлавин может не проникать в клетки и, кроме того, опытные объекты могут уже иметь оптимальный уровень содержания рибофлавина, вследствие чего дальнейшее добавление небольших количеств этих веществ не оказывает действия. В одной из работ Гэльстона с сотрудниками (Galston, Bonner a. Baker, 1953) сообщалось, что ростовые реакции стеблей этиолированного гороха усиливаются при подкормке рибофлавином в темноте; в этих опытах ИУК не добавлялась и полученные результаты могут свидетельствовать о реакциях с нативными ростовыми веществами.

Выдвинуто предположение, что флавины могут *in vivo* контролировать разрушение ИУК под влиянием света, так как обнаружено, что активность оксидазы ИУК в темноте ингибируется рибофлавином или рибофлавинфосфатом, и это ингибирование снимается синим светом (Waygood a. MacLachlan, 1961).

В развитие теории экрана проведены опыты, где сравнивалась относительная эффективность нескольких участков спектра (4470, 4600, 4700 Å) в отношении фототропических изгибов интактных колеоптилей и реакций на свет декапитированных. Выбранные длины волн интересны тем, что они включают область двух максимумов (4500 и 4800 Å) и минимума (4600 Å) спектра фототропического действия. Результаты опытов с интактными колеоптилями подтвердили ранее полученные данные относительно сходства действия разных участков спектра с кривыми поглощения каротиноидов. Наименьшая эффективность отчетливо получилась при длине волны 4600 Å. При удалении верхушки колеоптиля, содержащей каротиноиды, наблюдались, однако, заметные изменения: при двустороннем освещении интенсивность ростовой реакции на свет была наибольшей в коротковолновом свете (4470 Å) и уменьшалась по мере увеличения длины волны. Это соответствие максимуму поглощения рибофлавина (4450 Å) привело исследователей к уверенности в правильности теории экрана и что причиной фототропических движений можно считать рецептирующую функцию рибофлавина. Соответственно дается объяснение сходства кривых фототропического действия и поглощения каротиноидов конкурентным поглощением синего света обеими пигментными системами.

Бюннинг (Bünning, 1938), изучая распределение каротиноидов и флавинов по длине колеоптиля, пришел к выводу, что соотношение их содержания в самых верхних двух миллиметрах верхушки вполне объясняет получение двувершинной кривой спектра фототропического действия: ксантофилла в этом участке оказалось около 64 мг/г, а рибофлавина — около 30 мг/г сухого вещества. Автор полагает, что движения могут вызываться рецептирующим действием только

флавинов. Пока неизвестному пигменту, имеющемуся в основании колеоптиля (также сильно поглощающему синий свет), он приписывает ту роль, которую выполняют каротиноиды в верхушке; небольшие различия между спектром действия реакции основания и спектром поглощения рибофлавина — результат взаимодействия неизвестного пигмента и флавина.

Гольдэкр (Goldacre, 1961) обнаружил в диализатах гомогенатов эпикотилей гороха при хроматографическом разделении пигментов помимо рибофлавина неизвестный желтый пигмент, способный активно участвовать в фотоллизе ИУК. Имеются также сообщения об участии в фототропических реакциях добавочных пигментов.

По поводу механизма различного роста передней и задней сторон односторонне освещенных органов, а также о причинах разного участия в фототропической реакции верхушки, обладающей высокой чувствительностью, и субапикальной зоны, реакция которой обычно слаба, имелось много различных толкований.

Согласно Холодному (1924) и Венту (Went, 1932), дифференцированный рост различных сторон изгибающихся колеоптилей и доминирование верхушки в этих реакциях вызываются боковой миграцией ауксина. Вент полагал, что эта миграция под влиянием неравномерного освещения обусловлена возникновением электрического поля вследствие поглощения света каротиноидами.

В этих теориях не принималась во внимание возможность метаболических изменений самих ауксинов. Между тем механизм фототропических реакций и ростовых реакций на свет должен быть совершенно различным. Наоборот, в теории фильтра придается большое значение влиянию света на распад ауксинов и на их синтез; оба эти процесса, как считается, происходят при участии флавинов. Вследствие равномерного распределения флавинов по длине колеоптиля значительные различия в росте освещенной и теневой сторон могут ожидать только в зоне верхушки, где сосредоточены каротиноиды, оказывающие экранизирующее действие, т. е. вызывающие большую разницу в освещении разных сторон, чем это возможно в нижних прозрачных участках. При таком толковании можно как фототропические, так и ростовые реакции на свет объяснить одними и теми же фотохимическими процессами.

Интересно, что в исследованиях Бюннинга с сотрудниками (Bünning et al., 1956), получено увеличение обычно низкой фототропической чувствительности декапитированных колеоптилей при создании искусственных внутренних фильтров. Он показал также, что сила фототропической реакции колеоптиля зависит от различий в интенсивности освещения раз-

ных сторон органа. В его опытах после одностороннего освещения слабым дневным светом в течение двух часов или более прозрачные пеньки декапитированных колеоптилей, лишенных первого листа, давали только слабые искривления. Однако, если в их полости оставался лист, усиливающий поглощение света, или если лист замещался сильно поглощающим раствором нигрозина, реакция этих колеоптилей заметно усиливалась. При наличии листа изгиб был почти вдвое больше, а введение в полость нигрозина усиливало реакцию в три раза. Введение красителя приводит к такому повышению способности декапитированных колеоптилей реагировать на одностороннее освещение, что она становится не меньшей, чем у колеоптилей с верхушкой.

Высокая эффективность введения внутренних светофильтров показывает, что доминирование зоны верхушки в фототропизме может быть следствием «затеняющего эффекта» содержащихся в ней каротиноидов. Однако в интактных колеоптилях дело обстоит сложнее и там может действовать не только подобный механизм.

Браунер (Brauner, 1959) проводил опыты с колеоптилями овса. Интактные колеоптили он срезал у основания и изменял поглощение ими света, оставляя или удаляя первый лист вводя в полость после удаления листа растворы красителей или чернила. Результаты получались сходными с результатами Бюннинга, полученными с декапитированными колеоптилями. После одностороннего освещения колеоптиля в течение четырех часов величина получающихся изгибов увеличивалась вместе с усилением поглощения света в полости колеоптиля. При покрывании верхушек колеоптилей колпачками из тонкой оловянной пластинки утрата ими способности реагировать могла полностью компенсироваться снабжением базальной части искусственными светофильтрами. Освещение самой верхней зоны (5 мм) верхушки колеоптиля отличалось по своему эффекту от освещения нижележащего 5-миллиметрового участка вследствие различия в содержании каротиноидов между этими частями колеоптиля; это различие устранялось в опытах Браунера (1951) в случае, если поглощение света нижней из этих зон увеличивалось введением красителя. Кроме того, было обнаружено, что градиент чувствительности верхушки в поперечном направлении зависит от распределения каротиноидов: узкая сторона, имеющая высокое содержание этих пигментов, гораздо более чувствительна к фототропическим воздействиям, чем широкая, где каротиноидов очень мало.

Браунер придает значение в этих явлениях различиям в фотоллизе ауксина, интенсивность которого изменяется при наличии естественных или искусственных светофильтров. Однако в его опытах область верхушки в первых фазах

фототропической реакции всегда оказывалась более чувствительной, даже при введении светофильтров в участки, расположенных ниже, а те колеоптили, верхушка которых была расщеплена вдоль ее короткого диаметра, наклонялись на 60° сильнее при освещении, параллельном надрезу, чем при освещении, направленном под прямым углом к надрезу.

В отличие от объяснения Бойсен-Иенсена (Boysen-Jensen, 1933), придававшего большое значение боковой миграции ауксина. Браунер считает, что здесь играет роль помимо боковой миграции ауксина различие в интенсивности его фотолиза. Из своих интересных исследований Браунер делает вывод, что в фототропической реакции колеоптиля участвуют два фактора: транслокация ауксина к теневой стороне и асимметрический фотолиз ауксина. Транслокацию ауксина он считает независимой от поперечного градиента освещенности и происходящей в прозрачной области 200 мк верхушки, тогда как фотолиз ауксина, по его мнению, должен быть активным в нижележащей зоне, где каротиноиды верхушки и первичный лист обеспечивают необходимый градиент освещения. Браунер высказывает предположение, что причины смещения ауксина при фототропизме могут быть различными, и они еще не выяснены: здесь может иметь значение возникновение поперечного силового поля, природа которого может быть электрическая или метаболическая, а также асимметрическое понижение проницаемости клеток для ауксина.

В работах Вебстера и Шранка (Webster a. Schrank, 1953) показано, что у дважды декапитированных колеоптилей появлялась поперечная электрополярность, если ток силой в 20 мка прилагался продольно к одной из сторон колеоптиля на 2 мин ; разность потенциалов достигала 30 мв . Сторона, к которой прилагался ток, всегда оказывалась отрицательной, и электрополярность сохранялась $50—70 \text{ мин}$. При таких условиях введение ИУК всегда вызывало изгибы колеоптилей; направление изгибов зависело от концентрации ауксина.

В этих опытах колеоптили начинали изгибаться, как только вводилась ИУК. Хотя индуцированная током поперечная полярность не зависела от направления тока, при его обращении характер изгибов изменялся. Когда положительный полюс вводился апикально, при концентрации ИУК $0,2—1,2 \text{ мг/л}$ возникали изгибы, направленные только к электроотрицательной стороне колеоптиля (положительная реакция). Однако противоположное направление тока вызвало слабые положительные изгибы при низких концентрациях ИУК ($0,2—0,8 \text{ мг/л}$), а при более высоких ($1,0—1,2 \text{ мг/л}$) изгибы становились отрицательными. Место изгиба всегда оставалось в участке начальной стимуляции и максимальный угол изгиба продолжал возрастать, когда ИУК вносилась после исчезновения индуцированной полярности. Эти результаты вызывали

у авторов сомнение в существовании корреляции между разностью потенциалов, индуцируемой электрическим током или действием света, и поперечным транспортом ауксина. Они предполагают, что электрическая стимуляция должна действовать как часть механизма роста, не требующая непосредственно участия ауксина.

Опыты с меченой ИУК вызвали и другие возражения против представления о поперечном в результате действия света транспорте ауксина в колеоптиле. В опытах с колеоптилями овса Гордон и Эйб (Gordon a. Eib, 1956) обнаружили, что меченная C^{14} ИУК транспортируется таким же способом, как и природный ауксин, т. е. строго базипетально и со скоростью 1 см в 1 ч. Равностороннее или одностороннее освещение светом в дозах, соответствующих получению первого положительного изгиба, не изменяло скорость передвижения ауксина и его распределение в верхушке и проксимальных участках. Трудно предполагать, что простое поперечное движение могло служить причиной наблюдаемого перераспределения ауксина, так как одностороннее освещение в такой же дозе приводит к более высокой концентрации эндогенного ауксина на теневой стороне, и имеются доказательства, что свободный ауксин колеоптилей овса является ИУК.

А. В. Крылов и Г. А. Тараканова (1960) обнаружили существование у растений магнитотропизма: рост корня ориентирован в направлении южного полюса Земли или южного полюса искусственного магнита. Это отчетливо проявляется в тех случаях, когда еще у сухих семян корешки зародышей ориентированы определенным образом по отношению к полюсам магнита и набухание и прорастание происходят в магнитном поле. Согласно этим исследованиям, явление магнитотропизма сопровождается изменениями интенсивности роста проростков: у проростков злаков, ориентированных корешками к южному полюсу, наблюдалось усиление роста как корешка, так и колеоптиля. Разумеется, эти интересные данные заслуживают тщательной проверки и дальнейшего развития.

У некоторых растений (фасоли и др.) наблюдается суточная периодичность движений листьев — опускание и поднятие. Эти движения могут несколько изменяться в зависимости от фотопериодических условий. По мнению Бюннинга (Bünning, 1961 и др.), в основе периодичности подобных движений лежит эндогенный ритм, т. е. внутренние физиологические изменения, для которых характерна определенная размеренность, приспособленная к суточной смене условий освещения. Последние годы суточную периодичность движений листьев, как и другие явления, связанные с фотопериодизмом, объясняют функционированием особой регулирующей пигментной системы, состоящей из пигментов, чувствительных к красному

и дальнему красному свету, способных к взаимным превращениям (Mohr, Pichler, 1960, и др.).

Существуют представления, что в двигательных функциях живых существ — от движений плазмодия миксомицетов до сокращений в высоко специализированной мышечной ткани — большую роль играют превращения АТФ (Энгельгардт, 1957; Леттре, Шлейх, 1957 и др.). По данным Б. Ф. Поглазова (1961 и др.), мимоза (*Mimosa pudica* Z.) отличается от других растений повышенной активностью аденозинтрифосфатазы, что связано со способностью мимозы совершать быстрые движения под влиянием механических раздражений. При изгибах стеблей овса после воздействия β -индолилуксусной кислотой было обнаружено сильное активирование АТФ-азы в стеблях и листьях, сменявшееся быстрым падением активности фермента при прекращении движения стебля (Туркова и др., 1960).

Изучение движений растений необходимо для познания природы действия ростовых веществ и для уяснения многих закономерностей процессов роста растительных организмов. Кроме того, как мы старались показать в настоящем обзоре, овладение способами регуляции движений растений имеет большое значение для решения целого ряда задач растениеводства.

ЛИТЕРАТУРА

- Бюннинг Э. Ритмы физиологических процессов, «Физиологические часы». М., ИЛ, 1961. Генкель П. А. Физиол. раст., 1960, 7, 2. Кизюрин П. Г. Стелющийся сад. М., Сельхозгиз, 1938. Крокер В. Рост растений. М., ИЛ, 1950. Крылов А. В. и Тараканова Г. А. Физиол. раст., 1960, 7, 2. Леттре Г. и Шлейх А. Сб.: «Совр. пробл. биохим.», М., ИЛ, 1957. Нелюбов Д. Н. Тр. Сиб. о-ва естествоисп., 1901, 31; Дневн. XII съезда русск. естествоисп. и врачей, 1910, 6. Поглазов Б. Ф. Усп. собр. биол., 1961, 51. 1. Подгаевская А. А. Сад и огород, 1947, 5. Раздорский В. Ф. Архитектоника растений. М., «Советская наука», 1955. Туркова Н. С. Изв. Казанск. филиала АН СССР, 1945, 1; Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отдел биол., 1952, 7, 4; Сб.: «Рост. растений». Львов, 1959. Туркова Н. С., Син Мэи-ин, Бернер Р. и Енина П. П. Вестн. МГУ, 1960, 1. Холодный Н. Г. О влиянии металлических ионов на процессы раздражимости у растений. Киев, 1918; Избр. труды, т. 2. Киев, 1956. Штернберг М. Б. Автореф. канд. дисс. М., 1948; Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 1956, 3. Энгельгардт В. А. Химические основы двигательной функции. «Баховские чтения». М., Изд-во АН СССР, 1957. Amlong H. V. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1937, 55. Arslan N. a. Bennet-Clark T. A. J. Expt. Bot., 1960, 11. 31. Audus L. J. a. Brownbridge M. E. J. Expt. Bot., 1957, 8. Audus L. J. a. Lahiri A. N. J. Expt. Bot., 1961, 12. Avery G. J. a. La Rue C. D. Bot. Gaz., 1938, 100. Bennet-Clark T. A. a. Kefford N. P. J. Expt. Bot., 1954, 5. Bennet-Clark T. A., Younis A. F. a. Esnault R. J. . Exptl. Bot., 1959, 10. Beyer A. Planta, 1932, 18. Bode H. R. Planta, 1959, 54. Borthwick H. A. a. Hendricks S. B. Handbuch der Pflanzenphysiologie, 1960, 16. Bose I. C. Comparative Electrophysiology. London, 1907. Botjes J. O. Proc. Ned. Acad. Wet., 1938, 41. Boysen-Jensen P. Bot. Gar., 1910, 28; Planta, 1933, 20; Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Med., 1936, 13. Brain E. D.

New Phytol., 1935, 34; 1942, 41. Brauner L. Ztschr. Bot., 1922, 14; Kolloidchem., 1926, 23; Jahrb. Wiss. Bot., 1927, 66; 1928, 68; Planta, 1959, 53. Brauner L. u. Amlong H. U. Protoplasma, 1933, 20. Brauner L. u. Brauner M. Planta, 1961, 56. Briggs W. R., Tocher R. D. a. Wilson J. E. Science, 1957, 126. Bünning E. Fortschr. Dtsch. Wiss., 1938, 14; Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. Berlin, 1948. Bünning E. a. Reisener H. J. Ztschr. Naturforsch., 1956, 111. Buy H. G. du Rec. Trav. Bot. Neerl., 1933, 31. Cholodny N. Bot. Ztbl., 1923, 39. Crocker W., Zimmerman P. a. Hitchcock A. Contrib. from Boyce Thompson Inst., 1932, 4, 2. Diemer R. Planta, 1961, 57, 2. Dolk H. E. Rec. Trav. Bot. Neerl., 1936, 33. Galston A. W. Science, 1950, 111. Galston A. W. a. Baker R. S. Amer. J. Bot., 1953, 40. Galston A. W., Bonner J. a. Baker R. S. Arch. Biochem. a. Biophys., 1953, 42. Galston A. W. a. Hand M. E. Amer. J. Bot., 1949, 36. Gillespie B. a. Briggs W. R. Abst. IX-th Int. Bot. Congr., Montreal, 1959. Gillespie B. a. Thimann K. V. Plant Physiol., 1963, 38, 2. Goldacre P. L. Austral. J. Biol. Sci., 1954, 7, 3; 4-th Int. Conf. on Plant Growth Regulat. Iowa State Univ. Press USA, 1961. Gordon S. A. Ann. Rev. Plant Physiol., 1954, 5. Gordon S. A. a. Eib M. Plant. Physiol., 1956, 31. Guttenberg H. Fortschr. Bot., 1949, 12; Planta, 1959, 53, 4. Haas R. H. de Proc. Ned. Acad. Net., 1929, 32. Hillman W. S. a. Galston A. W. Plant Physiol., 1957, 32. Holdsworth M. Nature, 1956, 177; New Phytolog, 1959, 58, 1. Kaupp V. Jahrb. Wiss. Bot., 1937, 85. Kleinhoonte A. Jahrb. Wiss. Bot., 1932, 75. Lahiri A. a. Audus L. J. J. Expt. Bot., 1960, 11. Larsen P. Physiol. Plant., 1953, 6. Lundegårdt H. Lunds Univ. Arskr., 1918, 14, 1. Mer C. L. Ann. Bot., N. S., 1953, 17. Metzner P. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1934, 52. Meyer J. a. Pohl R. Naturwiss., 1956, 43. Mohr H. u. Pichler I. Planta 1960, 55. Navez A. E. Bot. Gaz., 1933, 94. Navez A. E. a. Robinson T. W. J. Gen. Physiol., 1933, 16. Overbeek F. Ztschr. Bot., 1926, 18. Overbeek J. van. Rec. Trav. Bot. Neerl., 1933, 30. Overbeek J. van a. Cruzado H. J. Amer. J. Bot., 1948, 29. Overbeek J. van, Olivo D. a. de Vasquez E. M. S. Bot. Gaz., 1945, 106. Paal A. Jahrb. Wiss. Bot., 1918, 58. Ratwitscher F. Ztschr. Bot., 1923, 2; Der Geotropismus der Pflanzen. Jena, 1932. Ray P. M. a. Curry G. M. Nature, 1958, 181. Ray P. M. a. Thimann K. V. Science, 1955, 122. Reinert J. Ztschr. Bot., 1953, 41; Ann. Rev. Plant Physiol., 1959, 16. Reisener H. J. Naturwiss., 1957, 44. Ruge U. Planta, 1941, 32. Sachs J' Arbeit. Bot. Inst. in Würzburg, 1879, 2. Sato J. J. Exptl. Bot., 1961, 12, 35. Schmitz H. Planta, 1933, 19, 3; Ztschr. Bot., 1934, 27. Schrank A. R. Plant Physiol., 1945, 20. Snow R. New Phytolog., 1945, 44, 2. Söding H. u. Roadts E. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1952, 65. Strugger S. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1932, 50. Tang Y. M., Bonner J. Arch. Biochem., 1947, 13. Te May Ching a. Fang S. C. Physiol. Plant., 1958, 11. Vöchting H. Ber. Dtsch. Bot., Ges., 1898, 16, 1. Warner T. J. Wiss. Bot., 1928, 68; Planta, 1931, 12. Wartenberg H. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1957, 70. Waygood E. R. a. Maclachlan G. A. 4-th Int. Conf. on Plant Growth Regulat. Iowa State Univ. Press USA, 1961. Webster W. W. a. Schrank A. R. Arch. Biochem., 1953, 47. Went F. W. Rec. Trav. Bot. Neerl., 1928, 15, 1; Jahrb. Wiss. Bot., 1932, 76. Wiesner J. Wiss. Kauser. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Cl., Abt. I. Wien, 1902. Wit J. L. de Acta Bot. Neerl., 1957, 6. Witsch H. Jahrb. Wiss. Bot., 1936, 83; 1939, 87. Ziegler H. Ztschr. Naturforsch., 1951, 6. Zimmermann W. A. Ber. Dsch. Bot. Ges., 1936, 54. Younis A. F. J. Expt. Bot., 1954, 5.

ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ ЗАРОДЫША И ПОЧКИ

В результате оплодотворения яйцеклетки образуется зигота, которая некоторое время находится в состоянии покоя. Обычно сначала делится ядро эндосперма, а позднее происходит деление зиготы. Между оплодотворением зиготы и первым ее делением у пшеницы, например, проходит немногим менее суток, а у махорки — двое суток.

После ряда последовательных делений зигота превращается в зародыш. У культурных растений зигота делится на две клетки обычно поперечной перегородкой. Клетка, прилегающая к микропиле (пыльцевходу), называется базальной, а та, что вдается внутрь зародышевого мешка, — апикальной (рис. 34). Зародыш формируется из апикальной (терминальной) клетки, а базальная клетка образует подвесок — орган, по которому в зародыш поступают питательные вещества.

Из апикальной клетки постепенно развивается тело зародыша: семядоли, почечка стебля и отчасти корешок, а также участок между семядолями и первичным корешком, называемым гипокотилем (подсемядольное колено), представляющим собой первичный стебель.

Таким образом, типичный зародыш двудольного растения состоит из двух семядолей (между которыми находится первичная почечка), подсемядольного колена и первичного корешка.

Зародыш вместе с эндоспермом и покровами образует семя (рис. 35). У пшеницы зерновка заполнена в основном эндоспермом и зародыш невелик. Наоборот, у гороха нет эндосперма и все семя представляет собой зародыш, одетый покровами; вместилищем запасных питательных веществ здесь служат семядоли. Существует большое разнообразие в соотношении размеров зародыша и эндосперма и особенно в покровах семян у растений разных семейств и видов (Крокер и Бартон, 1955).

Тело зародыша покрыто эпидермисом. Нормальные зародыши обладают более или менее развитой проводящей системой.

По химическому составу зародыши выделяются высоким содержанием белка и жира. Например, у зародыша пшеницы содержится 41,3% азотистых веществ и 15% жира. (Княги-

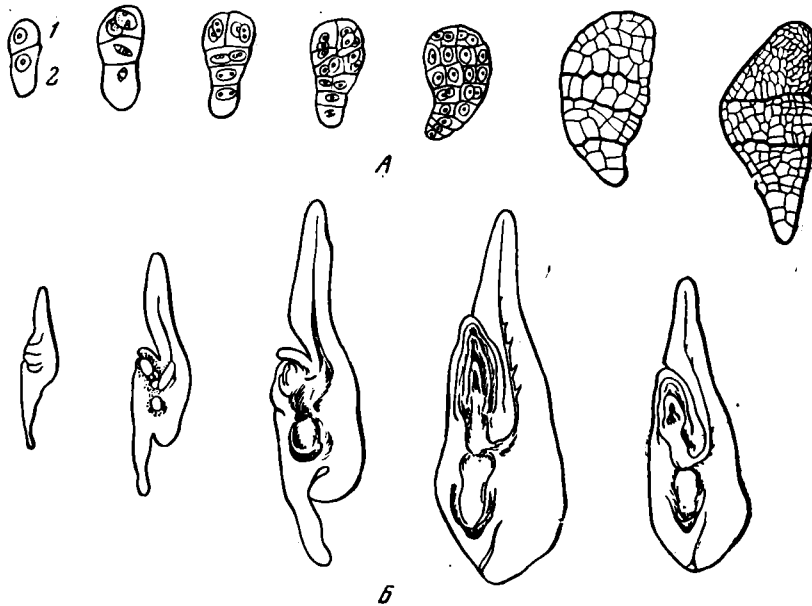


Рис. 34. Развитие зародыша у злаков:
 А — ранние стадии развития зародыша у мятлика однолетнего (*Poa annua*); Б — более поздние стадии развития зародыша у кукурузы:
 1, 2 — апикальные (1) и базальные (2) клетки начинающего развиваться зародыша; зрелый зародыш имеет щиток, колеоптиль, колеоризу, корешок с чехликом и почечку (перышко)

ничев, 1958). Они содержат также много сахаров, липиды и др. Высокое содержание белка обуславливает сильное набухание зародыша в воде. Зародыш богат разнообразными ферментами, ауксинами, витаминами и другими физиологически активными веществами.

Пользуясь методами гистохимии, можно определить локализацию тех или иных веществ в тканях формирующегося зародыша.

Жиры появляются в зародыше на ранних фазах развития. Обычно они распределяются равномерно по его телу. Много физиологически активных веществ содержится в первичном корешке зародыша. Например, в корешке зародыша кле-щевины наблюдалась повышенная концентрация свободных

аминокислот, сульфгидрильных соединений, гетероауксина (Цингер, 1958). У зародыша пшеницы полипептидаза особенно активна в корешке (Козьмина и Кретович, 1950).

По мере формирования зародыша в нем уменьшается содержание аскорбиновой кислоты, падает активность цитохромоксидазы, каталазы и дегидрогеназы, тогда как активность пероксидазы и полифенолоксидазы возрастает.

Зародыш дышит значительно интенсивнее, чем эндосперм, что можно поставить в связь с высоким содержанием белка в зародыше (табл. 19).

Изучению физиологии развития зародыша способствовало применение метода изолированной культуры зародыша. Зародыш осторожно извлекается из стерилизованного семени и выращивается на питательных растворах или на плотных средах с агар-агаром в пробирке или колбе (рис. 36). Из таких зародышей вырастают миниатюрные растения, нередко образующие цветки и семена. Зрелые зародыши выращивают на растворе Кнопа с добавлением 2,5% сахара и 1,5% агар-агара.

Для выращивания зародышей, выделенных из незрелых семян, к питательной среде необходимо добавлять ауксины, витамины и аминокислоты.

Метод изолированной культуры зародыша с успехом при-

Таблица 19]

Интенсивность дыхания растущего зародыша и эндосперма пшеницы (по Калинин, 1959)

Возраст в днях	Сухой вес, мг		Поглощено O ₂ в мкл/ч/г сухого вещества при 25°C		Азот, % в сухом веществе	
	1000 зародышей	1000 эндоспермов	зародыш	эндосперм	зародыш	эндосперм!
6	—	3,0	1430	550	4,6	2,2
13	0,2	12,3	1000	463	4,7	2,0
20	1,1	30,8	461	43	5,0	1,7

меняется в селекции, в частности в опытах по отдаленной гибридизации, когда гибридные семена не прорастают. При помощи этого метода была также доказана способность яровизироваться у зародышей семян озимых злаков, отделенных от эндосперма.

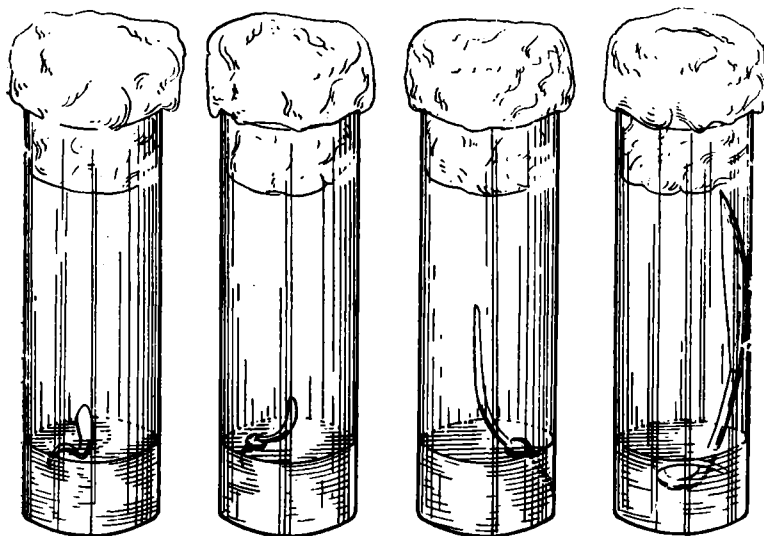


Рис. 36. Выращивание зародыша пшеницы на искусственной среде

В последние годы удалось осуществить выращивание растений из отдельной клетки, изолированной из тех или иных тканей. Такие опыты успешно проведены с клетками моркови и ряда других растений.

Существует большое сходство между зародышем семени и зачатком побега в почке.

Почка — зачаток побега, одетый покровами (рис. 37). Почки закладываются очень рано в виде бугорков в пазухе эмбрионального листа, т. е. когда лист находится еще в почке. В дальнейшем бугорок развивается в пазушную почку. В сформировавшейся почке содержатся все структурные элементы побега, т. е. зачатки узлов и листьев с бугорками пазушных почек и сближенные междоузлия, одетые защитными покровами — чешуями (рис. 37). Почки служат для возобновления роста и располагаются как на верхушке побега (верхушечные почки, обычно самые крупные), так и по всей его длине.

Наряду с описанным экзогенным закладыванием почек встречается эндогенное образование почек из внутренних тканей органа на междоузлиях, в узлах, на листьях и на корнях.

У однолетних растений почки формируются быстро, а у

многолетних этот процесс растягивается иногда на несколько лет (например, у деревьев). Обычно формирование почки заканчивается в год, предшествующий ее распусканию. Иногда почки не прорастают в течение многих лет; такие почки называются спящими.

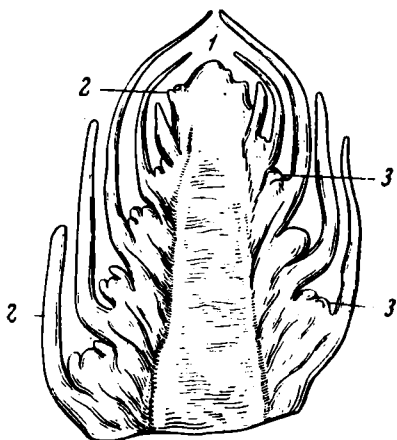


Рис. 37. Верхушка побега семенного растения:
1 — конус нарастания; 2 — листо-зачатки; 3 — зачатки пазушных почек

В мягком климате листовые почки продолжают рост осенью и зимой, и поэтому сухой вес их в этот период увеличивается. В формирующуюся почку поступают различные питательные вещества, в частности азотистые. Зимой содержание в почке сахаров и липидов достигает максимума (защитная реакция на охлаждение), а весной падает (Елисеев, 1959). Содержание ауксинов и нуклеиновых кислот в почке зимой падает, а с приближением весны и до начала распускания непрерывно возрастает (Цельникер, 1950; Петровская, 1954; Зединг, 1955).

Подобно зародышу, почки можно выращивать в изолированной культуре; из них вырастают миниатюрные растения (Бутенко, 1960). Способность почек к укоренению используется при выращивании картофеля верхушками клубня, т. е. из частей клубня, содержащих почку («глазок») и кусочек прилегающих тканей клубня.

ПЕРИОД ПОКОЯ И УСЛОВИЯ ЕГО ПРОХОЖДЕНИЯ

Периодом покоя называется закономерно наступающее временное прекращение роста, обусловленное изменением состояния протоплазмы и обмена веществ в клетках, приводящее к резкому снижению интенсивности физиолого-биохимических процессов.

С явлением покоя мы встречаемся уже у зиготы, которая начинает делиться только через некоторое время после оплодотворения. Затем происходит рост зародыша. После того как зародыш сформировался, он впадает в состояние покоя. Явление покоя свойственно не только семенам, но и почкам растений; в основе его лежит прекращение деления клеток меристемы и изменение обмена веществ.

Рассмотрим более подробно явление покоя у семян. Пере-

ход зародыша в состояние покоя проявляется в том, что семена не прорастают, оставаясь живыми. Так, свежесобранные семена пшеницы и других злаков, бобовых и т. д. некоторое время не прорастают при наличии благоприятных условий. Они как бы созревают, и это явление получило название послеуборочного дозревания.

На юге СССР (Одесса) послеуборочное дозревание у озимых сортов пшеницы проходит в течение 2—8 недель, а у яровой пшеницы — только несколько дней. На севере и в Сибири послеуборочное дозревание семян яровой пшеницы растягивается на несколько месяцев. Объясняется это тем, что при уборке урожая в холодную дождливую осень послеуборочное дозревание проходит медленнее, чем в сухую погоду.

Непрорастание семян после уборки объясняется как непроницаемостью оболочки семян для воды и воздуха, так и неспособностью зародыша к росту вследствие его физиологической незрелости.

Для повышения всхожести покоящихся семян иногда досаточно повредить их оболочку, и они начинают прорастать. Удаление или разрушение твердой оболочки семян называется скарификацией. Для разрушения оболочки семена перетирают с песком, нагревают до 60° С или, наоборот, промораживают, погружают в кипяток, обливают серной кислотой или просто встряхивают семена в бутылке. В почве оболочка семян разрушается под действием различных физических, химических и биологических факторов.

Скарификация применяется при посеве твердых семян клевера, люцерны и других бобовых трав, различных древесных пород — белой акации, гледичии, дуба, плодовых и т. д.

Нередко даже после удаления оболочки семян зародыши не трогаются в рост, так как находятся в состоянии покоя. Поэтому различают покой вынужденный, когда непрорастание семян объясняется отсутствием необходимых условий (вода, тепло, кислород), и покой органический, или глубокий, когда зародыш не растет, несмотря на наличие всех условий, необходимых для роста.

Прекращение состояния покоя у семян многих растений достигается после воздействия холодом. С этой целью применяют так называемую стратификацию семян, которая заключается в том, что свежесобранные семена помещают во влажную среду при температуре около 5° С. Обычно семена перемешивают с влажным песком и торфом и хранят в холодном подвале в течение осени и зимы. Стратификация применяется для подготовки к посеву семян многих древесных пород и некоторых кормовых и цветочных культур.

Охлаждение необходимо не только для снятия глубокого покоя у зародыша семян, но и для нормального развития проростков. Если прорастивать изолированные зародыши, выде-

ленные из семян, не прошедших стратификацию, то вырастают карликовые проростки, с задержанным ростом междоузлий, которые в дальнейшем часто погибают. Например, семена яблони после удаления оболочек прорастали, но скоро загнивали, а из оставшихся живыми вырастали маленькие уродливые растеньица (Потапенко и Захарова, 1940). Проростки персика из нестратифицированных семян нормально развивались только после охлаждения (Родионов, 1950).

Карликовость — результат нарушений в развитии зародыша. В какой-то мере она связана с недостатком веществ типа гиббереллинов, стимулирующих вытягивание стебля. Такие вещества вырабатываются в верхушке стебля; если привить верхушку нормального сеянца персика на стебелек карликового проростка, то последний начинает расти нормально. Удаление семядолей у карликового проростка персика также усиливает рост междоузлий (Родионов, 1950).

Под влиянием неблагоприятных условий (недостаток кислорода, высокая температура и др.) рост зародыша может прекратиться, и он снова вступает в глубокий покой. Такое явление называется вторичным, или индуцированным, покоем.

Явление покоя свойственно не только зародышу семян. Периодическая приостановка роста наблюдается у побегов. Так, с приближением осени рост побега прекращается, и на его верхушке формируется почка, хотя в это время условия среды еще благоприятны для роста. Здесь наблюдается явление глубокого, или органического, покоя.

Если срезать веточку сирени в октябре и поставить ее в комнате в воду, то рост происходить не будет. Если же повторить этот опыт в декабре, то почки на ветке раскроются и начнется рост. Следовательно, с наступлением осени побеги сирени переходят в состояние органического покоя, когда почки не распускаются даже при наличии благоприятных условий. Зимой же, в условиях мороза, почки сирени находятся уже в состоянии вынужденного покоя и в тепле трогаются в рост.

Явление покоя выражено у разных растений не в одинаковой степени. Например, комнатные растения (примула, бегония, герань и др.) растут всю зиму, хотя не все почки у них распускаются. Следовательно, у комнатных растений органический покой отсутствует или выражен очень слабо. Наоборот, глубокий покой хорошо выражен у многолетних растений умеренного климата. У груши Вильямс, перенесенной в теплицу в октябре, почки не раскрывались в течение одиннадцати месяцев, пока не подверглись охлаждению, а ее побеги были переполнены крахмалом.

Разновидностью покоя является так называемый циклический рост побегов, наблюдающийся у цитрусовых и ряда других плодовых на юге. У цитрусовых на Кавказе рост по-

бега прекращается и снова возобновляется три раза в год (весной, летом и осенью). Вторичный рост побега нередко наблюдается у плодовых косточковых пород (абрикос, вишня, слива) на юге СССР. У дуба после окончания весеннего роста и непродолжительного покоя в июле вырастают новые («ивановы») побеги. Циклический рост наблюдается в теплую погоду.

Вынужденный покой встречается не только зимой. В пустынях Средней Азии многие растения летом из-за недостатка воды в почве и под влиянием высокой температуры прекращают рост, который возобновляется осенью.

Переход растений в состояние покоя сопровождается образованием покоящихся органов размножения — спор, семян, почек, луковиц и клубней, в которых находятся зародыши или зачатки побега, снабженные запасами пищи и защищенные покровами от неблагоприятных условий.

Таким образом, у растений наблюдается ритмичность роста. Ритмы роста отражают ритмические колебания интенсивности важных факторов роста — температуры, длины дня и др. Отсюда уже давно был сделан вывод о том, что ритмы ростовых процессов возникли в результате длительного приспособления растений к ритмическим колебаниям условий среды.

Естественно, что ритмичность роста выражена более резко в умеренном климате и значительно слабее в тропиках, где нет характерной для нашего климата смены времен года. Однако и в тропиках рост растений не происходит непрерывно. На острове Ява у *Ficus fulva* на протяжении года три раза приостанавливается рост побега и опадают листья, у других деревьев — два раза в год и т. д. Покой у тропических растений непродолжителен, он не превышает одной-двух недель. У многих тропических растений покой совсем отсутствует. Периодичность роста в тропиках обычно связана с сезонами дождей и засух.

У корней обычно не наблюдается органического покоя; они растут все лето и осень — до наступления морозов.

Растения умеренного климата сильно различаются по продолжительности и глубине покоя. Продолжительный глубокий покой характерен для таких деревьев, как бук, клен остролистный, дуб зимний и др. Наоборот, непродолжительный и неглубокий покой наблюдается у сирени, жимолости, барбариса, тополя и др. (Мороз, 1948).

У плодовых деревьев наблюдаются как видовые, так и сортовые различия по глубине и продолжительности покоя. Среди косточковых пород у вишен покой более продолжителен, чем у абрикосов и слив. Среди яблонь наблюдаются большие сортовые и экологические различия. У летних сортов яблонь покой более продолжителен, чем у зимних, у южных сортов

яблонь и груш покой более глубокий, чем у северных, и т. д. (Проценко, 1958).

Глубина и продолжительность покоя зависят от условий вегетации летом и осенью. Осенние осадки или поливы, а также азотные удобрения задерживают наступление покоя, а засуха, летняя жара и фосфорно-калийные удобрения ускоряют наступление в покой. Молодые деревья вступают в покой позднее, чем старые.

Глубина покоя у отдельных почек неодинакова. Покой сильнее выражен у почек, заложенных на приросте текущего года, а у почек, сформировавшихся в предыдущие годы, покой выражен слабее, а иногда отсутствует.

Каждая почка отдельно переходит в состояние покоя. В Средней Азии у винограда зимующие почки в начале сентября впадали в состояние покоя, а верхушка побега продолжала рост (Кондо, 1960). Окончание покоя у отдельных почек также происходит в разное время. Обычно сначала раскрывается верхушечная почка, а позднее — боковые, и притом далеко не все.

Вопрос о том, какие непосредственные причины вызывают наступление глубокого покоя, лучше изучен у почек, чем у семян. Уже давно подмечена связь между сокращением длины дня с приближением осени и прекращением роста побега (Катунский, 1939; Мошков, 1961).

В опытах Б. С. Мошкова в Ленинграде в 30-х годах хорошо перезимовывали такие южные породы, как белая акация, грецкий орех и даже чай, но при условии, если они выращивались на искусственно укороченном дне, так как в этом случае почки рано вступали в покой. Наоборот, выращенные на естественном длинном дне эти породы вымерзали, так как у них задерживался переход в состояние покоя и продолжался рост, а защитные приспособления не вырабатывались.

Известно также, что наступление покоя и листопад задерживаются у деревьев, освещаемых фонарями (Молиш, 1933).

К концу лета наряду с сокращением длины дня заметно ослабевает интенсивность освещения и меняется его спектральный состав, понижается температура, что также оказывает влияние на наступление покоя.

Однако явление покоя оказалось более сложным. Даже при непрерывном освещении многие растения в теплице, хотя и с опозданием, вступают в более короткий, чем обычно, покой. Такое явление наблюдалось у смородины, дуба, клена, липы, яблони, вишни, граба и др. (Максимов и Леман, 1946; Гулисашвили, 1948).

Таким образом, явление органического покоя следует рассматривать как приспособительное свойство, возникшее в ходе эволюции под прямым влиянием среды и ставшее наследственным. Почему с наступлением органического покоя клетки

зародыша семени или эмбрионального зачатка побега в почке прекращают рост? В последние годы торможение роста объясняют накоплением ингибиторов роста. Например, у пшеницы всхожесть семян уменьшается с переходом от молочной к восковой спелости. В этот период возрастает пигментация покровов зерна. Оказывается, что пигменты зерновки пшеницы — флавоновые глюкозиды — тормозят прорастание; намачивание же семян перед посевом в воде приводит к удалению ингибиторов и повышает всхожесть (Княгиничев, 1951).

Ингибиторы прорастания семян найдены у большинства исследованных растений. Они содержатся в мякоти плодов яблоны, груши, в соке плодов томата, жимолости, в оболочке семян капусты, латука, в зародышах подсолнечника, в эндосперме семян ириса, в луковицах лука и чеснока, в корнях моркови, редиса. Как правило, ингибиторы прорастания семян неспецифичны. К ним относятся цианиды, аммиак, этилен, горчичные масла, органические кислоты, ненасыщенные лактоны, альдегиды, эфирные масла, алкалоиды, дубильные вещества, антибиотики и др. (Evenari, 1949).

Ингибиторы прорастания обнаружены и в почках деревьев, в «глазках» картофеля. Накапливаясь осенью, ингибиторы в дальнейшем постепенно разрушаются, и почки при благоприятных условиях могут прорасти. Сезонное накопление ингибиторов роста в почках показывает, каким способом может осуществляться биологическое приспособление растения к неблагоприятным условиям среды.

Ухудшение снабжения зародыша кислородом и накопление углекислоты, особенно в семенах с твердыми оболочками, а также обезвоживание по мере созревания семени тормозят деление клеток и способствуют переходу их в состояние покоя. В отличие от зародыша семени, зачаток побега в почке не испытывает значительного обезвоживания. Поэтому задержка прорастания почек обусловлена главным образом химическими воздействиями, т. е. присутствием ингибиторов.

Согласно П. А. Генкелю и Е. З. Окниной (1948), при наступлении глубокого покоя у древесных пород происходит обособление протоплазмы покоящихся клеток; плазмодесмы втягиваются внутрь клеток, а протоплазма покрывается слоем липоидов и дубильных веществ, не пропускающим воду.

В покоящихся почках резко снижается содержание нуклеиновых кислот, аминокислот, ауксинов и витаминов группы В, играющих важную роль в делении и росте клеток.

Например, в верхушечной почке явора минимальное содержание стимуляторов роста, определявшихся хроматографически, наблюдалось в октябре; в течение зимы оно постепенно увеличивается и достигает максимума в начале февраля,

после чего постепенно начинает падать. Верхушка побега летом содержит меньше стимуляторов, чем зимой; содержание ингибиторов роста минимальное в мае — июне, с конца лета увеличивается и достигает максимума в октябре — ноябре, после чего быстро уменьшается (Phillips a. Wareing, 1958).

В эмбриональных листочках в конусе нарастания тюльпана содержание ДНК (по фосфору, в мг/г сухого веса) составляло: 12/XI — 1,78, 14/II — 0,856 и при выходе из покоя — 24/IV — 1,445, а РНК — соответственно 1,654, 1,118 и 1,622 (Сатарова, 1958). Очевидно, многие физиологически активные соединения с наступлением покоя переходят в связанную форму и становятся недействительными.

В покоящихся клетках камбия клевера изоэлектрическая точка протоплазмы соответствовала $pH=1,8-2,6$, а весной и летом падала до $1,0-1,4$, т. е. сдвигалась в кислую сторону (Лупарева, 1958). В покоящихся клубнях картофеля резко падает электропроводность внутренних тканей.

Покой у растений имеет относительный характер, так как он охватывает далеко не все клетки и ткани растений. Даже в период наиболее глубокого покоя (октябрь — ноябрь) в побегах деревьев происходит превращение крахмала в сахар и образование жиров. Во время послеуборочного дозревания семян злаков в них наблюдается ферментативная деятельность, которая приводит, в частности, к улучшению хлебопекарных качеств муки.

На юге СССР в течение зимы нередко происходит рост заложенных летом соцветий в плодовых почках, и поэтому такие почки с приближением весны значительно крупнее, чем в начале осени.

Явление покоя имеет большое народнохозяйственное значение. Послеуборочное дозревание предотвращает прорастание необмолоченного зерна в дождливую погоду. Период покоя у клубней и луковиц увеличивает длительность их хранения. Длительный покой у цветочных почек плодовых и декоративных растений предупреждает их раннее распускание и гибель от весенних заморозков.

В других случаях явление покоя мешает хозяйственному использованию растений. Чрезмерно длительное послеуборочное дозревание пшеницы в Сибири и на севере приводит к плохой всхожести семян. Наличие глубокого покоя мешает использованию свежесобранных клубней картофеля для летней посадки с целью получения второго урожая. Непрорастание цветочных почек осенью и в начале зимы сокращает ассортимент цветов в зимнее время года.

Поэтому уже давно было обращено внимание на поиски способов управления покоем у растений.

Первые успехи были достигнуты в нарушении покоя почек у декоративных растений с целью ранней выгонки цветов.

Распускание цветочных почек достигается разными способами. Широко применяется способ теплых ванн, когда ветки с почками погружают на несколько часов в теплую воду. При температуре воды 30—35° С для распускания почек их погружают в воду на 9—12 ч, а при температуре 42° С для этого достаточно погружения на 1—2 ч (Vegis, 1932). Применяются также разнообразные химические воздействия, к наиболее доступным из них относятся эфиризация, т. е. выдерживание веток в атмосфере, содержащей 30—40 г этилового эфира на 1 м³, окуривание дымом горячей бумаги, опилок и т. п.

Имеется целый ряд химических соединений, которые весьма активно нарушают покой почек. К ним относятся ацетилен, синильная кислота, этиленхлоргидрин, тиомочевина и др. Покой почек устраняется также инъекциями витаминов В₁ и РР (Гребинский, Люкова, Фришко, 1955), а иногда и такими простыми воздействиями, как надрезы, инъекция воды, охлаждение, непрерывное электрическое освещение и пр.

В последние годы успешно разрабатываются также способы удлинения периода покоя и задержки прорастания почек. Для задержки прорастания картофеля при хранении клубни опыливают дустом, содержащим 1,7—3,5% метилового эфира α -нафтилуксусной кислоты. Весьма эффективным для этой цели оказалось облучение гамма-лучами радиоактивного кобальта Со⁶⁰ (Рубин и др., 1959).

Задержка распускания почек плодовых достигается опрыскиванием деревьев летом предыдущего года растворами α -нафтилуксусной кислоты. Распускание почек тормозится также гидразидом малеиновой кислоты. Теоретические основы различных способов устранения или, наоборот, удлинения состояния покоя разработаны слабо; наиболее активные соединения являются активаторами или ингибиторами различных ферментативных систем. Кроме того, такие вещества действуют на физические свойства протоплазмы покоящихся клеток — проницаемость, строение липоидно-белковых оболочек и т. п. (Поволоцкая, 1958).

По Леопольду (Leopold, 1955), в присутствии ингибиторов, образующих комплексы с сульфгидрильными энзимами, не может проявиться действие находящихся в клетках ауксинов. Различные воздействия разрушают ингибиторы, и ауксин стимулирует прорастание почек и семян.

Выход из состояния покоя сопровождается накоплением в почках глутатиона (Прокошев, 1947). Обработка покоящихся клубней картофеля растворами глутатиона (1—4%) снимает покой (Guthrie, 1940). Полагают, что глутатион активирует сульфгидрильные группы и благодаря этому устраняется покой.

ФИЗИОЛОГИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН

После окончания органического покоя семена с живыми зародышами становятся способными к прорастанию. Способность семян сохранять всхожесть колеблется в больших пределах. Семена сорняков могут оставаться живыми в течение десятилетий.

Всеобщее внимание привлекло удивительное долголетие семян лотоса, найденных на дне высохшего озера в Маньчжурии в слое торфа на глубине 1,5 м. Возраст этих семян, сохранивших всхожесть, приближается к 1000 лет (Крокер и Бартон, 1955). Долговечность определяют, высевая семена, сохранившиеся в старых гербариях; наблюдая за травянистой растительностью, появляющейся на месте вырубленного леса, возраст которого был известен; закапывая семена в бутылках в почву и т. п.

Всхожесть семян культурных растений сохраняется обычно значительно меньше. Семена пшеницы, ячменя и овса сохраняют всхожесть около 10 лет, причем она постепенно понижается. Семена ржи и кукурузы теряют всхожесть скорее — примерно через пять лет. Быстро теряют всхожесть семена проса; всхожесть семян сои сохраняется около трех лет.

Семена большинства овощных культур остаются живыми два-три года, хотя семена капусты, томатов сохраняют всхожесть четыре-пять лет, а тыквенных — пять лет и больше.

Очень быстро, в течение двух-трех недель и раньше, теряют всхожесть семена некоторых древесных пород — дуба, бука, ивы и др. Для хранения таких семян нужны специальные условия, напоминающие условия стратификации.

Необходимые условия прорастания — наличие тепла, воды и кислорода. Сухие семена содержат только связанную воду, которая практически не участвует в обмене веществ. Для того чтобы началось прорастание, семена должны набухнуть, т. е. поглотить определенное количество воды, необходимой для активации ферментов и создания соответствующей среды для химических реакций.

Набухание семян сначала осуществляется силами гидратации, а к концу набухания вступают в действие осмотические силы, возникающие вследствие накопления продуктов гидролиза белков, жиров и полисахаридов.

Поглощение воды при набухании зависит от химического состава зародыша, эндосперма и покровов семени. Богатые белком семена бобовых поглощают больше воды, чем крахмалистые семена злаков. Очень много воды поглощают при набухании семена льна и сахарной свеклы, оболочки которых содержат слизистые гидрофильные полисахариды. В табл. 20 приводятся данные о поглощении воды при набухании семян культурных растений.

Таблица 20

Количество воды, поглощаемое семенами при набухании и необходимое для их прорастания (в % к воздушно-сухому весу)

Семена	Количество воды	Семена	Количество воды
Пшеница	45,6—47,7	Чечевица	93,3
Рожь	57,7—64,7	Вика	75,4
Овес	59,8—76,3	Горох, бобы, фасоль	106—114
Ячмень	48,2—57,4	Лен	160,6
Просо	25,0—38,2	Свекла кормовая	62,5
Кукуруза	37,3—44,0	Свекла сахарная	120—168
Конопля	43,9	Клевер красный	117—143
Подсолнечник	56,5	Тимофеевка	80
Рапс	51	Мятлик	90
Люцерна	56	Мак	91

Скорость поглощения воды при набухании у разных семян неодинакова. В течение нескольких часов набухают семена горчицы, редиса, капусты, а семена люпина — только через несколько дней. Поглощение воды сильно задерживается у семян с твердой оболочкой. Семена белой акации могут лежать в воде 30 лет, прежде чем начнется прорастание.

С повышением температуры поглощение воды ускоряется. Например, семена кукурузы за 3 ч поглотили воды (в процентах к весу семян): при 5° С — 9,23, при 15° С — 9,81, при 25° С — 12,7, а при 55° С — 23,21 (Каменский, 1933).

Когда набухающие семена находятся на влажной подстилке и хорошо проветриваются, они поглощают воду скорее, чем при погружении в воду. Следовательно, набухание семян не просто физический процесс; условия, благоприятствующие дыханию, способствуют и поглощению воды.

Составные части семени поглощают неодинаковое количество воды. Зародыш семян злаков поглощает воду сильнее, чем эндосперм.

Прорастание семян происходит при температуре выше нуля. Однако минимальная температура для прорастания семян колеблется в больших пределах. Семена ржи, пшеницы, ячменя, овса, вики, чечевицы, гороха, чины, репы, моркови, брюквы, рыжика, конопли, горчицы прорастают при 1—2° С; семена кукурузы, проса, соя — при 8—10° С; фасоли, клещевины, сорго — при 10—12° С, а семена хлопчатника, риса, огурцов, тыквы, арбуза — при 12—14° С. Для появления всходов минимальная температура должна быть выше указанной на 2—3 градуса. Приведенные температуры определяют сроки сева тех или иных культур.

При минимальной температуре семена прорастают медленно. Поэтому при лабораторных посевах придерживаются

оптимальных температур для прорастания. Для теплолюбивых культур оптимальная температура для прорастания около 35° С, а для остальных 25° С.

Для прорастания семян необходим кислород, потребление которого резко усиливается с началом роста зародыша. Например, сухие семена ячменя, содержащие 12% воды, выделяют за 24 ч только 0,3—0,4 мг СО₂ на 1 кг, а при 33% воды— 2 г СО₂.

Мелкие семена, обладающие большей удельной поверхностью, меньше подвергаются опасности удушья в спокойной воде, чем крупные семена. Даже семена водных растений не прорастают в воде, бедной кислородом.

Однако семена риса и ряда кормовых трав прорастают в воде, т. е. при пониженном по сравнению с воздухом содержании кислорода.

Семена различных овощных культур при 10%-ном содержании кислорода прорастали так же, как и на воздухе, а семена моркови при 2% кислорода лучше, чем на воздухе (Siegel a. Rosen, 1962). Лучше прорастали при пониженном содержании кислорода также семена *Typha latifolia* (Morigaga, 1926).

Прорастание семян заметно тормозится при содержании углекислоты около 17%, а при концентрации СО₂ около 35% семена гибнут. Однако небольшие концентрации углекислоты стимулировали рост гороха в водной культуре (Geisler, 1963).

Семена культурных растений, как правило, одинаково хорошо прорастают как в темноте, так и на свету. Семена многих дикорастущих видов лучше прорастают на свету, тогда как другие прорастают только в темноте. Свет необходим для прорастания злаковых трав, табака, ряда овощных (салат, сельдерей) и лекарственных растений. В темноте прорастают семена бука, дуба, каштана, облепихи и др.

Ингибиторы прорастания, выделенные из семян пшеницы, свеклы и ряда других растений, тормозят прорастание семян на свету сильнее, чем в темноте. На основании таких наблюдений допускают, что у семян, прорастающих только в темноте, ингибитором может служить вещество, активирующееся светом (фотодинамический эффект). Фотодинамическим эффектом обладают различные флуоресцирующие вещества, найденные в растениях (Metzner, 1930).

В последние годы обнаружен антагонизм между красными и инфракрасными лучами. Прорастание семян салата-латука стимулируют лучи с длиной волны 520—700 мк, а инфракрасные лучи длиной 700—860 мк, так же как и коротковолновые лучи длиной 420—520 мк, тормозят прорастание. Стимулирующее прорастание действие красных лучей может быть заменено обработкой семян кинетином (стимулятором митозов) (Miller, 1958).

Все воздействия, выводящие почки из состояния покоя, можно применять для ускорения прорастания семян. С этой целью используют также воздействие переменными температурами, с колебаниями от 10 до 30° С. Переменные температуры иногда заменяют положительное действие света на прорастание.

Физиология прорастания почек изучена хуже. Такие исследования проводились главным образом с картофелем.

Готовность «глазков» клубней картофеля к прорастанию достигается после окончания органического покоя. Поэтому для предотвращения прорастания «глазков» клубни хранят при влажности воздуха, не превышающей 90%, и температуре 1—2° С. Прорастание «глазков» подавляется высокими концентрациями углекислоты (выше 10%), а также указанными выше ингибиторами прорастания почек.

Прорастание свежесобранных клубней картофеля достигается разнообразными приемами, устраняющими период покоя (см. выше). Укажем также, что свежесобранные клубни картофеля прорастают раньше, если их выдерживать в атмосфере с пониженным содержанием кислорода (2—10%). При этом устраняется доминирование верхушечной почки клубня и из «глазков», расположенных на верхушке клубня, прорастает не одна, а несколько почек (Thornton, 1939).

РОСТ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ

ПРОРАСТАНИЕ СЕМЕНИ И ФОРМИРОВАНИЕ ПРОРОСТКА

Прорастание семян начинается с появления корешка, затем вытягивается гипокотиль и раскрываются семядоли и последней трогаются в рост почечка, из которой формируется побег. Проросток состоит из побега, т. е. облиственного стебля, и корня.

С началом прорастания корень растет быстрее, чем побег. У некоторых растений, например у одуванчика, в начале вегетации после начального роста в длину главный корень начинает утолщаться, при этом сокращается базальная часть корня по длине и корневая шейка втягивается в почву. Это происходит вследствие увеличения диаметра паренхимных клеток коры в тангентальном направлении и уменьшения их диаметра в направлении сокращения корня. Благодаря погружению корневой шейки в почву растения лучше переносят зимние морозы и летнюю засуху (Прокофьев и др., 1954).

Рост корня

В растущем корне различают четыре зоны. На кончике корня находится эмбриональная зона, прикрытая корневым чехликом. За ней следует зона растяжения и далее — зона

корневых волосков, после которой располагается зона ветвления корня.

В последние годы тщательно изучаются рост отдельных зон корня и происходящие при этом физиолого-биохимические процессы.

Например, у кукурузы зона роста корня простирается на протяжении 4 мм от кончика корня. При этом в первом миллиметре от кончика корня происходит только деление клеток, без увеличения их размеров. Увеличение объема клеток начинается в области второго миллиметра от кончика корня. Таким образом на расстоянии 1,5 мм от кончика корня находится зона митозов, за которой следует зона растяжения клеток длиной около 2,5 мм, а следующая зона уже не обнаруживает прироста. Примерно такое же распределение зон эмбрионального роста и растяжения обнаружено и у других культурных растений (горох, овес, пшеница, ячмень и др.) (рис. 38).

В растущем корне кукурузы, на границе с инициальными клетками корневого чехлика, в меристеме корня обнаружены своеобразные «покоящиеся центры», т. е. группа клеток, отличающаяся от окружающих пониженным содержанием нуклеиновых кислот и неспособностью синтезировать ДНК из фосфата и аденина. Такие клетки делятся редко или совсем не делятся (Clowes, 1956).

Химический состав клеток, находящихся в разных зонах роста корня, и обмен веществ в них несколько отличаются.

В таблице 21 приведены данные, относящиеся к растущей зоне корня кукурузы. С ростом клетки увеличивается содержание воды, параллельно возрастает количество сахаров и некоторое время накапливается белок. К окончанию роста

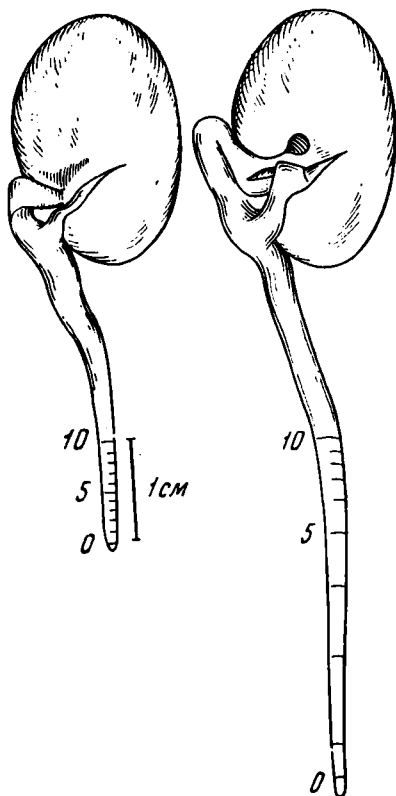


Рис. 38. Распределение прироста на корневой верхушке конских бобов (пояснения в тексте)

способностью синтезировать ДНК из фосфата и аденина. Такие клетки делятся редко или совсем не делятся (Clowes, 1956).

Химический состав клеток, находящихся в разных зонах роста корня, и обмен веществ в них несколько отличаются.

В таблице 21 приведены данные, относящиеся к растущей зоне корня кукурузы. С ростом клетки увеличивается содержание воды, параллельно возрастает количество сахаров и некоторое время накапливается белок. К окончанию роста

Таблица 21
Размеры (длина в мк), химический состав (в мкг на клетку) и дыхание клеток в растущей зоне корня кукурузы (по Valdivinos, 1953)

Расстояние от кончика корня, мм	Средняя длина клетки эпидермиса	Сухой вес клетки	Вода	Целлюлоза	Сахара	Общий азот	Белок	Нерастворимые в спирте вещества	Зола	Дыхание, дм^3 на 1 мг сухого веса в час при 25°C		Дыхание, дм^3 на мг N	
										поглощено O_2	выделено O_2	поглощено CO_2	выделено CO_2
0—1	11	1,41	5,79	0,06	0,06	0,14	0,75	1,23	0,06	6,3	5,8	73	66
1—2	19	3,46	17,9	0,27	0,19	0,32	1,48	2,70	0,13				
2—3	59	8,1	54,8	0,74	0,65	0,68	2,70	4,94	0,32	6,9	6,8	98	94
3—4	70	7,5	89	0,93	1,04	0,52	2,22	4,92	0,18				
4—5	96	10	147	1,50	1,85	0,45	1,87	5,00	0,15	6,2	6,1	75	72

клетки содержание белка уменьшается, очевидно, вследствие перемещения его в другие клетки. Синтез целлюлозы продолжается в течение всего роста клетки.

Интенсивность дыхания, рассчитанная на сухой вес, в разных зонах растущей части корня изменяется немного, увеличиваясь в фазе растяжения при увеличении клетки. Увеличение интенсивности дыхания в фазе растяжения особенно заметно, если отнести дыхание к содержанию азота. Дыхательный коэффициент колеблется около единицы, и, следовательно, дыхание корня кукурузы осуществляется за счет углеводов.

Согласно Шерри и Хагеману (Cherry, Hageman, 1961), в корне кукурузы интенсивность дыхания (в *мкл* O_2 /*ч* на 1 г сырого веса) составляла: в зоне 0—0,5 см от кончика корня — 1293; в зоне 0,5—1,5 см — 513 и в зоне 1,5—2,5 см — 476, а при пересчете на 1 мг белка — соответственно равнялась 50, 92 и 106. По мере удаления от кончика корня возрастает использование кислорода на образование фосфорных эфиров (Р/О); оно составляло в зоне 0—0,5 см от кончика корня 2,58; в зоне 0,5—1,5 см — 2,64 и в зоне 1,5—2,5 см — 3,19. В мезокотиле интенсивность дыхания составляла (на 1 г сырого веса в *мл* O_2 за 1 ч) 671, а в пересчете на 1 мг белка — 48; Р/О равнялось 1,12. Таким образом, корешок дышит и использует энергию дыхания для фосфорилирования более энергично, чем мезокотиль (Cherry et al., 1961).

Однако у растущих корешков гороха в эмбриональной зоне роста (0—2 мм от кончика корня) на воздухе дыхательный коэффициент составлял 1,22—1,66; кончики корня гороха выделяли спирт. Следовательно, здесь наряду с нормальным дыханием происходило спиртовое брожение. Это явление, названное аэробным брожением, было обнаружено также в кончиках корня конского боба, лука и в ряде других меристем (Stiles, 1960).

В ряде исследований изучалось распределение по длине корня тех или иных веществ и ферментов. В растущем корне фасоли содержание ДНК составляло (в процентах на сухой вес) в эмбриональной зоне — 0,78; в зоне растяжения — 0,42 и в зоне корневых волосков — 0,34, а содержание РНК — соответственно 3,78; 2,83 и 2,06 (Конарев, 1959). При пересчете на одну клетку содержание нуклеиновых кислот изменяется очень мало, и, следовательно, синтез этих веществ при росте клетки заканчивается в эмбриональной фазе.

У корней проростков чечевицы в направлении от кончика корня к его основанию усиливалась активность ауксиноксидазы и падала активность пероксидазы (Pilet a. Galston, 1955). В корешке гороха по мере удаления от кончика корня падает активность полифенолоксидазы, цитохромоксидазы, дегидрогеназ (Потапов и др., 1959) и дезоксирибонуклеазы (Гутье и Гутье-Пират, 1961). Максимальное содержание ви-

таминов (аневрина, рибофлавина и никотиновой кислоты) в корешке лука наблюдалось в зоне растяжения. Рост корня зависит от возраста и фазы развития растения. Как уже указывалось, при прорастании семян корни растут быстрее, чем побег. У пшеницы в фазе двух листьев корни проникают в почву на глубину 45 см, у овса — на 80 см и т. д. В дальнейшем рост побега начинает обгонять рост корня.

У яровой пшеницы максимальное развитие корневой системы наблюдается к концу цветения, после чего общая поверхность корневой системы уменьшается. В фазе кущения общая поверхность корней составляла 9,6 м², в фазе выхода в трубку — 29,4 м², в начале цветения — 36,7 м², в конце цветения — 44,1 м² и в фазе восковой спелости зерна — 30,9 м² (Сабинин, 1940).

Скорость роста корня в начальный период вегетации значительно выше, чем в конце. При благоприятных условиях в первом месяце вегетации скорость роста корней культурных растений достигает следующих величин (в сутки): у кукурузы — 5—6 см; озимой пшеницы и кормовых трав — 1—1,5 см; картофеля — 2,5 см. Корни деревьев растут медленнее. У яблони на песчаной почве в сутки прирост составлял 0,3 см, у молодой сосны — 0,3 см (Рассел, 1955).

Условия произрастания определяют темпы роста и размеры корневой системы. Большое значение для роста корня имеют температура почвы, ее влажность и аэрация. Оптимальная температура для роста корня (табл. 22) обычно ниже, чем для роста побега. При этом проявляется степень теплолюбия растения. У кормовых трав в теплом климате корни растут быстрее в прохладные весенние месяцы, чем в жаркие летние.

Таблица 22

Оптимальные температуры роста корня (по Шоу, 1955)

Растение	Температура, °С	Растение	Температура, °С
Мятлик луговой, ежа сборная, овсяница луговая, костер	15—25	Соя, хлопчатник	27
Тимофеевка, полевика	13—21	Табак	23—28
Клевер красный	21	Фасоль	22—26
Суданская трава	21—29	Картофель	15—20
Пшеница	12—16	Лук	14—22
Ячмень	20	Томаты	20
Кукуруза	24	Яблоня, персик	15—18

Минимальная температура для роста корней у растений умеренного климата находится около нуля. В опытах В. П. Дадыкина (1953) с искусственно охлаждавшейся поч-

вой корни овса проникали в слой почвы, где температура была на 0,5° С выше нуля. На Крайнем Севере корни злаков достигают зоны вечной мерзлоты. При этом корни заметно утолщаются, но меньше ветвятся. Ослабление роста на холодных почвах, по Дадыкину, объясняется не трудностями поглощения воды из холодной почвы («физиологическая сухость»), а недостаточным азотным питанием. Поэтому внекорневые подкормки азотом особенно эффективны на севере.

Специальные опыты с корнями яблони показали, что при температуре ниже 7° С корни усваивают неорганический азот, но не передают органические формы азота в побег (Колесников, 1952).

Температура почвы оказывает влияние на соотношение корня и надземной части проростков. У пшеницы при температуре почвы 8—12° С первыми развиваются корни, а позднее почечка, а при высокой температуре (30° С) — наоборот.

С возрастом чувствительность корней к температуре изменяется. У молодых растений томатов корни лучше растут при 30° С, чем при 20° С, а у взрослых — наоборот; при 10° С рост корней томатов угнетается на всех фазах развития растения (Шоу, 1955).

Хороший рост корней наблюдается только на почвах, в достаточной мере снабжаемых кислородом. Поэтому при выращивании растений в водной культуре необходимо заботиться о продувании растворов. Рост корней заметно ослабевает при падении концентрации кислорода в почвенном воздухе ниже 10% и прекращается при падении содержания кислорода ниже 5%. Среди культурных растений минимальную потребность в кислороде обнаруживают рис и гречиха, а наибольшую — томаты, горох и кукуруза. Другие растения занимают промежуточное положение (Рассел, 1955).

В табл. 23 показана зависимость роста корня и надземной части молодых растений томатов в водной культуре

Таблица 23

Влияние аэрации с разным содержанием кислорода на рост молодых растений томата (по Meyer et oth., 1960)

Содержание кислорода, мл · гкв	Сухой вес одного растения, г	
	корни	побеги
0,05	0,23	1,31
0,15	0,53	2,44
0,25	0,70	2,68
0,50	0,74	2,78
1,00	0,78	3,11

от содержания кислорода в воздухе, используемого для продувания растений.

Корни риса и других затопляемых культур снабжаются кислородом при помощи специальных воздухопроводящих тканей. Содержание кислорода в воздухоносных полостях у болотных растений достигает 15%.

Потребность корней в кислороде тем больше, чем выше температура почвы. Критический минимум кислорода для сохранения корней живыми находится около 3%.

В какой-то мере листья травянистых растений могут снабжать корни кислородом даже при отсутствии специальных воздухопроводящих тканей. Если при выращивании в водной культуре фасоли и кукурузы отрезать стебель и лишить корни кислорода, то они быстро отмирают. Если же в таком опыте сохранить стебель и листья, то корни около недели остаются живыми. При этом у листьев усиливается потребление кислорода (Солдатенков и Чжао Сянь-дуан, 1961).

В связи с большой потребностью корней в кислороде способы обработки почвы оказывают сильное влияние на размещение корней в разных горизонтах почвы. При рыхлении почвы на 35—40 см основная масса корней пшеницы размещалась в горизонте 10—27 см, а при вспашке на 20—22 см — в горизонте 0—10 см (Гринфельд, 1960).

Корни растут только во влажной почве. Рост корней прекращается в почве, высохшей до влажности завядания.

В зависимости от содержания воды корни располагаются в разных горизонтах почвы неодинаково. При орошении умеренными дозами корни пшеницы концентрируются в верхних слоях почвы, а без полива корни проникают глубоко в почву. Например, у пшеницы в фазу выхода в трубку без полива корни распространились равномерно в слое 40 см, а при поливе свыше 80% корневой массы было сосредоточено в горизонте 0—20 см (Волков, 1951).

Корни являются гетеротрофными органами и поэтому их рост зависит от снабжения органическими веществами, поступающими из листьев.

Еще в 40-х годах была установлена способность корней ячменя фиксировать углекислоту, превращая ее в органические соединения. Однако этот процесс не может заменить необходимости снабжения корней готовыми органическими веществами. Поэтому развитие корней зависит от состояния надземной части растения.

Условия среды, благоприятные для фотосинтеза и накопления углеводов, способствуют росту корневой системы, и наоборот. Подмечено, что у растений, выросших в тени, корни развиваются значительно хуже, чем у хорошо освещаемых растений. Повышенная температура в ночные часы, вызывающая усиленную трату углеводов на дыхание, приводит к

уменьшению веса корней (Шоу, 1955). Скашивание надземной массы не только тормозит рост корней, но часто приводит к уменьшению их веса. Обильный урожай плодов задерживает рост корней дерева; наоборот, удаление соцветий стимулирует рост корня (Рассел, 1955).

Поглотительная деятельность корня связана с его ростом. Поглощение воды и солей (ионов) наиболее интенсивно осуществляется растущей частью корня. По мере роста корня растущая зона передвигается в глубь почвы, а вышележащая зона корня постепенно грубеет, покрывается эндодермой и становится недоступной для воды и солей. Поглощение воды и солей здесь может осуществляться только при помощи корневых волосков. Поэтому подкормки растения наиболее эффективны в том случае, когда вносимые питательные вещества вступают в контакт с растущей зоной корня. Так, обычная поверхностная подкормка хлопчатника мало эффективна в фазе цветения, так как в этот период растущая зона корня находится на глубине 30—40 см (Цивинский, 1933).

Поглощение воды и солей из почвы обеспечивается обильным ветвлением корневой системы, характерным для многих растений.

У плодовых деревьев вес корней составляет около 25—30% к весу дерева, однако корни ветвятся гораздо сильнее, чем надземная часть растений. У однолетнего сеянца яблони насчитывалось около 45 000 корней (Колесников, 1952). Необычайно больших размеров достигает общая длина корней и корневых волосков у озимой ржи — до 600 км (Dittmer, 1937).

Поглощаемые из почвы ионы часто оказывают специфическое влияние на рост корней. Особенно сильно стимулирует рост корней кальций, а также многие микроэлементы, в частности молибден, и их смеси. Рост корнеплодов стимулируется микроэлементами.

За последние 30 лет взгляды на роль корня в жизни растений существенно изменились. Оказалось, что корни являются не только проводящим и опорным органом растения, но и местом синтеза необходимых для жизнедеятельности растений физиологически активных соединений. В корнях осуществляется синтез 22 аминокислот, глутатиона, уреидов, 25 органических кислот, алкалоидов, разнообразных фосфорорганических соединений и т. п. (Курсанов, 1960). В корнях кукурузы синтезируется вещество, стимулирующее деление клеток (Трин Суан-ву, Потапов и Хак Би-вэнь, 1961). Некоторые из этих веществ необходимы для нормального роста побега. Если удалять корни у проростков фасоли, бобов, гороха, люпина и пшеницы, то рост стебля и листьев не происходит (Мирошниченко, 1952). По А. Л. Курсанову (1960), воздушные корни, не достигающие почвы и не погло-

шающие никаких других веществ, кроме воды, играют роль своеобразных желез, снабжающих ближайшие побеги физиологически активными веществами.

Рост корня стимулируется ауксинами в значительно меньших концентрациях, чем рост стебля. Стимуляция роста корневой гетероауксином наблюдается при концентрации 10^{-10} М, а концентрация 10^{-8} М угнетает рост корня. Отрезанная верхушка колеоптиля, приложенная на месте отрезанного кончика корня, тормозит рост корня.

Ауксины синтезируются в кончике корня. Если отрезать кончик корня, то это приводит к ветвлению корня, на чем основана широко применяемая при пересадке рассады пинцировка, то есть удаление кончика главного корня. Полагают, что это связано с уменьшением концентрации ауксина, поступающего из кончика корня.

Источником ауксинов в корнях могут быть и надземные органы, так как введенный в листья или стебель меченый гетероауксин можно обнаружить в корнях. По мере удаления от кончика корня возрастает активность ауксиноксидазы (Pilet a. Galston, 1955).

Опыты по методу изолированной культуры обнаружили, что корни не способны синтезировать витамин В₁ и не могут расти без снабжения этим витамином (Уайт, 1949). Изолированные корни ряда растений нуждаются кроме витамина В₁ в снабжении другими витаминами, в частности никотиновой кислотой (горох, люцерна, редис и др.) и витамином В₆ (морковь, хлопчатник, клевер, томат, подсолнечник, дурман). На этом основана стимуляция роста корней, в частности корнеплодов, никотиновой кислотой и другими витаминами.

Рост стебля

Стеблем называется надземный осевой орган растения, несущий листья, цветки, плоды. Стебель выполняет механическую (опорную) и проводящую функции, а также может служить местом отложения запасных веществ; молодые зеленые стебли осуществляют фотосинтез. Облиственный стебель называется побегом.

При прорастании семян стебель формируется из гипокотыля. По своему строению и функциям стеблю близок побег, вырастающий из почки, образующейся в пазухе листа. Благодаря образованию боковых побегов стебель ветвится.

Рост стебля в длину обусловлен деятельностью меристемы, находящейся в конусе нарастания стебля (верхушечная меристема) (рис. 39), а рост в толщину — латеральными меристемами (камбий). У злаков стебель удлиняется также благодаря деятельности интеркалярной меристемы, расположенной у основания междоузлий.

На стебле можно различать повторяющиеся, или метамерные, элементы. К ним относятся узлы с листьями и междоуз-

лия. Метамеры стебля и боковых побегов формируются благодаря деятельности верхушечной меристемы.

В результате деления меристематических клеток возникают клетки, которые больше не делятся и дают начало от-

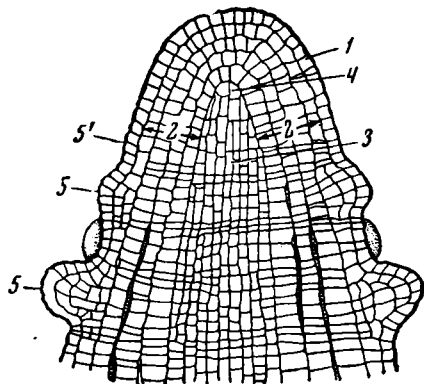


Рис. 39. Продольный медиальный разрез конуса нарастания стебля водной сосенки (*Hippuris vulgaris*):

1 — дерматоген; 2 — перилема; 3 — плерома; 4 — группа инициальных клеток плеромы; 5 — листовые зачатки (5' — самый молодой)

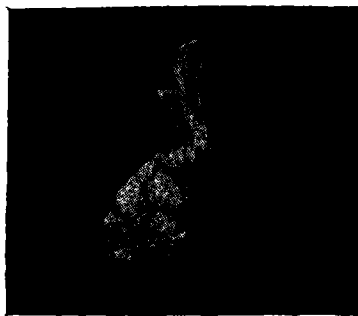


Рис. 40. Культура каллюса *Nicotiana*

дельным тканям. В пределах верхушечной меристемы различают протодерму, из клеток которой развивается эпидермис; прокамбий, дающий начало проводящим

тканям, и основную меристему, образующую клетки основной ткани (паренхима).

Исследования с применением биохимической методики (включение меченого аденина в ДНК клеточных ядер) показали, что все клетки растущей верхушки побега, включая наружные слои, синтезируют ДНК и делятся. Покоящихся клеток, характерных для меристемы кончика корня, в меристеме верхушек побега не обнаружено (Clowes, 1959). Однако особенно активное деление клеток наблюдается в субапикальной зоне меристемы конуса нарастания побега (Paolillo a. Gifford, 1961; Sachs a. Lang, 1961). Обзор литературы по вопросу об инициальных клетках в верхушечной меристеме побега дан Каттер (Cutter, 1959).

Метамеры и внутренняя дифференциация стебля обнаруживаются уже в зародыше, в дальнейшем процесс их возникновения продолжается по мере роста побега.

Дифференциация стебля на метамеры и ткани изучена слабо. Здесь имеют место генетические влияния, поскольку наследственность определяет листорасположение и форму узлов и междоузлий, влияния со стороны листьев и других органов растения, а также воздействия внешней среды. Как показали опыты с изолированной культурой тканей, важную

роль в дифференциации стебля играют физиологически активные вещества, в частности фитогормоны.

Для изучения дифференциации в изолированной стерильной культуре в колбах или пробирках выращивают каллюс (бесформенный наплыв, образующийся на конце черенка и состоящий из недифференцированных клеток), кусочки паренхимы стебля и т. д. (рис. 40).

Оказалось, что дифференциация стимулируется анаэробными условиями (Уайт, 1949). Далее выяснилось, что гетероауксин и подобные ему соединения, в частности α -нафтилуксусная кислота, стимулируют образование у каллюса корней, а пуриновые основания (аденин) — возникновение почек (Skoog a. Cheng Tsui, 1947). Гетероауксин стимулирует дифференциацию проводящих тканей в корнях и паренхиме стебля гороха (Тоггеу, 1953), так же влияют гибберелловая кислота, кинетин и витамины.

Факторы, вызывающие дифференциацию стебля на метамеры, не изучены. Дифференциация стебля на метамеры происходит еще в зародыше или при формировании эмбрионального побега в почке. Дальнейший рост зародышевого стебля или побега из боковой почки может осуществляться разными путями.

Обычно стебель (побег) растет верхушкой (верхушечный рост). Новые узлы на стебле закладываются сверху, в конусе нарастания стебля, и этот процесс продолжается до тех пор, пока верхушка стебля не превращается в зачаток цветка (соцветия). У злаков дифференциация колоса (соцветия) происходит очень рано, в фазе кущения, и при вытягивании стебля новые узлы уже не закладываются.

У побегов, вырастающих из почек возобновления, узлы в основном сформированы в почке. Если дифференциация верхушки эмбрионального побега в цветок произошла еще в почке, то после этого на растущем побеге новые узлы уже не закладываются. В тех же случаях, когда цветок на верхушке побега формируется после выхода из почки, на побеге некоторое время будут закладываться новые метамеры.

Удлинение междоузлий, сформированных в зародыше или в эмбриональном побеге, осуществляется главным образом за счет удлинения клеток, но имеет место и образование новых клеток, например при интеркалярном росте у стебля злаков.

Рост стебля и ветвей в толщину осуществляется благодаря деятельности камбия — образовательной ткани, расположенной между лубом (флоэмой) и древесиной (ксилемой). Вытянутые клетки камбия делятся по длинной оси. В результате деления возникают дочерние клетки, которые в дальнейшем дифференцируются или в элементы ксилемы, если отчлениются внутрь стебля, или в элементы флоэмы, если делятся по

направлению к периферии стебля. Обычно более энергично отчлняются клетки, образующие ксилему; их образуется в 3—4 раза больше, чем клеток флоэмы.

Камбий функционирует, т. е. делится, только в период вегетации. У однолетних растений деятельность камбия прекращается к началу цветения. У деревьев и кустарников в умеренном климате камбий с середины осени впадает в состояние покоя, продолжающееся до весны.

Пробуждение камбия связано с распусканием почек. При этом сначала делится камбий в молодых побегах и ветвях, позднее в стволе дерева и еще позднее в корнях. Наступление покоя у камбия также раньше наступает в ветвях, а корни прекращают рост в толщину последними.

Периодичность деятельности камбия приводит к образованию годичных колец. Годичные кольца или, точнее, кольца прироста возникают потому, что клетки ксилемы, откладываемые камбием перед вступлением в покой и после выхода из покоя, отличаются по величине. Весной они более крупные, чем осенью. Поэтому на древесине различаются слои или кольца.

У деревьев умеренного климата рост иногда прерывается в течение вегетационного периода, например вследствие засухи, а затем возобновляется. В таких случаях могут возникнуть в течение года не одно, а несколько колец прироста, которые называют ложными годичными кольцами. Хорошо выражены годичные кольца у деревьев с кольцепоровой древесиной, например у дуба, а у пород с рассеянопоровой древесиной (ива, тополь и др.) они выражены слабее.

Весеннее пробуждение камбия связано с гормональными влияниями, исходящими из распускающихся почек. Содержание свободных ауксинов в почках зимой падает до нуля, а с приближением весны резко возрастает. Из раскрывшихся почек ауксины и другие физиологически активные соединения (витамины) перемещаются вниз и, поступая в камбий, стимулируют его деление. Способность ауксина активировать деление камбия доказана опытами с инъекцией слабых растворов гетероауксина (10^{-6} М) в покоящийся камбий декапитированного подсолнечника.

Однако, после того как камбий начал делиться, в нем происходит самостоятельный синтез ауксинов и других активаторов роста, и это доказывается тем, что камбий продолжает делиться и после того, как листья перестают вырабатывать ауксины (Зединг, 1955).

Регулирование роста побега осуществляется прежде всего условиями питания, что, в свою очередь, зависит от условий среды — света, температуры, типа почвы и пр.; чрезвычайно важную роль в регуляции роста побега играют так физиологически активные вещества.

Рост стебля в длину стимулируется гормонами роста, продуцируемыми верхушкой побега и молодыми листьями. По длине побега ауксины концентрируются в верхней его части. Ауксины вырабатываются верхушкой побега, но могут поступать в нее и из молодых листьев. После удаления листьев содержание ауксинов в верхушке побега падает (Зединг, 1955).

Наряду со стимуляцией роста побега в длину ауксины осуществляют регулирование ветвления побега. Пока лист остается жизнедеятельным, он тормозит рост своей пазушной почки. Поэтому удаление листьев или повреждение их, например гусеницами, приводит к быстрому росту почки и появлению новых листьев. Верхушка побега тормозит рост боковых почек, оставшихся после опадения листьев. Удаление или повреждение верхушки вызывает рост почек, которые оставались до этого в покоящемся состоянии: («спящие почки») иногда десятилетиями.

У деревьев и кустарников главный побег тормозит рост боковых побегов. Удаление верхушки главного побега стимулирует ветвление. На этом основаны разнообразные способы обрезки в плодоводстве и декоративном садоводстве.

Торможение роста почек ауксинами проявляется у разных растений с неодинаковой силой. Например, у растений сем. пасленовых (табак, помидоры и др.) часто растут так называемые пасынки, т. е. новые побеги, вырастающие из пазушной почки листа. Известно также, что у кустарников ветвление обычно выражено гораздо сильнее, чем у деревьев, и, следовательно, тормозящее действие верхушки главного побега ослаблено. Обычно торможение ветвления со стороны главного побега ослабевает с возрастом, и хорошо развившиеся боковые побеги, в свою очередь, начинают угнетать рост главного побега, например у яблони.

Решающая роль ауксинов в подавлении роста почек доказана опытами, в которых отрезалась верхушка проростка и на ее место накладывалась паста с гетероауксином. В этом случае боковые почки не трогались в рост.

Механизм тормозящего действия ауксинов еще не выяснен. Дело в том, что в почках и побегах, рост которых угнетен, наблюдается не повышенная, а пониженная концентрация ауксинов. Поэтому некоторые исследователи считают, что роль ауксинов в подавлении роста не прямая, а косвенная. Ауксины, содержащиеся в верхушке побега, способствуют притоку сюда воды и питательных веществ, вследствие чего проводящая система к боковым почкам недоразвита, они плохо снабжаются пищей и не растут. После удаления верхушки побега проводящие пути к боковым почкам быстро развиваются. Если приложить пасту с гетероауксином к обезглавленной верхушке проростка через несколько дней после

того, как верхушка была удалена, то ауксин уже не тормозит рост боковых почек.

По Тиманну (Thimann, 1957), первичным фактором подавления роста боковых почек является прямое действие ауксина, а затем уже начинает сказываться влияние недостаточного снабжения боковых почек питательными веществами.

Изложенная схема регуляции роста побега ауксинами в настоящее время является уже недостаточной. Как выяснилось в последние годы, важную роль в росте стебля играют гиббереллины.

Гиббереллины вызывают удлинение междоузлий, а иногда и появление новых. У многих растений гиббереллины тормозят ветвление стебля, но иногда стимулируют его. В наших опытах гиббереллин, применявшийся в виде капель, наносимых на верхушку побега, стимулировал ветвление у стебля молодых сеянцев барбариса. Обработка гиббереллинами растений с удаленной верхушкой вызывает сильное ветвление побегов.

Гиббереллиноподобные вещества в настоящее время найдены почти у всех исследованных растений и играют важную роль в вытягивании стебля, особенно характерно проявляющаяся при обработке розеточных растений.

Рост стебля (побега) в длину, так же как и в толщину, происходит по типу S-образной кривой, то есть сначала медленно, затем быстро и затухая к концу роста. В результате длина междоузлия на растущем стебле неодинакова. Обычно самые длинные междоузлия формируются в средней части побега, хотя у хлебных злаков длина междоузлий увеличивается снизу вверх.

У стебля (побега) хорошо выражено явление *полярности*, т. е. различия свойств в верхней и нижней частях стебля (побега). Растущий стебель (побег) неоднороден по длине. Основание стебля (побега) состоит из тканей и клеток, закончивших рост, тогда как верхушка образована из растущих клеток и тканей. Кроме того, различные участки стебля по длине находятся в разных условиях освещения, температуры и т. д. Перечисленные факторы обуславливают различие морфологических и физиологических свойств разных частей стебля (побега) по длине.

Однако явление полярности оказывается более сложным. Если поместить черенок во влажную теплую атмосферу, то на его морфологически нижнем конце будут образовываться корни; а на верхнем — листья; если подвесить черенок в обратном положении, верхушкой вниз, то корни будут образовываться по-прежнему только на морфологически нижней части черенка. Можно разрезать черенок на все более мелкие куски, и каждый раз корни будут образовываться только на

морфологически нижнем конце черенка, а листья — на противоположном. Выяснилось далее, что полярность проявляется в каждой клетке. Хорошо выражена полярность в оплодотворенной яйцеклетке (зиготе), первое деление которой приводит к возникновению двух физиологически разных клеток; одна из них (апикальная) дает начало зародышу, а другая — подвеску. Следовательно, полярность присуща уже внутренней организации клетки, что, в свою очередь, связано с полярностью макромолекул и различных образований в клетке (Молотковский, 1961). Полярность физиологических свойств, например образования корней, возникла в свое время под непосредственным влиянием среды, а затем это свойство стало наследственным и проявляется даже в измененных условиях.

В пользу такого заключения говорят многочисленные опыты, показывающие, что при помощи различных воздействий можно добиться обращения полярности, вызвать, например, образование корней на морфологически верхней части черенка, а листьев — на противоположной и т. п.

В настоящее время известно много способов обращения полярности. К ним относятся разнообразные физические воздействия, например центрифугирование, действие лучей Рентгена и т. п. Применяются также химические воздействия. Обращение полярности достигается обработкой верхней части черенка высокими концентрациями гетероауксина, α -нафтилуксусной кислоты, витаминов и т. п. В результате на апикальном конце черенка вырастают корни (Bloch, 1943).

Иногда полярность подавляется простыми воздействиями. Черенки одуванчика легко образуют листья на обоих концах, если их поместить во влажную атмосферу и хорошо освещать.

Явление полярности играет важную роль в жизни растения. Полярность находит выражение в так называемых градиентах, т. е. закономерном возрастании или убывании концентрации тех или иных веществ, интенсивности физиологических процессов. Наряду с физико-химическими и физиологическими градиентами существуют и анатомо-морфологические градиенты, особенно хорошо выраженные в явлении ярусности листьев у растений, которое будет рассмотрено ниже. Там же получают освещение и градиенты у стебля и побегов. Укажем здесь лишь на то, что наряду с полярностью по длине стебля (побега) имеют место и радиальная полярность и соответствующие радиальные градиенты. Известно, что ширина годичных колец неодинакова, она достигает максимума в среднем возрасте дерева, а затем уменьшается. Отдельным тканям ствола дерева, по диаметру, свойственны анатомические, физиологические и физико-химические различия, в результате чего возникают и соответствующие градиенты.

С полярностью тесно связано явление корреляций. Корреляции — проявление взаимозависимости различных физиологических процессов.

Характерны корреляции роста. Большое формообразовательное значение имеют корреляции, основанные на подавлении или стимуляции роста одних органов другими. Если срезать верхушку побега, то можно наблюдать пробуждение спящих почек. У ели удаление верхушки главного побега приводит к тому, что ближайшая к верхушке ветка изгибается кверху и как бы замещает верхушку. При этом новая верхушка тормозит рост боковых ветвей.

Если постоянно удалять листья на стебле, то в конце концов у стебля развиваются функции фотосинтеза; возрастает содержание хлорофилла, возникают палисадные клетки в паренхиме и т. д. Когда лист бегонии укореняют черешком, такой лист принимает на себя функции стебля, на нем вырастают новые листья и т. д. У картофеля удаление надземных побегов вызывает превращение подземных стеблевых органов в зеленые надземные и т. п. Подобные изменения называются метаморфозами и довольно часто встречаются у растений.

Рост стебля обнаруживает ярко выраженную зависимость от внешних условий. Температура воздуха в значительной мере определяет длину стебля (побега). Рост стебля тормозит как низкая, так и высокая температура. Для растений умеренного климата оптимальная температура воздуха лежит в пределах 25—30° С.

Большое значение для роста имеет разница температур днем и ночью. Если температура ночью ниже, чем днем, то растения растут сильнее, чем при постоянной температуре. Положительно влияет на рост стебля и разница между температурой воздуха и почвы. Для нормального роста льна, гречихи, пшеницы и других растений при температуре воздуха 20° С температура почвы должна быть ниже на 8—10 градусов (Радченко, 1940).

Свет — необходимое условие существования зеленого растения. Действие света на растение многообразно. Свет оказывает на рост как косвенное (фотосинтез, фотопериодизм), так и прямое влияние. Уже давно обнаружено, что у большинства растений на свету рост стебля идет медленнее, чем в темноте. Немногочисленные исключения — фасоль, амарантус и некоторые другие (Bünning, 1956).

Недостаток света приводит к вытягиванию стебля благодаря удлинению междоузлий. При этом происходит упрощение структуры стебля вследствие слабого развития центрального цилиндра и механической ткани, зеленая окраска ослабевает. Совокупность изменений, вызываемых недостатком освещения, получила название этиоляции. Яркий пример

этиоляции — появление длинных бледно-желтых побегов с недоразвитыми листьями у картофеля, проросшего в подвале.

Признаки этиоляции исчезают, если находящиеся в темноте растения освещаются ежедневно в течение нескольких минут. Наиболее эффективны для устранения этиоляции оранжево-красные лучи.

Если красные лучи (660 *мк*) стимулируют рост листа, то ближайшие к ним инфракрасные лучи действуют противоположно, увеличивая вытягивание стебля (Lockhart, 1959).

При выращивании на непрерывном свете также происходит упрощение анатомической структуры: слабо развиваются механические ткани и разрастается паренхима.

Многие растения не выносят непрерывного освещения, желтеют и хиреют (томаты, пеларгония и др.), у многих наблюдается уменьшение веса. Происходит это в результате нарушения исторически сложившегося приспособления к ежедневному ритму освещения (Клешнин, 1954).

Наиболее интенсивный рост стебля происходит в оранжево-красных лучах. Ультрафиолетовые лучи тормозят рост стебля, что ярко проявляется в горах. Любопытно, что при этом непропорционально увеличиваются размеры цветка.

Интенсивность роста стебля зависит от прохождения этапов развития. При этом зависимость роста стебля от прохождения стадий развития неодинаково проявляется у разных растений. У хлебных злаков вытягивание стебля (фаза выхода в трубку) происходит только после завершения стадий яровизации и световой. У древесных пород, чем дольше задерживается цветение, тем длиннее вырастают побеги. Вегетативные побеги у плодовых деревьев длиннее плодовых веток.

Почвенное питание в значительной мере определяет высоту растения, т. е. длину стебля. Почва снабжает растения водой, минеральными солями и другими соединениями.

Значение воды для роста общеизвестно. Рост возможен только при известной степени насыщенности тканей водой; потерявшие тургор клетки не растут. Снижение урожая при засухе в настоящее время рассматривается преимущественно как результат угнетения ростовых процессов при недостатке воды (Алексеев А., 1948). Засуха снижает также содержание в растении ауксинов и нуклеиновых кислот, что отрицательно сказывается на росте (Алексеев В., 1954; Конарев, 1959).

В то же время рост ослабевает в атмосфере, насыщенной водяными парами. При относительной влажности почвы 100% и во влажной атмосфере не прорастают почки на сеянцах груши, а рост проростков подсолнечника ослабевает вдвое. Отсюда делается вывод, что без транспирации невозможен рост (Winneberger, 1958). В ряде опытов обнаружена прямая зависимость между интенсивностью роста кормовых трав и их транспирацией (Sunderland et al., 1956).

Рост стебля зависит также от снабжения необходимыми макро- и микроэлементами минерального питания. Среди них наиболее сильное влияние на рост оказывает азот, что связано с синтезом белка и нуклеиновых кислот. Недостаток в почве фосфора, калия и других необходимых элементов тормозит рост стебля, тогда как усиленное снабжение ими, в отличие от азота, не стимулирует рост. Избыток солей в почве (засоление) угнетает рост.

Пышный рост растений наблюдается при применении органических удобрений (навоз), что объясняется тем, что они содержат много азота и, кроме того, различные стимуляторы роста (ауксины, витамины и т. п.).

Обмен веществ, лежащий в основе ростовых процессов, весьма чувствителен к различным воздействиям, особенно к тем из них, которые затрагивают синтез белков и нуклеиновых кислот, процесс дыхания и другие процессы. Угнетение окислительных процессов в стебле, вызванное поливом водой, содержащей сероводород или другие дыхательные яды, вызывает полегание стеблей, тогда как обработка окислителями (перекись водорода, соли марганца) способствует вертикальному росту стебля (Туркова, 1959).

Различные промышленные яды (сероводород, цианиды, окислы серы и азота, кислоты, светильный газ) угнетают рост (Крокер, 1950).

Рост листьев

Лист возникает в виде бугорка на конусе нарастания побега. Зачаток листа представляет собой группу меристематических клеток, которые вскоре начинают дифференцироваться в зачаточный лист.

Сначала дифференцируется основание листового зачатка, а верхушка зачатка продолжает делиться и дает начало пластинке листа. Из верхней части листового зачатка образуются листовая пластинка и черешок, а из нижней — влагалище листа и основание черешка в месте его прикрепления к стеблю.

В отличие от стебля, который растет верхушкой, лист покрытосемянных растений обладает ограниченным верхушечным ростом.

Формирование листовой пластинки в почке может начинаться снизу и перемещаться вверх (акропетальный тип) или, наоборот, сверху вниз (базипетальный тип), от середины листа вверх и вниз (дивергентный тип) или равномерно на всем протяжении пластинки (рис. 41).

У некоторых растений (цитрусовые, фикус, магнолия) сначала формируется средняя жилка, а затем уже по ее краям листовая пластинка, а у других (вика) — наоборот, сначала пластинка листа, а затем уже средняя жилка.

Для растущей пластинки характерно наличие не одной, а нескольких точек роста. Благодаря их деятельности возникают зубцы, лопасти, листочки и другие образования.

После выхода листа из почки у двудольных дальнейший рост листовой пластинки осуществляется путем поверхностного роста, т. е. равномерного роста по всей площади листа.

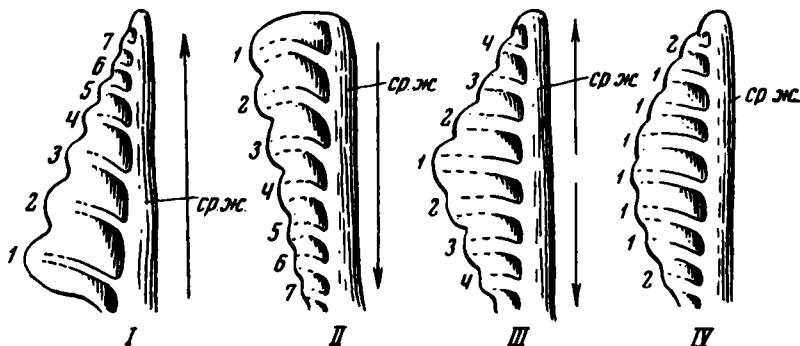


Рис. 41. Типы формирования листовой пластинки: I — акропетальный; II — базипетальный; III — дивергентный; IV — параллельный: 1—7 — последовательность заложения и формирования элементов пластинки простого листа или листочков сложного листа; ср. ж. — средняя жилка

Поверхностный рост листовой пластинки происходит главным образом за счет растяжения клеток и только отчасти путем их деления. У однодольных удлинение листовой пластинки является результатом образования новых клеток в основании листа, т. е. путем базального интеркалярного роста.

Рост листовой пластинки в толщину связан с растяжением клеток палисадной паренхимы и делением клеток внутренних слоев мезофилла, параллельно поверхности листа.

Иногда наблюдается анизофиллия листьев, т. е. различия в строении листьев, сидящих на одном и том же или на соседних узлах, но разно расположенных по отношению к горизонтальной оси. Анизофиллия наблюдается на горизонтальных побегах или приближающихся к ним. Различают первичную анизофиллию, возникающую в листовом зачатке, и вторичную, развивающуюся после выхода листа из почки. Вторичная анизофиллия устраняется, если изменить горизонтальное положение побега на вертикальное, так как она обусловлена действием силы тяжести. Первичную анизофиллию устранить таким способом не удастся (White, 1957). Анизофиллия объясняется неравномерным распределением ауксинов, ингибиторов роста, а также нуклеиновых кислот.

Листовые зачатки богаты ауксинами, которые играют важную роль в морфогенезе листа. Обработка зачатков ли-

ста и листовых пластинок стимуляторами роста вызывает разнообразные изменения в строении листа, в частности нарушение нормального жилкования, срастание листочков у перистых листьев и т. п. Особенно ярко такие изменения проявляются при обработке растений гербицидами. Под воздействием гиббереллинов листья многих растений (табак, перец и др.) вытягиваются.

Ауксины играют существенную роль и в опадении листьев (листопад). Опадению листьев предшествует образование отдельительного слоя у основания черешка. В так называемой листовой подушке, в месте прикрепления листа к стеблю, разрывается слой перидермы, рассекающий базальную часть черешка поперек. Вещество межклеточных пластинок, склеивающих опробковевшие клетки черешка, разрушается, и сами клетки высыхают. После этого листья легко опадают под действием своей тяжести.

Образование отдельительного слоя наступает после ослабления притока ауксинов из листовой пластинки в черешок. Если удалить листовую пластинку, то черешок быстро отваливается. Если же на место среза нанести пасту с гетероауксином, то черешок долго не опадает.

Опадение листьев можно вызвать воздействием этилена. Этилен образуется в созревающих плодах и в стареющих листьях, и ряд авторов считает, что одной из причин опадения листьев является изменение соотношения этилена и ауксинов в черешке перед листопадом (Поволоцкая, 1958).

Внешние условия оказывают сильное действие на строение листовой пластинки в период начального развития листового зачатка. Деление клеток задерживается в темноте и стимулируется освещением. Однако усиленное освещение тормозит растяжение клеток. Поэтому в тени листья вырастают крупнее, чем на свету. В то же время листовая пластинка, находящаяся на свету, оказывается толще, чем та, которая находится в тени.

Красные лучи стимулируют рост листовой пластинки, а инфракрасные устраняют эффект красного света. Действие красного света аналогично влиянию кинетина на рост листа. Кинетин и гиббереллины устраняют угнетающее влияние на рост инфракрасного света.

Тесная связь между фотосинтезом и ростом обуславливает почти линейную зависимость между площадью листьев и накоплением сухого вещества растением. В связи с этим главным фактором, определяющим величину урожая, в настоящее время считают степень облиственности и размер листовой поверхности.

Воздействие пониженных температур тормозит рост листа, но при этом лист становится толще. Опыты с пшеницами показали, что понижение температуры оказывает тормозящее

влияние на растяжение клеток. При этом у озимых пшениц при выращивании при температуре немного выше нуля размеры клеток листа меньше, чем у выращенных в таких же условиях яровых пшениц. Следовательно, у морозостойких форм фаза растяжения ослабевает на холоду сильнее, чем у нестойких (Туманов, 1955).

Рост листа зависит от содержания воды. Потерявшие тургор листья прекращают рост. Для молодых растущих листьев характерно высокое содержание связанной воды, в том числе коллоидно-связанной, тогда как в листьях, прекративших рост, увеличивается количество свободной воды и уменьшается количество связанной (Алексеев и Гусев, 1955). Недостаток воды тормозит растяжение клеток, и листья становятся мелкоклеточными, что хорошо выражено у ксерофитов и у верхних листьев мезофитов. Недостаток воды снижает содержание в листьях триптофана, являющегося предшественником ауксина (Прусакова, 1960).

Рост листовой пластинки зависит от содержания в листе необходимых элементов минерального питания. На этом основана так называемая листовая диагностика, позволяющая на основании химического анализа листа делать прогнозы урожая, своевременно вносить подкормки и т. п.

В нашей лаборатории найдена высокая корреляция между урожаем надземной массы кукурузы, весом корнеплода сахарной свеклы и содержанием в листьях азота. Для свеклы существует также корреляция урожая с содержанием в листьях калия и фосфора, отсутствующая у кукурузы. Высокая корреляция между содержанием в листьях азота и весом надземной массы установлена в наших опытах с листовыми овощами — луком, салатом и капустой (Гребинский и Попович, 1960).

Размеры и форма листовой пластинки зависят также от снабжения калием, кальцием и микроэлементами. При отсутствии молибдена тормозится разрастание листовой пластинки в обе стороны от центральной жилки (Gregory, 1956). Кобальт стимулирует рост листовой пластинки (Miller, 1952).

Классическими исследованиями В. Заленского установлен закон ярусности, согласно которому у мезофитов форма листьев и анатомическое их строение закономерно изменяются по мере удаления от основания стебля. Особенно хорошо явление ярусности выражено у таких растений с большим числом листьев, как подсолнечник, злаки и т. п. Вследствие затруднений водоснабжения и более сильного освещения верхние листья приобретают характерные черты ксероморфной структуры: более мелкие размеры листа и клеток, усиленное жилкование, увеличение числа устьиц при уменьшении их размеров и т. п.

Последующие исследования значительно расширили эти наблюдения и показали существование четко выраженных градиентов в содержании воды, разнообразных химических соединений, активности ферментов, интенсивности транспирации, фотосинтеза, дыхания в листьях, расположенных на разной высоте по стеблю (табл. 24, 25, 26).

Таблица 24

Градиенты содержания воды в листьях и стебле (в % на сырой вес) (по Алексееву А., 1948; Портянко, 1953; Иванову, 1948)

Пшеница		Кукуруза			Сосна, древесина	
ярусы листьев снизу	% воды	ярусы листьев снизу	% воды		высота над почвой, м	% воды
			листья	стебель		
3	85,0	1	87,3	63,7	0,3	44,9
4	82,0	5	85,1	81,1	4,3	51,6
5	78,0	10	82,4	89,0	8,3	57,8
6	77,3					

Таблица 25

Градиенты концентрации клеточного сока в листьях пшеницы (в % на сырой вес) (по Лобову, 1948)

Дата	Листья снизу					
	2	3	4	5	6	7
28/V	12,70	12,10	8,40	—	—	—
4/VI	—	—	9,30	12,9	13,9	15,4

Таблица 26

Градиенты воды и углеводов в листьях созревающего табака (5/X) (по Львову и Березнеговской, 1934)

Листья (снизу)	Вода, % на вес сырого вещества	Сахара	Крахмал	Сумма угле- водов
1—2	81,2	18,18	6,25	24,43
3—4	77,3	19,00	15,82	34,82
5—6	73,4	13,93	22,47	36,40
7—8	68,1	15,06	32,77	47,83
9—10	63,2	10,79	43,45	55,24

Четкие градиенты наблюдаются в содержании азотистых веществ в листьях разных ярусов. В верхних листьях содержание белка по отношению к общему азоту всегда выше, чем в нижних листьях.

Форма листовой пластинки в пределах годичного побега, не говоря уже о побегах разного порядка ветвления, неодинакова. Особенно хорошо такие различия можно видеть у листьев с расчлененной пластинкой. Например, у фасоли первая пара листьев с нерасчлененной пластинкой, а остальные — тройчатые. Нередко изменения формы листовой пластинки происходят постепенно, например у клена, ясеня, бузины, смородины и многих других. Подобные постепенные изменения формы листовой пластинки называют возрастными.

Возрастные различия хорошо выражены у листьев сахарной свеклы. У этого растения первые, нижние, листья небольшие; наибольшая ширина наблюдается в середине листовой пластинки. Последующие листья увеличиваются в размерах, у основания пластинки появляется вырез («сердечко»), а наиболее широким становится основание листа. С возрастом изменяется также длина черешка. По мере появления первых семи листьев черешок становится все длиннее, а у последующих листьев длина черешка уменьшается. Первые листья сеянца шелковицы имеют яйцевидную форму. У последующих листьев у основания пластинки появляется сердцевидное основание, которое снова уменьшается у самых верхних листьев.

Как правило, расчлененность листовой пластинки сначала возрастает, а затем уменьшается, образуя таким образом одностороннюю кривую.

Аналізу возрастной изменчивости посвятил свои исследования советский ботаник Н. П. Кренке (1940), учение которого рассмотрено в нашей монографии о росте растений (Гребинский, 1961).

Возрастные изменения охватывают не только морфологию, но и анатомию, биохимию и физиологию листа. В основе этих изменений лежит процесс старения клеток и тканей, который характеризуется снижением содержания белка и накоплением не используемых на другие синтезы углеводов в разных формах (сахара, крахмал, инулин, клетчатка), ослаблением активности многих ферментов и в ряде случаев синтезом так называемых веществ вторичного происхождения — алкалоиды, жиры, терпены, гликозиды, пигменты и т. п. Интенсивность различных физиологических функций, в частности связанных с синтетической деятельностью по мере старения листа, естественно, ослабевает (фотосинтез, транспирация и т. п.).

Метаморфизированные побеги — клубни, корневища, луковицы — служат для вегетативного размножения и отличаются характерными особенностями роста.

Клубни — органы вегетативного размножения, снабженные запасами питательных веществ, представляют собой укороченные и утолщенные стебли. На клубне картофеля по

спирали расположены атрофированные листочки, называемые глазками, в пазухе которых, в углублениях находятся почки, из которых развиваются надземные побеги — ростки (рис. 42).

Клубни формируются на подземных побегах — столонах или их ответвлениях, на корневищах, а иногда и в основании главного стебля (гипокотильные клубни зонтичных).

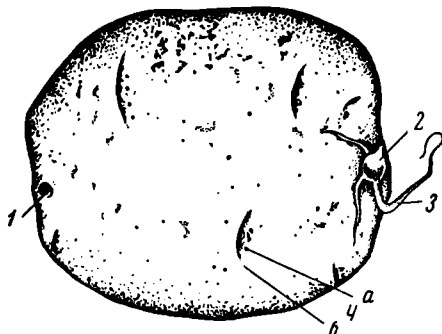


Рис. 42. Клубень картофеля:
1 — нижний конец клубня (виден рубец, где клубень был отделен от корневища); 2 — верхушечный побег; 3 — придаточные корни; 4 — глазок, состоящий из группы почек (а) и листового рубца (б)

Клубень картофеля возникает на верхушке столона — белого нитевидного подземного побега с удлиненными междоузлиями и мелкими низовыми листьями. Столоны вырастают из пазушных почек низовых листьев, находящихся в почве обычных надземных побегов. После того как клубень сформировался, столоны отмирают.

Формирование клубня находится в тесной зависимости от физических условий среды. Хорошо развитые клубни картофеля образуются при температуре почвы 15—18°С, тогда как для роста надземных органов оптимальная температура находится около 21°С (Руденко, 1950). При температуре почвы 20°С размеры клубней уменьшаются, а при 29°С клубни не образуются. Повышение температуры почвы и засуха в период формирования клубней приводят к вырождению клубней; вместо нормальных побегов из почек клубня картофеля вырастают нитевидные ростки, дающие хилые, малоурожайные растения.

Прорастание почек на клубнях картофеля, после уборки урожая, наблюдается обычно через 1—3 месяца, т. е. после окончания периода глубокого покоя. Однако в жаркую сухую погоду почки на клубне прорастают в почве, происходит так называемое израстание клубней. Причины вырождения клубней разнообразны. Здесь имеют место и вирусные заболевания, и несоответствие условий выращивания биологическим потребностям растения.

Одним из способов борьбы с вырождением картофеля в южных районах являются летние посадки картофеля, предложенные Т. Д. Лысенко. При посадке картофеля на юге в июле формирование клубня происходит в конце лета — начале осени, и клубни получаются нормальными. Такие клубни используют в качестве посевного материала для посадки

весной будущего года, так как вырождение на первом году жизни картофельного растения выражено слабо.

Формирование клубней картофеля происходит за счет притока питательных веществ из надземных побегов. Поэтому характер развития надземных побегов определяет урожай клубней.

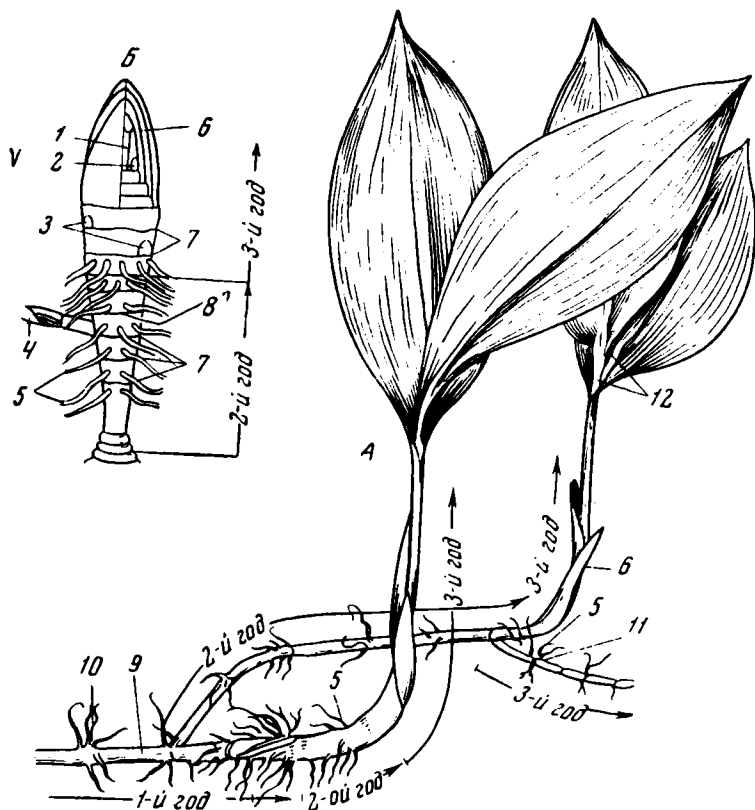


Рис. 43. Строение и цикл развития ландыша. А — часть корневища с одно-, дву- и трехлетними побегами; Б — участок трехлетнего корневища с верхушечной цветочной почкой:

1 — цветочная почка; 2 — вегетативная почка, возобновляющая рост; 3 — боковые почки; 4 — боковой побег; 5 — корни; 6 — влагалищные листья; 7 — листовые рубцы; 8 — рубцы влагалищных листьев; 9 — междоузлие; 10 — листовый рубец; 11 — листовые чешуи; 12 — листья

При загущенном посеве и связанном с этим недостатком света, а также при избытке азота в почве наблюдается усиленный рост надземных побегов в длину («жирующие побеги»), приток органических веществ в клубень ослабевает и урожай клубней падает.

В агрономии применяют различные способы обработки клубней картофеля перед посадкой: провяливание, прогревание, проращивание на свету в прохладном помещении («яровизация»), ускоряющие развитие растений из клубней и повышающие урожай.

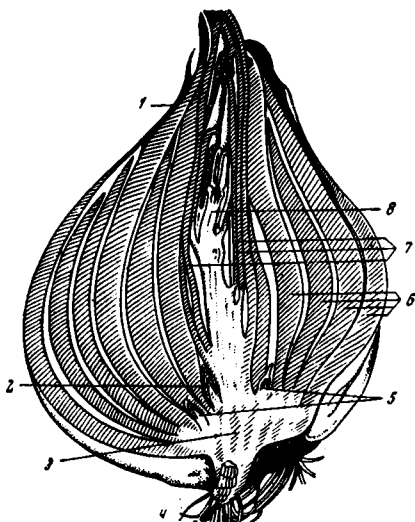


Рис. 44. Луковица тюльпана:
1 — оболочка (наружная луковичная чешуя); 2 — главная боковая луковичка; 3 — донце; 4 — придаточные корни; 5 — боковые луковички; 6 — луковичные чешуи; 7 — листья; 8 — цветочная почка

Корневища, в отличие от столонов, как правило, являются подземными побегами; они тоже служат местом отложения запасных питательных веществ. Корневища отличаются от столонов и своим долголетием — до 25 лет и более.

Корневища обычно растут плагиотропно, т. е. горизонтально, образуют междоузлия и узлы с чешуевидными листьями, растут верхушкой, а также ветвятся. Нарастание верхушки сопровождается отмиранием базального конца корневища. Главный корень у корневищных растений отмирает рано, и укоренение осуществляется за счет боковых, так называемых стеблеродных корней. От корневища из почек возобновления вырастают

надземные побеги, проходящие обычный цикл развития (рис. 43).

Луковицы — это специализированные органы вегетативного размножения, представляющие собой видоизмененные укороченные побеги, которые несут группу утолщенных листьев, содержащих запасы питательных веществ. Стебель у луковиц недоразвит и называется донцем (рис. 44).

Донце заканчивается на верхушке конусом нарастания, формирующим ежегодно надземные листья и цветочные стрелки. Подобно корневищу, донце отмирает со стороны базальной части и обновляется верхушкой. Вместе с базальной частью донца отмирают и все корни; в следующем сезоне вегетации отрастают новые корни¹.

¹ Онтогенез клубней, корневищ, луковиц и столонов см.: И. Г. Серебряков. Морфология вегетативных органов высших растений. М., «Высшая школа», 1952; A. Leopold. Plant growth and development. N. Y., 1964, а также в руководствах по плодоводству и овощеводству.

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ И ЕГО ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Вегетативным размножением называется воспроизведение растений из вегетативных частей; вегетативное размножение не связано с половым процессом.

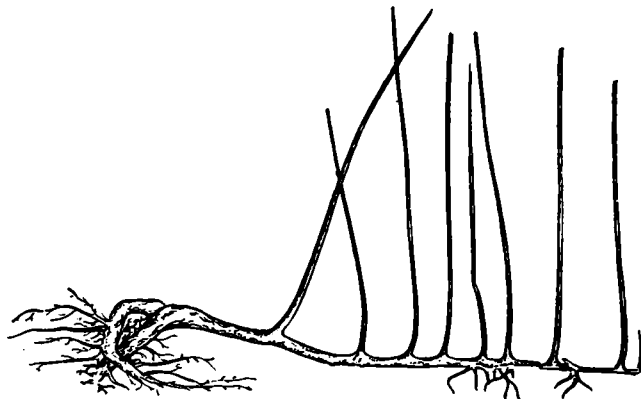


Рис. 45. Горизонтальный отводок грецкого ореха Парадокс с укоренившимися побегами

Поскольку биологические и хозяйственные качества материнского организма при вегетативном размножении сохраняются у потомства значительно полнее, чем при размножении семенами, многие растения, в частности плодовые, декоративные и лесные породы, размножают вегетативно.

При вегетативном размножении новые организмы развиваются из почек возобновления, которые формируются на побеге по всей его длине, на корневищах, клубнях, луковичах, корнях и на листьях (рис. 45).

Те или иные части растения, несущие почки возобновления, отделяют от материнского организма и укореняют или сращивают с другими растениями (прививка).

В ряде случаев (черенкование, изолированная культура тканей) почки возникают заново вследствие процессов регенерации и дифференциации.

В практике растениеводства для вегетативного размножения используют те или иные части растения, имеющие почки возобновления. Поэтому главную задачу представляет укоренение отделяемых от материнского растения частей или их сращивание.

Существуют очень простые способы укоренения, применяемые при размножении специализированными органами вегетативного размножения, — клубнями, луковичами, усамн (столонами), обычно легко укореняющимися. При размноже-

нии отводками (побегами) сначала укореняют побег, пригибая его к земле и засыпая почвой, и после укоренения отделяют от материнского растения.

Однако такие способы громоздки, поэтому широко применяют размножение черенками, т. е. отрезками стебля или корня, почками и листьями. Чаще всего для размножения используют стеблевые черенки с почками, которые и укореняют.

По характеру корнеобразования стеблевые черенки делятся на две группы. У одних деревьев и кустарников (клен, тополь, виноград и др.) для размножения берут деревянистые, зимние черенки, у которых корни развиваются из имеющих в корне стебля особых меристематических образований, так называемых корневых зачатков, возникающих в местах пересечения сердцевидных лучей с камбием. Другие растения (береза, самшит, бересклет, травянистые) размножаются зелеными или летними черенками с листьями. При укоренении летних черенков на базальном конце сначала возникает каллюс, из которого затем развиваются корни.

Широко распространено зеленое черенкование. Непосредственно после нарезки черенков на поверхности среза выделяется сок, из которого в результате окисления возникает защитная пленка. В дальнейшем на месте среза формируется каллюс — наплыв из недифференцированных клеток. У молодых побегов каллюс образуется более энергично, чем у старых.

Каллюс проникает в виде конуса в глубь черенка благодаря превращению в ткань каллюса клеток камбия, перицикла и примыкающей паренхимы. Здесь имеет место редко встречающийся процесс дедифференциации. Одновременно в некоторых участках каллюса начинается процесс дифференциации. Вследствие деления клеток возникают очаги меристемы, из которых формируются элементы сосудистой системы. В местах окончания возникших в каллюсе трахеид и ситовидных трубок, ближе к перидерме каллюса, возникают группы меристематических клеток, которые разрастаются в виде бугорков, дающих начало молодым корешкам или побегам. Таким образом, зачатки корней или побегов возникают эндогенно и, прорывая опробковелые покровы каллюса, выходят наружу.

Опыты с изолированной культурой тканей показали, что возникновение зачатков корня у каллюса стимулируется гетероауксином и сходными по физиологическому действию соединениями и подавляется пуринами. Гетероауксин стимулирует также дифференциацию проводящей системы у зачатков корня, а это способствует укоренению черенка. Пуринны (аденин) способствуют возникновению на каллюсе почек (табл. 27).

Даже после обработки гетероауксином черенки укореняются только в том случае, если на них имеется хотя бы одна почка, а на зеленых черенках необходимо присутствие листа. Следовательно, для успешного укоренения необходимы не только ауксины, но и другие активаторы роста, поступающие в базальную часть черенка из почек и листьев.

Таблица 27

Влияние аденина и α -нафтилуксусной кислоты на образование почек и корней у каллюса табака при изолированной культуре (по Skoog, 1947)

Воздействие	Процент кусочков каллюса, образовавших:	
	почки	корни
Аденинсульфат (40 мг/л)	95	10
α -нафтилуксусная кислота	0	52
Контроль	0	0



Рис. 46. Черенки маслины, обработанные индолилмасляной кислотой: справа — более длинные черенки с большой листовой поверхностью, применявшиеся для укоренения в атмосфере искусственного тумана; слева — обычные черенки, укоренявшиеся без применения тумана

Появление корней сопровождается увеличением содержания всех форм ауксинов в основании черенка (Leopold, 1955).

Наряду с питательными веществами и специфическими активаторами для укоренения черенков необходимы соответствующие условия среды, а именно — тепло, влажный субстрат и аэрация. Необходимые для укоренения условия создаются летом в холодных парниках.

В последние годы для укоренения облиственных черенков в теплицах применяют искусственный туман, создаваемый путем периодического распыления воды (рис. 46). В условиях искусственного тумана снижается температура воздуха, соответственно и листьев, а также транспирация последних, листья не вянут и в них при хорошем освещении происходит интенсивный фотосинтез; уменьшается также заболеваемость, так как споры грибов не прорастают в подвижной воде.

Поскольку черенки многих растений, особенно листовые, обеспечены как питательными веществами, так и гормонами роста, они хорошо укореняются в соответствующих условиях среды без применения стимуляторов.

Существуют большие различия в способности к укоренению у черенков, принадлежащих к разным семействам, видам и сортам. Различную способность к укоренению часто связывают с экологическими условиями. Например, влаголюбивые породы (ивы, пихта, ель) размножаются черенками легче, чем породы из сухих местообитаний (сосна и др.). Однако имеется много исключений. Хорошо размножаются черенками некоторые ксерофиты (саксаул, кедровый стланец и др.).

Черенки, взятые с молодых деревьев, укрепляются лучше, чем нарезанные с веток взрослого дерева (табл. 28).

Т а б л и ц а 28

Укоренение черенков в зависимости от возраста дерева
(по Турецкой, 1961)

Растение	Возраст дерева в годах	% укоренив- шихся черенков
<i>Acer tataricum</i>	2	10
»	35	0
<i>Betula papyracea</i>	4	18
»	35	0
<i>Fraxinus excelsior</i>	3	10
»	35	12
<i>F. mandschuria</i>	2	44
»	15	0
<i>F. pensyloanica</i>	2	90
»	35	0
<i>Quercus pedunculata</i>	1	10
»	15	0

После того как была подмечена связь между наличием почек и листьев на черенках и образованием корней, для стимуляции укоренения начали использовать природные и синтетические ауксины. Наиболее важными стимуляторами укоренения, нашедшими широкое применение, оказались гетероауксин, β -индолилмасляная кислота, α -нафтилукусусная кислота и в последнее время гербицид 2,4-Д, применяемый в очень низких концентрациях (рис. 47).

При обработке стимуляторами черенки вымачивают в водных растворах гетероауксина (50—200 мг/л), β -индолилмасляной или α -нафтилукусусной кислот (20—100 мг/л) или 2,4-Д (3—5 мг/л). Иногда достаточно погрузить черенки основаниями в раствор стимулятора; применяют также пасты и дусты, содержащие стимуляторы.

Стимуляторы способствуют образованию корневых зачатков. Под влиянием стимуляторов усиливается приток воды и питательных веществ к месту воздействия, усиливается дыхание, возрастает активность многих ферментов и т. п. (Турецкая, 1961).

С возрастом клетки стареют и активировать их деление становится труднее. Поэтому эффективность стимуляторов падает при обработке сильно одревесневших черенков.

Применение стимуляторов для укоренения оправдывает себя даже для удовлетворительно укореняющихся черенков, так как сокращает время укоренения примерно втрое и при

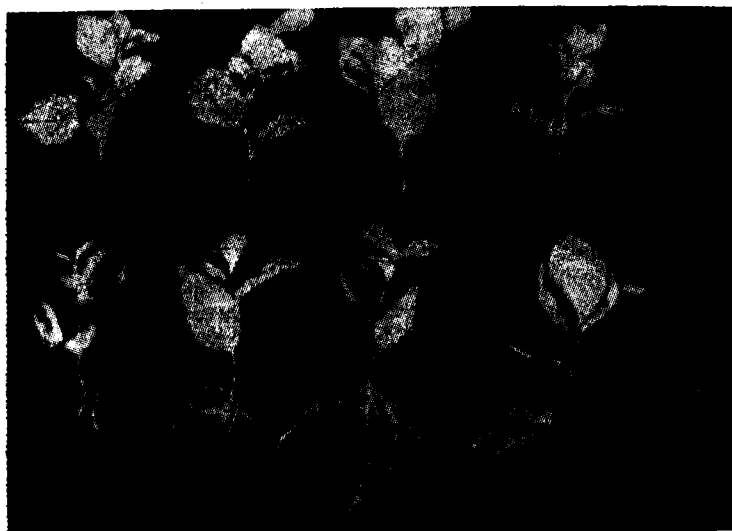


Рис. 47. Ускорение черенков айвы после обработки индолилмасляной кислотой

этом развивается более мощная корневая система (Leopold, 1955).

Широко распространенным способом вегетативного размножения являются прививки. Плодовые деревья наших садов — это прививки культурных сортов на подвоях из дикорастущих пород.

Прививка состоит из двух компонентов: подвоя, несущего корни, и привоя, который прирастается к подвою.

Существуют разнообразные способы прививок, детально рассматриваемые в курсах плодоводства. Известны прививки сближением (аблакатировка), когда сращиваются два стебля; прививка черенками — сбоку подвоя, копулировкой, в расщеп, вставкой между древесиной и корой; в виде глазка (окулировка); прививки на корнях дерева, на прорастающих семенах и т. п.

Срастание прививки достигается в том случае, когда камбиальные слои привоя и подвоя более или менее совпадают;

в противном случае прививки если и срастаются, то недолговечны.

На месте среза возникает каллюс, из клеток которого дифференцируется новый камбий, порождающий элементы флоэмы и ксилемы, вступающие в дальнейшем в контакт с флоэмой и ксилемой подвоя и привоя, благодаря чему обеспечивается срастание. Таким образом, срастание совершается клетками, которые возникли после сближения подвоя и привоя; слияния клеток или клеточного содержимого подвоя и привоя при прививках не происходит.

Срастание прививки зависит от физиологического состояния привоя и подвоя, искусства садовода и ухода за привитыми растениями. Как правило, прививки производятся весной и летом, в период сокодвижения, что способствует срастанию. Лучшим временем для прививки сближением и копулировкой является начало сокодвижения, т. е. апрель и май. Прививка травянистыми побегами производится в течение всего периода вегетации. Окулировку производят осенью. Зимой делают прививки в теплицах, а на юге и в открытом грунте. Срастание заканчивается при весенних и летних прививках через 1—2 месяца.

При прививках травянистых растений срастание достигается во влажной атмосфере, под колпаком. Для усиления срастания иногда применяют стимуляторы роста, чаще всего гетероауксин.

Успех сращивания зависит от ботанического родства. Межвидовые прививки удаются редко и обычно недолговечны. Не всегда удаются и так называемые обратные прививки. Например, грушу можно привить на боярышнике, а обратная прививка не удается.

Взаимовлиянию подвоя и привоя посвящена большая и часто противоречивая литература.

Прививки применяются в садоводстве и в лесном хозяйстве с целью сохранения полезных свойств растений, так как при семенном размножении эти свойства часто утрачиваются. При обычных прививках в садоводстве привои стойко сохраняют сортовые особенности.

Однако, как показал И. В. Мичурин, если привить к взрослому дереву черенок или глазок с молодого сеянца, то в этом случае можно наблюдать у привоя изменение сроков плодоношения, формы, окраски и вкуса плодов и другие изменения.

Так, выведенный И. В. Мичуриным гибрид между вишней и черешней давал белые плоды, а после прививки на вишню — ярко-розовые. Однако и обычные прививки нередко вызывают разнообразные физиологические изменения у растений.

Наиболее изучено влияние прививок на рост. Рост дерева зависит как от подвоя, так и от привоя.

Обычно в качестве подвоя используют дикорастущие близкие виды, так как они однородны генетически и обладают широкой амплитудой приспособления к почве и климату. Подвой, полученные из одного клона, более однородны по физиологическим свойствам, чем сеянцы.

Различают сильнорослые и карликовые подвои. При прививке на сильнорослом подвое наблюдается усиленный рост привоя. Сильнорослый привой стимулирует рост подвоя.

Рост садовых форм яблони усиливается на подвоях из дикой лесной яблони и тормозится на подвоях парадизке, дусене и др. Яблони, привитые на сильнорослый подвой Моллинг 12, дали самые крупные деревья, а на полукарликовом подвое Моллинг 7 — низкорослые.

Груша, привитая на айве, дает низкорослые деревья. Виноград Конкорд на сильнорослом подвое вырастает больше, чем на собственных корнях. Апельсин Мальта, окулированный на сеянцах дикого лимона, за четыре года вырос втрое крупнее, чем привитый на цитроне. Слива растет лучше всего на подвое алычи.

Привой иногда изменяет строение корневой системы подвоя. В опытах И. В. Мичурина у шиповника, на который была привита роза Лютеа, на корнях исчезли мочки.

При прививках на карликовые подвои рост замедляется, но ускоряется плодоношение. Прививка сама по себе ускоряет плодоношение. Пять типов подвоев — апельсин, грейпфрут, дикий лимон, померанец, трифолиата, заокулированные сами на себя, начали плодоносить на два сезона раньше, чем неокулированные.

Под влиянием подвоя нередко изменяется качество плодов. Особенно чувствительны к подвоям цитрусовые. Например, у апельсина Валенсия на подвое трифолиата вырастали крупные плоды, а на подвое апельсина — мелкие. У цитрусовых заметно меняется химический состав и вкус плодов на разных подвоях.

В литературе отмечены случаи повышения морозостойкости у привитых растений. И. В. Мичурин добился повышения морозостойкости гибрида яблони Китайка × Кандиль после прививки в его крону Китайки. Наблюдалось повышение холодостойкости у грейпфрута, привитого на лимон, и у помидора на подвое черный паслен.

Иногда у привоя возникает иммунитет к тем или иным заболеваниям при прививке на иммунный подвой. Отмечена повышенная устойчивость к парше у яблони на некоторых подвоях, к раку у сливы, привитой на персик, к заразихе у подсолнечника, привитого на топинамбур, и т. д.

С другой стороны, подвои нередко являются носителями вирусов и легко передают их привоям, так же как и привои — подвоям.

В ряде работ показано, что прививка вызывает порой заметные изменения в активности ряда окислительных ферментов и в содержании обычных метаболитов, таких, как сахара, органические кислоты, аминокислоты и т. п. С другой стороны, ряд биохимических признаков, например способность к синтезу алкалоидов, не изменяется при прививках.

Более углубленные физиолого-биохимические исследования, очевидно, позволят в дальнейшем ответить на вопрос о причинах несовместимости подвоя и привоя и изменений различных свойств растений при прививках.

* *
*

Рост растения представляет собой процесс непрерывного увеличения размеров и дифференциации, т. е. образования новых тканей и органов, происходящий на протяжении всего жизненного цикла. Даже после того как рост в длину прекращается, на дереве вырастают новые листья и побеги и возникают новые клетки и ткани.

Рост нельзя рассматривать оторванно от прохождения жизненного цикла, т. е. развития растительного индивидуума. Нарушения исторически сложившегося и наследственно закрепленного типа развития, наблюдающиеся при несоответствии условий выращивания биологическим особенностям растения, вызывают существенные изменения характера роста и дифференциации.

Задержка развития злаков на стадии яровизации усиливает кущение, но подавляет вытягивание стебля. Растения короткого дня при выращивании на длинном дне растут летом значительно дольше, чем на коротком дне.

В основе роста любого органа растения лежит процесс роста клетки. Углубленное изучение роста клетки привело к открытию природных стимуляторов роста типа ауксинов и гиббереллинов, которые все больше применяются в растениеводстве.

Открытие природных стимуляторов и ингибиторов роста и разработка чувствительных методов их определения позволили выяснить их роль в многообразных явлениях роста целого растения и его органов. Они пролили свет на такие явления роста, как корреляция и полярность, регенерация при прививках и черенковании, явление покоя и др. Физиология растений благодаря этим открытиям приблизилась к пониманию тех внутренних механизмов, при помощи которых осуществляются общебиологические закономерности в жизни растения.

Новые горизонты в изучении этой важнейшей проблемы открывает исследование биологической роли нуклеиновых кислот. Уже обнаружена высокая физиологическая активность

таких производных нуклеинового обмена, как кинетин и другие кинины.

Развиваются также исследования по изучению роли физико-химического состояния плазмы при разнообразных явлениях роста.

Естественно, что чем глубже будут исследованы физиолого-биохимические и биофизические процессы в растении, тем шире и полнее будут наши сведения о закономерностях роста растений.

Последние годы характеризуются также более углубленным исследованием роли физических факторов среды в явлениях роста и развития растений. Особенно подробно исследуется роль отдельных участков спектра видимого света и, в частности, различия в эффективности освещения в разное время дня.

СОЗРЕВАНИЕ СЕМЯН И ПЛОДОВ

Созревание семян тесно связано с формированием зародыша. В развитии зародыша различают несколько этапов. Сначала зародыш недифференцирован и представляет собой шарообразное скопление клеток. На этой фазе он называется проэмбрионом, или предзародышем. Следующая фаза — постепенное формирование органов зародыша, по окончании которой сформировавшийся зародыш переходит в состояние покоя.

У пшеницы фаза проэмбриона длится 9—11 дней, затем происходит формирование органов зародыша, заканчивающееся примерно через две недели после опыления. На протяжении следующих двух недель зародыш увеличивается в размерах благодаря отложению запасных питательных веществ; в этот период заканчивается анатомическая дифференциация (Модилевский, 1953).

Одновременно развивается эндосперм, который последовательно проходит стадии молочной, восковой и полной спелости. Окончание дифференциации органов зародыша совпадает с фазой молочной спелости. В фазе молочной спелости возникает способность зерновки к прорастанию, усиливающаяся к концу этой фазы.

С началом фазы восковой спелости зерновка теряет способность к прорастанию в связи с тем, что зародыш вступает в состояние покоя. Способность к прорастанию появляется теперь уже после окончания периода покоя («послеуборочного дозревания»).

Созревание семени связано с новообразованием клеток и тканей и отложением запасных веществ. Процессы эти осуществляются благодаря притоку питательных веществ из вегетативных органов.

Семя служит для размножения, т. е. для сохранения вида, и с начала формирования оказывается в преимущественном положении в отношении питания.

Незрелые семена содержат много воды, растворимых углеводов и азотистых соединений. По мере созревания в них уменьшается содержание воды и растворимых веществ и увеличивается содержание нерастворимых соединений — крахмала, белков и жира; семена становятся твердыми (табл. 29).

Таблица 29

Химический состав семян кукурузы Спасовской (в % на вес сухого вещества) на разных фазах созревания (Поволжье) (по Смирновой, 1958)

Фаза созревания	Вода, % на сырой вес	Белок	Растворимые азотистые соединения	Крахмал	Масло	Зола
Начало формирования зерна	75,6	18,5	6,87	23,4	2,52	5,16
Молочная спелость	46,5	13,4	0,94	62,5	3,36	2,17
Восковая спелость	28,4	12,0	0,62	69,8	4,69	1,59

В фазе молочной спелости в семенах кукурузы содержится до 25% растворимых углеводов, в зрелых семенах — только 1—5%. Масло в семенах кукурузы локализовано в зародыше, где его содержание достигает 35—43%, а в эндосперме — только 0,6% (Смирнова, 1958). Максимальное содержание различных фосфорных соединений, например, в семенах пшеницы наблюдается в фазе проэмбриона. В фазе молочной спелости оно падает примерно на одну треть. В дальнейшем немного уменьшается содержание фосфора нуклеиновых кислот, фосфатидов и неорганического фосфора и несколько возрастает содержание фитина и гексозофосфатов (Княгиничев, 1958).

По мере созревания падает активность гидролитических ферментов, уменьшается содержание ряда витаминов (аскорбиновая, никотиновая и пантотеновая кислоты), глутатиона и свободного ауксина (Овчаров, 1948; Полевой, 1959).

В отличие от эндосперма, созревание зародыша сопровождается увеличением содержания сахаров, аминокислот, фосфора и калия (Калинин, 1959).

Для созревающих семян масличных культур (лен, подсолнечник) характерно накопление жиров, сопровождающееся уменьшением содержания углеводов, которые используются в биосинтезе жира.

Созревание оболочки семян связано с биосинтезом лигнина, обуславливающего твердость семян, гемицеллюлоз, воска, а также пигментов, которые рассматриваются как ингибиторы прорастания у пшеницы (Княгиничев, 1958).

При раздельной уборке хлеба скашиваются недозрелыми. У необмолоченной пшеницы, скошенной в период восковой спелости, зерно продолжает увеличиваться в весе за счет притока питательных веществ из соломы, в том случае если стоит теплая погода и семена содержат достаточно воды (около 40%) (Княгиничев, 1951).

При хранении семян, убранных недозрелыми, в них продолжается дозревание, с накоплением крахмала и белка. Дозревание происходит в тепле (табл. 30).

Таблица 30

Синтетические процессы, происходящие в недозрелых семенах гороха при хранении (в % на сухой вес)
(по Gones a Bisson, 1932)

Вещества	Длительность хранения в днях							
	при 0° С				при 25° С			
	0	2	4	5	0	2	4	5
Сахар	22,7	22,0	22,3	21,8	28,5	10,9	5,2	4,0
Крахмал	16,1	16,3	17,5	17,0	12,4	17,6	24,2	23,4
Клетчатка	8,4	8,3	8,4	8,4	8,4	10,8	11,3	10,9
Сумма углеводов	47,2	46,6	48,2	47,2	49,3	39,3	40,7	38,3

Синтез крахмала происходит при довольно большой трате углеводов на дыхание, о чем свидетельствуют уменьшение содержания суммы углеводов и относительное увеличение процента клетчатки.

Выше (см. табл. 19) приведены данные об интенсивности дыхания зародыша и эндосперма семян пшеницы в процессе созревания. Постепенное ослабление интенсивности дыхания у созревающих семян связано с уменьшением содержания воды. Ускоренное обезвоживание эндосперма сопровождалось более резким ослаблением дыхания, чем у зародыша. При дальнейшем созревании семя теряет почти всю свободную воду и в нем остается только связанная вода (в семенах пшеницы около 12%), и в результате дыхание падает почти до нуля. Такие семена прекрасно хранятся.

Наряду с обезвоживанием большую роль в ослаблении дыхания играет также уменьшение активности окислительно-восстановительных ферментов.

При созревании семян пшеницы происходит падение активности дегидрогеназ, пероксидазы, каталазы и цитохром-оксидазы, а активность полифенолоксидазы возрастает. Перечисленные ферменты, за исключением полифенолоксидазы, на всех фазах созревания более активны в зародыше, чем в эндосперме.

Ослабление активности дыхательных ферментов в созревающих семенах объясняется переходом их в неактивное состояние. При прорастании семян ферменты становятся деятельными.

Условия созревания накладывают отпечаток на физиологические свойства и пищевую ценность семян. У семян пшеницы, убранных в холодную дождливую погоду, обычно удлиняется период послеуборочного дозревания. Однако известны случаи прорастания семян в снопах.

Недозрелые семена, перед тем как поместить на хранение, сушат с целью уменьшить содержание свободной воды и избежать таким образом самосогревания зерна при хранении. В СССР допустимым верхним пределом влажности для семян пшеницы принято 14,5%. Однако при 90%-ной влажности воздуха в хранилище влажность зерна возрастает до 20%; отсюда возникают трудности хранения зерна в районах с влажным климатом.

Семена овощных культур, кормовых трав и ряда других растений лучше всего хранятся при минимальном содержании в них воды (Porter, 1949).

После оплодотворения из семяпочки возникает семя, а из завязи и примыкающих к ней тканей формируется плод. Косточковые плоды (абрикос, вишня, слива) развиваются из завязи, а у семечковых (яблоня, груша) плод образуется путем разрастания цветоложа, так же как у земляники.

Оплодотворение стимулирует разрастание завязи и примыкающих тканей. После оплодотворения эндосперм начинает усиленно продуцировать ауксины, которые стимулируют рост завязи. Когда семена созревают, они перестают выделять ауксины, и рост плода прекращается.

Если в семенной камере не развились отдельные семена, то с этой стороны у плода можно наблюдать вмятину, например у яблок, земляники и т. д. Так возникают асимметричные плоды (рис. 48).

Поскольку ауксины стимулируют разрастание завязи, их можно использовать для получения плодов без оплодотворения и, следовательно, без семян. Такие партенокарпические плоды сначала получали, обрабатывая рыльце пестика богатыми ауксинами экстрактами пыльцы, а в настоящее время с этой целью используют синтетические стимуляторы роста (2,4-Д и др.), опрыскивая слабыми их растворами (10 мг/л) бутоны или молодые цветки. Получены партенокарпические плоды инжира, земляники, арбуза и др.

Широко внедряется в практику получение партенокарпических плодов томатов, отличающихся крупными размерами и хорошими пищевыми качествами (Ракитин и Крылов, 1955). Не удаются опыты с получением партенокарпических плодов у яблонь, фиников, косточковых пород, цитрусовых.

Рост плода складывается из прохождения следующих основных этапов: деления клеток, растяжения клеток и созревания мякоти.

Прохождение перечисленных этапов связано с развитием зародыша. Деление клеток мякоти плода заканчивается после прекращения роста зародыша. Клетки затем переходят в фазу растяжения, и плод быстро увеличивается в размерах.

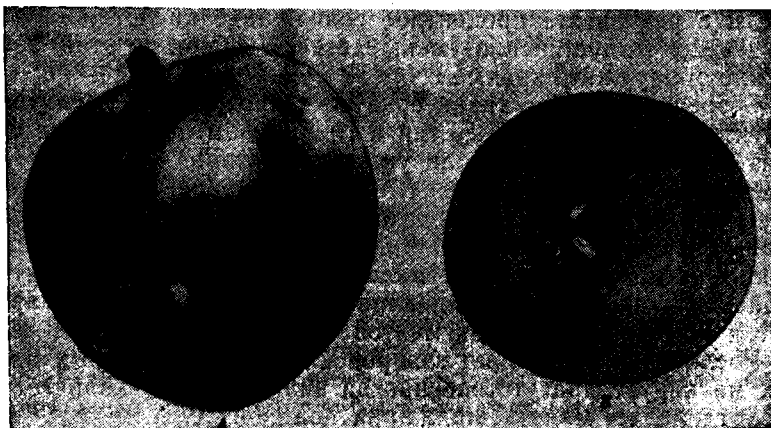


Рис. 48. Влияние ауксинов, содержащихся в семенах яблок, на развитие плода. А — асимметричный рост плода в результате отсутствия развития семян в трех из пяти семенных камер; Б — тот же плод в поперечном разрезе

По окончании растяжения клеток начинается созревание мякоти плода (перикарпия).

У позднего сорта яблони были получены такие количественные данные. При опылении цветоложе, из которого образуется перикарпий, содержало около одного миллиона клеток. В течение следующих 3—4 недель эти клетки делились и образовали в среднем около 40 млн. клеток. Фаза растяжения клеток продолжалась 180—190 дней, после чего начиналось созревание. Другие исследователи разделяют жизнь плода на два этапа: рост и созревание (Ракитин, 1955).

Завязи по химическому составу мало отличаются от листьев и содержат ничтожные количества сахаров, кислот и дубильных веществ. Постепенно, в фазе деления клеток, плоды, медленно увеличиваясь в размерах, становятся кислыми и терпкими благодаря накоплению органических кислот и дубильных веществ. На этой фазе плоды содержат максимальное количество азота, преимущественно в форме белка, а твердость плодов обусловлена нерастворимым протопектином, который находится в составе срединной пластинки, соединяющей соседние клетки, а также в клеточных оболочках.

С переходом клеток к растяжению у них возникают вакуоли, заполненные клеточным соком, в котором постепенно накапливаются сахара. Клеточный сок содержит также дубильные вещества, органические кислоты, пигменты (антоцианы) и другие соединения, которые в процессе созревания претерпевают различные изменения.

На фазе растяжений клеток приток азота и синтез органических кислот отстают от быстрого увеличения размеров клеток, и в результате процентное содержание кислот и азотистых веществ постепенно уменьшается. У яблок на этой фазе можно обнаружить крахмал.

Созревание плода характеризуется прекращением синтеза структурных элементов клетки и гидролизом полимерных соединений. Крахмал гидролизуется до сахаров, уменьшается содержание белка и возрастает содержание растворимых форм азота, протопектин переходит в растворимый пектин, и плоды становятся мягкими, разрушаются дубильные вещества. В то же время в созревающих плодах происходит синтез терпенов и их эфиров, придающих плодам характерный аромат, и синтез некоторых пигментов.

Увеличение отношения сахаров к кислотам в зрелых плодах маскирует присутствие иногда значительного количества кислот и делает мякоть плода приятной на вкус.

Отдельные клетки проходят фазы роста раньше, чем другие, и созревание тех или иных участков плода наступает неравномерно. У крупных плодов хорошо освещаемая сторона созревает несколько раньше.

В табл. 31 приведены типичные данные, характеризующие созревание позднего сорта яблок в умеренном климате (Англия).

Таблица 31

Изменение химического состава яблока в процессе созревания
(в % на сырой вес) (по Archbold, 1928)

Вещества	22/VI	3/VII	15/VII	5/VIII	1/IX	21/X
Вес 1 плода, г	8,4	22,8	44,7	84,3	142,7	149,8
Сухое вещество	10,08	10,53	10,75	11,44	11,66	13,43
Нерастворимые в спирте вещества	2,97	2,92	3,55	3,54	2,06	1,92
Сахара	4,06	5,08	4,52	5,95	8,12	10,31
Органические кислоты	3,05	2,53	2,68	1,95	1,48	1,20
Общий азот	0,14	0,09	0,05	0,05	0,05	0,03
Крахмал	—	+	++	+++	+++	+

Описанные процессы происходят как при созревании плодов на растении, так и при дозревании их в условиях хранения.

Переход к созреванию является переломным моментом в жизни плода. Созревание плодов иногда происходит в течение очень короткого времени, например у многих косточковых пород, а порой растягивается на несколько месяцев и заканчивается не на дереве, а в хранилищах (зимние сорта яблок и груш).

Созревание мякоти плода наступает после окончания формирования зародыша семени. Созревание мякоти стимулируется образованием в ее клетках этилена (C_2H_4).

Значение этилена для созревания плодов было открыто случайно в 1912 г. На складе, где хранились апельсины с зеленой кожурой, подметили, что они скорее желтели в ящиках, стоявших возле керосиновой печки. Оказалось, что среди выделявшихся газов этилен наиболее активно ускоряет созревание плодов. Позднее этилен, в концентрации 1 : 1000—1 : 10 000, начали применять для ускорения созревания зеленых томатов и других незрелых плодов. В дальнейшем было обнаружено, что зрелые плоды (яблоки и др.) выделяют этилен, и стало очевидным, что этот газ является природным стимулятором созревания плодов.

Этилен генетически связан с продуктами спиртового брожения и его образование можно ожидать в анаэробных условиях. Это обстоятельство усилило интерес к изучению дыхания и брожения в созревающих плодах.

Наиболее интенсивное дыхание наблюдается у незрелых плодов, что связано с высоким содержанием в них белка. В фазе растяжения клеток интенсивность дыхания постепенно падает до начала созревания. В процессе созревания плода наблюдается временный подъем дыхания, получивший название «климактерического дыхания», затухающий через несколько дней, после чего начинается старение мякоти плода (табл. 32).

Таблица 32

Интенсивность дыхания у созревающих яблок (мг CO_2 / $\text{кг} / 1 \text{ ч}$)
(по Ezell и Gerhardt, 1942)

Дата	Дыхание	
	сорт Джонатан	сорт Вайсаяп
14/VII	45	52,5
5/VIII	25	36
23/VIII	14,5	14
12/IX	16	9
2/X	16	14
22/X	26	24
11/XI	18	—

На протяжении роста плода дыхательный коэффициент колеблется около 1,0 и, следовательно, дыхание происходит путем окисления углеводов. С началом созревания дыхательный коэффициент возрастает, например, у яблок до 1,3, что свидетельствует о том, что в плодах на этой фазе начинается анаэробное дыхание.

Возникновение анаэробного дыхания связано с ухудшением снабжения внутренних тканей плода воздухом по мере того, как плод становится мягче и нарушается структура воздухопроводящих путей. В результате внутренняя атмосфера плода обогащается углекислотой, а содержание кислорода падает.

Особенно ярко эти процессы выражены у косточковых плодов с нежной мякотью. У незрелых плодов персика в составе газов было найдено 17,1% кислорода и 4,1% углекислоты, а в зрелых — 5,3% кислорода и 18,1% углекислоты. В зрелых сливах содержание спирта доходило до 400 мг на 1 кг плодов.

У плодов с плотной мякотью (яблоки, цитрусовые) содержание кислорода по мере созревания уменьшается не много, а в отдельных случаях наблюдалось даже небольшое увеличение содержания кислорода к концу созревания (Иванова, 1958). Однако и у этих плодов при созревании можно обнаружить присутствие продуктов анаэробного дыхания — ацетальдегида и спирта, а внутренняя атмосфера плодов обогащается углекислотой (3—14%).

Анаэробные процессы в созревающих плодах развиваются постепенно и охватывают сначала только немногие клетки. Если извлекать воздух из плодов отдельными порциями, то сначала получают газовую смесь с высоким содержанием кислорода, а в последующих порциях кислорода становится все меньше, а содержание углекислоты доходит до 25—30% (Банайтис, 1958).

Для характеристики газового режима плода предложен специальный показатель — коэффициент аэробности — O_2/CO_2 — величина, обратная дыхательному коэффициенту (CO_2/O_2). По мере созревания плода коэффициент аэробности падает (Иванова, 1958).

Колебания дыхательного коэффициента могут быть связаны и с обменом органических кислот. Потребление кислорода на синтез органических кислот приводит к уменьшению дыхательного коэффициента, так как поглощение кислорода в этом случае не сопровождается выделением углекислоты. С другой стороны, окисление органических кислот в процессе дыхания и даже одно лишь декарбоксилирование их увеличивает дыхательный коэффициент, что имеет существенное значение в последних фазах созревания, когда в плодах уменьшается не только относительное, но и абсолютное содержание органических кислот.

Возвращаясь к образованию стимулятора созревания — этилена, следует указать, что этот газ, очевидно, образуется в клетках с низким коэффициентом аэробности. О динамике этилена в созревающих плодах можно судить по анализам яблока сорта Антоновка. В зеленых плодах содержание этилена (в мг/кг плодов) составляло 2—8, в начинающих желтеть — 100—130, а в перезрелых уменьшалось до 10—40 (Ракитин, 1955).

Созревание плодов ускоряется также при воздействии других продуктов анаэробного дыхания, в частности спирта. Достаточно инъецировать в зеленый плод помидора на кусте 1 мл 40%-ного спирта, как плод прекращает рост и начинает краснеть.

Любопытно, что ускорение созревания плодов можно достигнуть, помещая их в атмосферу с высоким содержанием кислорода (до 72%) (Солдатенков, 1941). Анализы газового состава плода показали, что и в этом случае, несмотря на увеличение содержания кислорода, происходит резкое усиление концентрации углекислоты и обнаруживается немного спирта (Ракитин, 1955; Иванова, 1958).

Опрыскивание деревьев после цветения слабыми растворами стимуляторов роста ускоряет созревание и иногда увеличивает размеры плодов.

При транспортировке плодов на большие расстояния или при длительном хранении иногда желательно задержать их созревание. С этой целью можно применять так называемое газовое хранение, когда плоды (или овощи) сохраняют в атмосфере с повышенным содержанием углекислоты (10—20%). Углекислота в высоких концентрациях тормозит дыхание, гидролитические процессы и препятствует размножению микроорганизмов (Церевитинов, 1949). Косточковые плоды после извлечения их из атмосферы с большим содержанием углекислоты быстро портятся.

В связи с хранением много внимания уделяется изучению климактерического подъема дыхания у созревающих плодов.

Климактерическое дыхание наблюдается у созревающих на дереве, или при хранении, яблок, груш, косточковых, помидоров, земляники и многих тропических плодов (бананы и др.). Оно наблюдается или в момент полного созревания (груши), или в период, непосредственно ему предшествующий (яблоки). У цитрусовых плодов климактерическое дыхание не обнаружено (Джеймс, 1956).

Во время климактерического подъема дыхания происходит увеличение содержания белка. Полагают, что климактерическая выпышка дыхания обусловлена сменой дыхательных ферментных систем, в частности ослаблением цикла трикарбоновых кислот и повышением активности фермента, декарбокксилирующего яблочную кислоту.

Характерные изменения активности дыхательных систем наблюдались в созревающих плодах цитрусовых. У зеленых растущих плодов большую роль в дыхании играют металло-содержащие оксидазы, а в зрелых плодах их активность падает и дыхание в основном осуществляется за счет ферментов, не содержащих металла (Рубин, Арциховская и Иванова, 1951). Падение активности металлосодержащих окислительных ферментов наблюдалось и у созревающих яблок и других плодов. По Б. А. Рубину (1961), описанные изменения имеют приспособительный характер к условиям среды.

Созревание, а поэтому и качество плодов в сильной мере зависят от условий среды. Общеизвестно, что на солнечном юге плоды созревают раньше, чем на севере, причем южные плоды богаче сахаром, ароматическими веществами и лучше окрашены.

Путем селекции удается получать удовлетворительные по качеству плоды в умеренном климате и даже в Сибири. Много сделал в этой области И. В. Мичурин, получивший в средней полосе России много сортов плодовых с отличными вкусовыми качествами.

Опадение завязей и созревших плодов связано с недостатком ауксинов и появлением этилена. Для борьбы с опадением плодов применяют опрыскивание завязей или плодов растворами стимуляторов роста (Поволоцкая, 1958).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А. М. Водный режим растений и влияние на него засухи. Казань, 1948. Алексеев А. М. и Гусев Н. А. Физиол. раст., 1955, 2. Алексеев В. А. Уч. зап. Казанск. ун-та, 1954, 114, 8. Банайтис Ю. И. Сб. «Биохимия плодов и овощей», 4. М., 1958. Бутенко Р. Г. Физиол. раст., 1960, 7. Волков М. А. ДАН СССР, 1951, 77. Генкель П. А. и Окина Е. З. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 6. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948. Гребинский С. О. Рост растений. Львов, 1961. Гребинский С. О., Люкова Л. А. и Фришко К. ДАН СССР, 1955, 105. Гребинский С. О. и Попович И. В. Физиол. раст., 1960, 7, 1. Гринфельд Э. Г. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Гулисашвили В. З. Природа, 1948, 3, 1. Гутье Р. и Гутье-Пират. Реф. секцион. сообщ. Междунар. биохим. конгр. 1961. Дадькин В. П. Как живет растение на Крайнем Севере. М., Сельхозгиз, 1953. Джеймс В. Дыхание растений. М., ИЛ, 1956. Елисеев Э. И. Биохимия почек различных сортовых групп яблони и сливы в условиях Северного Кавказа. Л., 1959. Эдинг Г. Ростовые вещества растений. М., ИЛ, 1955. Иванов Л. А. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 6. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948. Иванова Т. М. Сб. «Биохимия плодов и овощей», 4. М., 1958. Казарян В. О. Физиологические основы онтогенеза растений. Ереван, 1959. Калинин Ф. Л. Эмбриональное развитие растений. Киев, 1959. Каменский К. В. Краткое руководство по сельскохозяйственному семеноводству. М., 1933. Катунский В. М. Сб. научных работ комсомольцев биологов. М., Изд-во АН СССР, 1939. Клешнин А. Ф. Растение и свет. М., Изд-во АН СССР, 1954. Княгиничев М. И. Биохимия пшеницы. М., 1951; Сб. «Биохимия культурных растений», 1.

М., Сельхозгиз, 1958. Козьмина Н. П. и Кретович В. Л. Биохимия зерна. М., Заготиздат, 1950. Колесников В. А. Изв. ТСХА, 1952, 1. Конарев В. Г. Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. М., «Высшая школа», 1959. Кондо И. Н. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений, М., Сельхозгиз, 1940. Крокер В. Рост растений. М., ИЛ, 1950. Крокер В. и Бартон Л. Физиология семян. М., ИЛ, 1955. Курсанов А. Л. Взаимосвязь физиологических процессов в растении. М., Изд-во АН СССР, 1960. Лупарева Т. Ф. Физиол. раст., 1958, 5. Львов С. Д. и Березнеговская Л. Н. Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1934. Максимов Н. А. и Леман В. М. Докл. ТСХА, 1946, 3. Мирошниченко К. Г. ДАН СССР, 1952, 33. Модилевский Я. С. Эмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1953. Молиш Г. Физиология растений. М., Сельхозгиз, 1933. Молотковский Г. Х. Полярность развития растений. Львов, 1961. Мороз Е. С. Тр. Бот. ин-та АН СССР. Экспериментальная ботаника, 6. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948. Мошков Б. С. Фотопериодизм растений. М., Сельхозгиз, 1961. Овчаров К. Е. Роль витаминов в жизни растений. М., Изд-во АН СССР, 1948. Петровская Т. П. ДАН СССР, 1954, 99, 3. Поголоцкая К. Л. Химические средства стимуляции и торможения физиологических процессов растений. М., Изд-во АН СССР, 1958. Полевой В. В. ДАН СССР, 1959, 124, 3. Портянко В. Ф. ДАН СССР., 1953, 90, 6. Потапенко Я. И. и Захарова Е. И. Сб. «Растение и среда». М., Изд-во АН СССР, 1940. Потапов Н. Г., Обручева Н. В. и Мароти М. Сб. «Рост растений». Львов, 1959. Прокофьев А. А., Кудряшева Д. И. и Глазунова Е. М. Физиол. раст., 1954, 1. Прокошев С. М. Биохимия картофеля. М., Изд-во АН СССР, 1947. Проценко Д. Ф. Морозостойкость плодовых культур СССР. Киев, 1958. Прусакова Л. Д. Физиол. раст., 1960, 7. Радченко С. И. Тр. Бот. ин-та АН СССР. Экспериментальная ботаника, 4. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940. Ракитин Ю. В. Ускорение созревания плодов. М., Изд-во АН СССР, 1955. Ракитин Ю. В. и Крылов А. В. Применение стимуляторов роста на культуре помидоров. М., Изд-во АН СССР, 1955. Рассел Э. Почвенные условия и рост растений. М., ИЛ, 1955. Родионов А. П. Изв. АН СССР, сер. биол., 1950, 2. Рубин Б. А. Курс физиологии растений. М., «Высшая школа», 1961. Рубин Б. А., Арциховская Е. В. и Иванова Т. М. Сб. «Биохимия плодов и овощей», 2. М., 1951. Рубин Б. А., Метлицкий Л. В. Сб. «Биохимия плодов и овощей», 5. М., 1959. Руденко А. И. Определение фаз развития сельскохозяйственных растений. М., 1950. Сабинин Д. А. Минеральное питание растений. М., Изд-во АН СССР, 1940. Сатарова Н. А. Физиол. раст., 1958, 5. Солдатенков С. В. Роль кислорода в созревании плодов. Л., 1941. Солдатенков С. В. и Чжао Сянь-дуан. Сб. «Корневое питание в обмене веществ и продуктивности растений». М., Изд-во АН СССР, 1961. Трин Суан-ву, Потапов Н. Г. и Хай Би-вэнь. Сб. «Корневое питание в обмене веществ и продуктивности растений». М., Изд-во АН СССР, 1961. Туманов И. И. Физиол. раст., 1955, 2, 3. Турецкая Р. Х. Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. М., Изд-во АН СССР, 1961. Туркова Н. С. Сб. «Рост растений». Львов, 1959. Уайт Ф. Р. Культура растительных тканей. М., ИЛ, 1949. Цельникер Ю. Л. Бот. ж., 1950, 35, 5. Церевитинов Ф. В. Химия и товароведение свежих плодов и овощей. М., 1949. Цивинский В. И. К изучению морфологии и физиологии корневой системы хлопчатника. Ташкент, 1933. Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства. М. Изд-во АН СССР, 1958. Шоу Б. Физические условия почвы и растений. М., ИЛ, 1955. Archbold H. K. Ann. of Bot., 1928, 42. Bloch R. Bot. Rev., 1943, 9, 5. Bünning E. The growth of leaves. London, 1956. Cher-

ry J. H., Hageman R. H. *Plant Physiol.*, 1961, **36**, 5. Clowes F. A. L. *New Phytolog.*, 1956, **55**; 1959, **58**. Cutter E. G. *Biol. Rev.*, 1959, **34**. Dittmer H. *Amer. J. Bot.*, 1937, **24**, 7. Evenari M. *Bot. Rev.*, 1949, **1**. Ezell B. D. a. Gerhardt J. *Agr. Res.*, 1942, **65**/ Geisler G. *Plant Physiol.* 1963, **38**. Gregory F. G. *The growth of leaves*. London, 1956. Guthrie J. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, 1940, **11**. Lockhart J. A. *Photoperiodism and related phenomena in plants and animals*. Washington, 1959. Leopold A. *Auxins and Plant Growth*. N. Y., 1955. Metzner P. *Planta*, 1930, **10**. Miller C. *Plant Physiol.*, 1952, **27**; 1958, **33**. Morinaga T. *Amer. J. Bot.*, 1926, **13**. Paolillo D. a. Gifford E. *Amer. J. Bot.*, 1961, **48**. Phillips D. a. Wareing P. J. *Expt. Bot.*, 1958, **9**. Pilet P. a. Galston A. *Physiol. Plant.*, 1955, **8**. Porter R. H. *Bot. Rev.*, 1949, **15**. Sachs R. a. Lang A. 4-th Int. Conf. on Plant Growth Regulat. Iowa Stat Univ. Press, USA, 1961. Siegel S. M. a. Rosen L. A. *Physiol. Plant.*, 1962, **15**. Skoog C. a. Cheng Tsui. *Amer. J. Bot.*, 1947, **35**. Stiles W. *Bot. Rev.*, 1960, **26**. Sunderland N., Heyes J. a. Brown R. *Growth of leaves*. London, 1956. Thimann K. *Amer. J. Bot.*, 1957, **44**. Thornton N. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, 1939, **10**. Torrey J. *Amer. J. Bot.*, 1953, **40**. Vegis A. *Jahrb. Wissensch. Bot.*, 1932, **75**. White D. *Ann. of Bot.*, 1957, **21**. Winneberger J. J. *Physiol. Plant.*, 1958, **11**.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА И РАЗВИТИЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Живой организм на протяжении своей жизни претерпевает качественные изменения, характерные для отдельных этапов его жизненного цикла. Совокупность качественных изменений, связанных с прохождением онтогенеза, составляет процесс развития. Количественной стороной процесса развития является рост — новообразование и умножение элементов структуры. Онтогенез любого организма при нормальных условиях включает качественные изменения, обеспечивающие размножение. У цветковых растений к существенным этапам развития относятся подготовка и осуществление полового процесса, формирование и развитие семян и плодов.

Преобладающему большинству видов высших растений свойственно половое размножение; у низших растений широко распространено бесполое размножение, у некоторых групп половой процесс совсем отсутствует. Половое размножение имеет ряд преимуществ для сохранения вида. При бесполом и вегетативном размножении наследуются все свойства только одного организма, в том числе получает отражение его возрастное состояние. При половом размножении происходит сочетание наследственных свойств материнского и отцовского организмов, эти свойства могут в различных сочетаниях комбинироваться с образованием новых признаков, иногда совсем не свойственных родительским формам. Это приводит к возрастанию приспособленности потомства к условиям существования, увеличивает его адаптивные способности. Кроме того, при половом размножении получается более многочисленное потомство. Создается возможность заселения потомством большей территории и попадания семян в новые условия, способствующие увеличению изменчивости. Характерно, что более совершенные высшие формы растений размножаются преимущественно половым путем.

Цикл развития всякого организма принято делить на следующие основные этапы: эмбриональный, ювенильный, или период молодости, зрелость, размножение и старость.

Особенности эмбрионального периода

Эмбриональный период у высших растений начинается после оплодотворения и образования зиготы. Еще в период созревания семян в них могут совершаться процессы, от которых зависят темпы перехода к развитию генеративных органов. Так, например, в зерне, еще созревающим в колосе, может происходить процесс яровизации, т. е. под действием пониженных температур в зародыше могут совершаться качественные изменения, сущность которых пока еще не раскрыта, ускоряющие переход к стеблеванию и цветению при соответствующих условиях светового режима. Это явление было открыто советскими исследователями И. А. Костюченко и Т. Я. Зарубайло (1936). В Хибинах на полях Полярной опытной станции Всесоюзного института растениеводства в 1935 г. испытывались различные сорта озимой пшеницы. Собранное зерно было затем высеяно в нескольких пунктах, находящихся на различных широтах в Хибинах, Кировабаде и др. Оказалось, что растения, выросшие из хибинских семян, в некоторых южных районах развивались как яровые, кировабадские семена тех же сортов, высеянные в тех же пунктах, вели себя как озимые и выросшие из них без искусственной яровизации растения значительно отставали в росте и стеблевании. Эти опыты показывают, что на Крайнем Севере во время созревания при пониженных температурах в зародыше зерна уже могут осуществляться процессы, необходимые для нормального прохождения последующих этапов развития.

Действие на ход развития растений температурного фактора в сочетании с влажностью и аэрацией может также сказываться в период начала прорастания как при искусственной яровизации, а также и в более поздние фазы развития.

Развитие представлений о подготовке растений к цветению. Молодость и зрелость

Начальный период развития физиологии растений характеризовался представлениями о процессах развития растений, как обусловленных только постепенным раскрытием, развертыванием внутренних свойств, детерминированных наследственностью. Такие представления развивались, в частности, Ю. Саксом в конце XIX в. Первым, кто указал на роль условий среды в развитии растений, действующих через изменения

обмена веществ, был Г. Клебс (1905), работы которого получили горячую поддержку К. А. Тимирязева (1905). Клебс впервые показал, что, изменяя условия температуры и освещения, можно заставить растения долгое время оставаться в вегетативном состоянии или, наоборот, рано переходить к цветению. На основании наблюдений над развитием молодила (*Sempervivum funkii*) Клебс пришел к заключению, что развитие генеративных органов у цветковых растений проходит ряд последовательно осуществляемых этапов: 1) создание готовности к цветению или цветочной спелости, 2) образование зачатков цветков и 3) развитие соцветия.

Первый из этих этапов, по его мнению, неразличим по внешним морфологическим признакам. Прохождение этого этапа создает лишь определенные внутренние, т. е. метаболические, изменения, на базе которых уже может осуществляться развитие цветочных зачатков, т. е. второй этап, различимый под микроскопом. Следовательно, уже у Клебса мы встречаемся с идеей о стадийности развития растений, о делении онтогенеза растений на последовательно проходящие качественно различные этапы.

Клебс обнаружил ускоряющее действие на переход к цветению *Sempervivum funkii* пониженной температуры на ранних фазах развития. Он объяснял это влияние низкой температуры ее благоприятным действием на накопление сахаров, способствующих, по его мнению, образованию цветков и в то же время повышающих холодостойкость при перезимовке.

Опытами с разной интенсивностью света и с различной длительностью освещения Клебс доказал значение условий освещения для перехода к цветению. Свет слишком низкой интенсивности или малая продолжительность освещения приводили к задержке цветения, иногда совсем не наступавшего. Действие освещения на ход развития растений, на подготовку цветения Клебс также объяснял влиянием на содержание сахаров. Задерживающее действие на зацветание обильного корневого питания, особенно азотного, он считал обусловленным изменением величины отношения содержания углеводов к азоту. Это положение затем развивалось его последователями (Kraus a. Kraubill, 1918), работавшими с томатами.

Первоначальные представления о роли обмена веществ в развитии высших растений, естественно, были довольно упрощенными и соответствовали знаниям того времени о закономерностях обмена веществ и вообще о биохимических превращениях в растении.

Проверка положения Клебса о значении для перехода к цветению соотношения между содержанием в растениях азотистых веществ и углеводов впоследствии показала, что для многих растений оно не оправдывается (Murpeck, 1937). М. Х. Чайлахян (1945) в опытах с большим набором видов

растений показал, что реакция отдельных видов на изменение доз азота в питательной среде весьма разнообразна: у одних повышение доз азота задерживает цветение, у других — даже несколько ускоряет, имеются также растения, у которых сроки цветения не меняются. Чайлахян счел возможным разделить растения на три группы в зависимости от их реакции на повышение доз азота: виды, цветение которых при усиленном азотном питании запаздывает, он назвал азот-негативными; цветение которых ускоряется — азот-позитивными, а виды, не меняющие времени зацветания, — азот-нейтральными.

На время цветения сильное влияние оказывает продолжительность дневного освещения (Garnera. Allard, 1920 и др.), при этом реакция отдельных видов различна: одни виды раньше цветут на длинном дне, а другие — на коротком, существуют также растения, довольно безразлично относящиеся к длине дня. Были выделены три группы растений, различающихся по влиянию длины дня на время их цветения: растения длинного дня, растения короткого дня и нейтральные виды. Характер фотопериодической реакции отдельных видов оказался обусловленным условиями их существования и особенно происхождения: северные виды приспособлены к длинному дню в период подготовки к цветению, тогда как южные формы приспособлены к короткому дню и к длинной ночи. Например, из злаков виды северного происхождения — ячмень, овес, рожь и др. — относятся к группе длинного дня, а южные виды — просо, кукуруза, мого, сорго и др. — к группе короткого дня. В условиях длинного, например московского, летнего дня совсем не зацветают такие короткодневные виды, как перилла, дурнишник и ряд других. Существуют также виды, для которых требуется смена режима: сначала короткий, а затем длинный день или наоборот; например, пшеница раньше зацветает, получая сначала короткий, а затем длинный день.

Б. С. Мошков (1936) и М. Х. Чайлахян (1936) показали, что органами, непосредственно воспринимающими фотопериодическое воздействие, являются листья. Однако и другие органы, в частности корни, также участвуют в восприятии влияния длины дня (Казарян, Авунджян, 1955 и др.).

Роль листьев разного яруса в восприятии действия длины дня неодинакова: как очень молодые, так и старые нижние листья обычно менее восприимчивы, чем листья средних ярусов.

Предполагалось, что существенную роль в фотопериодическом воздействии играет фотосинтетический процесс (Harder a. Witsch, 1941; Melchers a. Lang, 1942; Liverman a. Bonner, 1953; Одуманова, 1959 и др.). Как и в фотосинтезе, в фотопериодическом воздействии наиболее эффективными являются красные лучи. Однако роль фотосинтеза в фотопериодиче-

ском воздействии еще нельзя считать достаточно выясненной, так как имеются, в частности, данные о том, что соотношение эффективности отдельных участков спектра в фотопериодических явлениях совсем иное, чем в фотосинтезе.

При фотопериодическом воздействии существенное значение имеет не только продолжительность освещения и темноты, но и интенсивность света и его спектральный состав (Разумов, 1954; Liverman, 1955; Lang, 1958 и др.).

Реакция на длину дня, по-видимому, является довольно сложной, многоэтапной. Ланг (Lang, 1958), например, считает, что индукция коротким днем включает не менее пяти отдельных этапов, из которых некоторые проходят только в темноте, а другие требуют света высокой интенсивности.

В работах В. И. Разумова (1941, 1954) показано, что для перехода к цветению короткодневных форм растений ночному периоду суток принадлежит особая роль. Из его опытов, а также исследований других авторов следует, что фактор темноты при фотопериодическом воздействии имеет существенное значение, но он по-разному сказывается на растениях разных фотопериодических групп. Бюннинг (1961) считает, что различия между короткодневными и длиннодневными формами обусловлены их различным отношением к продолжительности темного периода суток, а не к длительности освещения. В дальнейшем, при изучении роли системы фитохрома, роль темного периода суток стали связывать со снижением уровня содержания активной формы фитохрома, которое в темноте осуществляется хотя медленно, но более значительно, чем под действием дальних красных лучей.

Теория стадийного развития

Значение пониженных температур на ранних фазах для развития озимых форм давно привлекало внимание исследователей. Первым систематическим изучением роли температурных условий в развитии озимых злаков явилась работа Гасснера, опубликованная в 1918 г. В его опытах испытывались разные сроки посева — от января до начала июля, и посевной материал при прорастании подвергался действию различной температуры: 1—2, 5—6, 12 и 24° С. Опытными объектами были озимая и яровая Петкуская рожь. Сначала прорастание шло во влажном песке, затем проростки были высажены в вазоны и на полевые делянки. В результате оказалось, что колошение яровой ржи проходило независимо от температурных условий при прорастании, а колошение озимого сорта наступало своевременно, т. е. одновременно с яровым сортом, только в том случае, когда проращивание шло при температуре 1—2° С. Растения остальных вариантов колошились только при условии, когда всходы появлялись вес-

ной не позже апреля. На основании этих опытов Гасснер пришел к выводу, что для колошения озимой ржи необходимо воздействие пониженными температурами при прорастании или вскоре после него. Роль низкой температуры в развитии озимых форм Гасснер объяснял благоприятным влиянием на накопление сахаров, что, по его мнению, одновременно способствует подготовке к цветению и повышению холодостойкости.

Н. А. Максимов и А. И. Пояркова (1925) также обнаружили различное отношение к температурным условиям озимых и яровых форм злаков на ранних этапах развития: для стеблевания озимых сортов оказалось необходимым пребывание проростков при пониженных температурах.

В 1926 г. Т. Д. Лысенко провел на Ганджинской опытной станции (Кировабад) опыты с различными сроками посева озимых и яровых сортов пшеницы. Эти опыты показали, что резкой грани между свойствами яровости и озимости нет; между типичными озимыми и яровыми формами имеется еще ряд промежуточных форм, которые ведут себя то как озимые, то оказываясь ближе к яровым. В условиях Ганджи даже многие яровые сорта все лето оставались в состоянии розетки и не образовывали стеблей.

При анализе результатов этих опытов Лысенко обратил внимание на то, что каждая фаза развития одного и того же растения может начаться только при определенных температурных условиях и для ее прохождения требуется определенная сумма тепла, что может быть выражено числом градусо-дней. Так как сумму градусов тепла за время прохождения фазы можно выразить в виде формулы: $A + Bn = Zt^\circ$, где Zt° — сумма температур, A — постоянная величина, обозначающая число градусо-дней, считая от точки B , обозначающей температуру, при которой может начаться данная фаза; n — число дней, нужное для прохождения этой фазы; Bn — количество градусо-дней, которое эта фаза не может использовать из-за несоответствия температурных условий. Таким образом, эта формула для числа дней фазы будет иметь вид:

$$n = \frac{Zt^\circ - A}{B},$$

а для средней температуры:

$$n = \frac{A}{t^\circ - B}.$$

Следовательно, длительность прохождения фазы зависит от температуры. Для фазы выход в трубку — цветение ячменя Ярославского 0254 в условиях различной температуры были получены следующие уравнения:

$A + B \cdot 29,0 = 415$	$A + B \cdot 22,5 = 369$
$A + B \cdot 29,0 = 440$	$A + B \cdot 22,5 = 368$
$A + B \cdot 25,3 = 410$	$A + B \cdot 21,0 = 360$
$A + B \cdot 25,3 = 410$	$A + B \cdot 18,0 = 336$
$A + B \cdot 23,7 = 389$	$A + B \cdot 18,0 = 336$
$A + B \cdot 23,0 = 374$	$A + B \cdot 14,5 = 295$

Из этих уравнений можно получить значение B , равное $9,2^{\circ}\text{C}$, и A , равное 166°C .

Таким образом был сделан вывод, что, зная в данном районе среднесуточные температуры за много лет, по вычисленным показателям температурных потребностей сорта можно достаточно точно рассчитать даты возможного наступления определенных фаз развития растения.

Очень важным явился тот факт, что после предпосевного воздействия пониженными температурами на начинающее прорастать зерно колошение озимых форм проходило независимо от срока посева. Если такое предпосевное воздействие было доведено до конца, то трубкование наступало тем быстрее, чем выше была температура. У растений же, выросших из зерна, не подвергавшегося воздействию низкой температурой до посева, высокие температуры препятствовали переходу к трубкованию. Отсюда было сделано заключение, что в начале развития у злаков имеются две разные стадии. Для прохождения одной из них у озимых сортов необходимо наличие пониженных температур, а для другой — низкие температуры не нужны, отчего при прохождении этой второй фазы повышенная температура даже ускоряет развитие. Со второй фазой, как показывали соответствующие наблюдения, связано раздвигание узлов, т. е. вытягивание стебля.

По мнению Лысенко, степень озимости сорта зависит от максимальной температуры, при которой возможно прохождение процессов, характерных для первой стадии развития, названной стадией яровизации. Лысенко впервые была показана возможность предпосевной яровизации, т. е. воздействия пониженной температурой на семена, устраняющего необходимость получения соответствующих температурных воздействий в полевых условиях.

Дальнейшие исследования установили, что вторая стадия характеризуется особенной чувствительностью растений к условиям освещения, почему она была названа световой. Ее прохождение зависит прежде всего от длины дня, т. е. в этот период растения обладают повышенной фотопериодической чувствительностью. Однако длина дня эффективна только при условии достаточно высокой интенсивности света в это время. Эффективность длины дня в значительной мере зависит также от температуры.

Развивая свои работы, Лысенко в начале 30-х годов создал теорию стадийного развития. Основным положением этой

теории является признание, что онтогенез однолетнего семенного растения делится на ряд последовательно проходящих этапов, различающихся по отношению к внешним условиям. При этом признается обязательная последовательность прохождения отдельных стадий: до завершения предшествующей не может наступить последующая стадия. Стадийные изменения считаются необратимыми, а факторы, необходимые для прохождения отдельных стадий, — незаменимыми.

Согласно теории стадийного развития, первой стадией у однолетнего семенного растения является стадия яровизации, для прохождения которой требуется определенный комплекс условий: температура, различная для разных видов и даже сортов, достаточная влажность (в сухом зерне яровизация не может осуществляться) и достаточное снабжение кислородом (в анаэробных условиях яровизация не проходит). За стадией яровизации следует световая стадия, также требующая комплекса условий, главным образом определенной длины дня.

Некоторые из этих положений вызвали возражения (Скрипчинский, 1956; Ефейкин, 1947 и др.). В частности, положение о незаменимости факторов противоречит ряд фактов.

Так, действие длины дня меняется в зависимости от температуры, действие низкой температуры при яровизации оказалось возможным заменить для отдельных форм непрерывным освещением и т. д. Интересно, что воздействие гиббереллином может вызвать стеблевание озимых злаков без яровизации.

За стадией яровизации следует световая стадия, для прохождения которой считается характерной потребность в определенной длине дня; при несоответствующей длине дня цветение у многих видов не наступает.

Лысенко с сотрудниками указал только две этих первые стадии. В. А. Новиков (1953 и др.) в своих исследованиях пришел к выводу о существовании также третьей, четвертой и пятой стадий развития высших растений. Третья стадия следует за световой и продолжается, по мнению автора, до образования половых клеток цветка. Для этой стадии он считает характерной потребность в свете определенного спектрального состава. Затем наступает четвертая стадия, во время которой происходит развитие половых клеток и оплодотворение; для четвертой стадии он считает характерной потребность в высокой интенсивности света. На последующей, пятой, стадии происходит развитие семян и плодов, и в этот период растения особенно требовательны к снабжению минеральными элементами, в частности микроэлементами.

Ф. М. Куперман (1959), изучая морфогенез различных видов цветковых растений, также пришла к заключению о наличии после световой третьей, четвертой и пятой стадий.

Однако она считает, что границы между этими стадиями несколько иные, чем это указывает Новиков. По Куперман, четвертая стадия кончается гаметогенезом, и оплодотворение уже относится к началу пятой стадии, которая характеризуется процессами размножения и старения.

Очень интересны работы А. А. Сапегина (1939), который, изучая развитие колоса пшеницы (на 40 сортах), сделал попытку выделить отдельные периоды морфогенеза, связанные с формированием различных частей колоса. Он пришел к заключению, что световую стадию можно разделить на два периода, из которых первый — подготовительный, а второй — исполнительный. Подготовительный период у отдельных сортов пшеницы имеет разную продолжительность: у раннеспелых он короткий — всего 3—4 дня, а у позднеспелых длится до 8—10 дней. Во время подготовительного периода уже прекращается закладка листовых зачатков, но морфологические изменения еще не проявляются, хотя от условий, действию которых растение подвергается в этот период, зависит число колосков, образующихся позже. Исполнительный период уже характеризуется образованием зачатков колосков, его длительность также бывает различна в зависимости от свойств растения и от внешних условий; длительность этого периода может быть 3—8 дней и более. Сапегин считает, что после световой стадии наступает гаметогенная, во время которой происходит формирование половых клеток. В этот период растения утрачивают фотопериодическую чувствительность, в частности пшеница перестает реагировать на сокращение длины дня. В этот же период происходит быстрое удлинение междоузлий стебля и начинается закладка и развитие цветочных зачатков. Он указывает, что увеличение продолжительности световой стадии, особенно ее подготовительного периода, приводит к увеличению числа колосков в колосе. Большое значение он придавал в этот период условиям водоснабжения и питания растений.

Куперман (1959) в развитии высших растений насчитывает 12 этапов морфогенеза. 1-й этап — начало дифференциации первичной меристемы и образование специализированных групп клеток и тканей надземных органов; 2-й этап — дифференциация конуса нарастания с образованием зачаточных узлов, междоузлий стебля и зачатков стеблевых листьев с заложением в их пазухах точек роста осей второго порядка; 3-й этап — образование сегментов, узлов и междоузлий главной оси зачаточного соцветия и кроющих листьев; 4-й этап — образование конусов нарастания второго порядка на оси соцветия (лопастей соцветия) (3-й и 4-й этапы определяют строение и тип соцветий); 5-й этап определяет формирование цветков, их покровных органов и генеративных тычинок и пестика с образованием археспориальных клеток; 6-й этап —

микро- и мегаспорогенез; 7-й этап — гаметогенез, а также усиленный рост осей соцветия и покровных органов цветка, рост тычиночных нитей и столбика пестика; 8-й этап — завершение формирования всех органов цветка и соцветия; 9-й этап — цветение и оплодотворение; 10-й этап — формирование плодов и семян; 11-й этап — отложение запасных питательных веществ в семенах; 12-й этап — завершение дифференциации зародыша и запасных тканей и превращение запасных веществ в труднорастворимые крупномолекулярные формы.

Куперман считает, что ее классификация этапов органогенеза отражает и более общие этапы периоды морфогенеза, связанные уже с филогенезом: первые два этапа отражают кормогенез, вторые два — спорофиллогенез, 5-й — археспорогенез, 6-й — микро- и мегаспорогенез, 7—8-й этапы — гаметогенез, 9-й — зиготогенез, 10—12-й этапы, по ее мнению, уже относятся к эмбриогенезу.

Предложенная Куперман схема получается довольно сложной. Она различает прежде всего три больших этапа развития: молодость, зрелость и старость. Такое деление безусловно обеднено — недостает эмбрионального периода, резко отличного от других и несомненно заслуживающего отдельного рассмотрения и выделения. Кроме того, при таком делении старость не отделена от периода размножения, между тем в начале периода размножения часто еще отсутствуют те изменения физиологического состояния организма, которые свойственны старению, и целесообразно считать размножение и старость отдельными этапами онтогенеза. Затем в этой схеме имеется деление на пять стадий развития, различающихся, согласно выдвинутому Лысенко положению, по отношению к условиям внешней среды. Стадии, в свою очередь, делятся на этапы морфогенеза (всего 12). Кроме того, по внешним морфологическим выражениям формообразовательных процессов различаются отдельные фазы развития, отличные для разных групп растений в зависимости от характера роста вегетативных органов и соцветий. Наконец, производится деление онтогенеза, при котором выделяются стадии общего филогенетического значения.

В самой классификации этапов морфогенеза Куперман имеется ряд положений, вызывающих возражения; например, последовательность 6—8-го этапов; 11-й и 12-й этапы, согласно этой схеме, различаются только состоянием запасных питательных веществ в семенах: на 11-м происходит накопление питательных веществ в семенах, а на 12-м — превращение их в трудно мобилизуемые крупномолекулярные собственно запасные вещества. Такое резкое разграничение процессов накопления запасных веществ семени от их полимеризации, по-видимому, не соответствует обычно наблюдаемому закономер-

ностям развития и созревания семян. Например, в семенах бобовых происходит постепенное накопление запасных веществ, главным образом белков, без такого резкого ограничения образования трудно мобилизуемых веществ. В семенах масличных также постепенно накапливаются жирные масла с постепенным изменением их свойств. Трудно также ожидать, что все 12 этапов морфогенеза, описанные Куперман, встречаются без существенных изменений у всех видов растений, так как формообразовательные процессы у отдельных видов различаются в очень широких пределах, и это особенно относится к вегетативным органам.

Следует указать, что, в отличие от двух первых стадий, характеризующихся довольно большой специфичностью по отношению к факторам внешней среды, стадии, указанные Новиковым и Куперман, не отличаются подобной чувствительностью к определенным условиям. Потребности в снабжении минеральными элементами, в частности микроэлементами, указанные Новиковым как характерные для четвертой стадии, можно отнести и к другим стадиям, особенно ранним. Соответствующая обеспеченность питанием — необходимое условие всех этапов развития. Чувствительность к интенсивности света также нельзя признать специфичной только для третьей стадии, как считают эти авторы.

В. А. Новиков на основании как собственных исследований, так и исследований своих сотрудников считает, что резкая смена внешних условий в период формирования половых клеток может вызвать значительные изменения формообразовательных процессов в потомстве.

В теории стадийного развития, где в основу положен принцип И. В. Мичурина о роли среды в жизни организма, характерным является признание значения в развитии растений определенной последовательности изменений внешних условий, влияющих на возрастные особенности в точках роста. При разработке этой теории показано, что особенности процессов онтогенетического развития у отдельных видов и сортов, их потребность в наличии определенных внешних факторов при прохождении отдельных стадий определяются условиями, в которых проходило формирование их наследственных свойств. Однако эта теория уже не отвечает современному состоянию биологических наук.

Теория циклического старения и омоложения растений Кренке

Закономерностям возрастных изменений в отогенезе посвящена оригинальная теория Н. П. Кренке (1940). Он изучал возрастные признаки, связанные с изменением морфологии метамерных органов, главным образом листьев: изменения с ярусом расчлененности пластинки, отношения длины к ши-

рине, глубины сердечка, длины черешка и т. д. Эти исследования выявили ряд интересных закономерностей изменений величины и формы листьев в зависимости от высоты их расположения по оси побега. Оказалось, что количественные показатели, характеризующие изменения величины и формы листа с ярусом, образуют характерную одновершинную возраст-

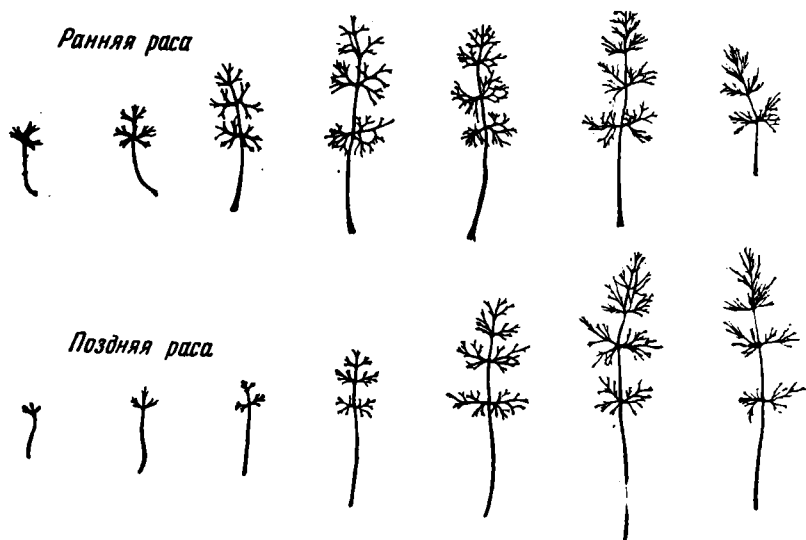


Рис. 49. Ранняя морфогенетическая диагностика скороспелости двух рас ажгона (*Trachyspermum copticum* L.) (по Кренке)

ную кривую. Кренке в своих исследованиях показал, что скорость изменения отдельных возрастных признаков, в частности морфологических признаков листьев (величины пластинки, степени ее рассеченности и т. д.), может характеризовать степень скороспелости сорта и служит диагностическим признаком уже на ранних фазах развития при наличии лишь нескольких первых листьев (рис. 49, 50). У капусты, тутового дерева и у многих других культур также можно по скорости изменения морфологических возрастных признаков листьев судить о скороспелости сорта на ранних фазах развития растений.

Действие внешних условий Кренке изучалось сравнительно мало, однако в работах его учеников было показано, что кривые возрастных изменений характерно меняются под влиянием условий водоснабжения, минерального питания и др.; недостаток воды может ускорять старение растений, тогда как поливы способны заметно задержать старение, т. е. омолаживают растения, внесение азотных удобрений оказывает задерживающее действие на старение растений.

Все же роль внешних условий в онтогенезе растений в теории Кренке почти не показана. Длительность жизни, согласно его представлениям, зависит в основном от «исходного потенциала жизнеспособности», детерминированного наследст-



Рис. 50. Последовательные ряды листьев трех рас кориандра (*Coriandrum sativum* L.): I — позднеспелая Китайская; II — среднеспелая Воронежская; III — ранняя раса из Марокко

венными свойствами данного вида. Жизнеспособность каждой отдельной части, каждого органа растения в каждый данный момент определяется исходным потенциалом минус затраченная его часть.

Старение, по Кренке, — это прогрессивно падающее омоложение. Организм в целом и его отдельные части непрерывно подвергаются процессам старения, но каждая вновь образующаяся клеточка, каждый новообразующийся орган являются вновь молодыми — в них происходит омоложение организма. Например, в точке роста побега постоянно происходит новообразование новых омоложенных клеток и органов. Однако каждый новообразовавшийся орган, каждая новая клетка уже несут в себе печать возраста материнского организма и по мере старения организма они все меньше и меньше омолаживаются.

Возрастное состояние каждой части растения, по Кренке, определяется собственным возрастом и возрастом всего материнского организма. Общая же длительность жизни зависит от исходного потенциала жизнеспособности, определяе-

мого наследственными свойствами данного вида. Следовательно, с возрастом растения прогрессивно уменьшается омоложение новых частей и органов. Отсюда вывод Кренке, что старение — это прогрессивно падающее омоложение.

Согласно этим представлениям, жизнь растения — это сочетание многочисленных циклов изменений возрастных состояний, циклов старения и омоложения отдельных частей и органов. Кренке считал неправильными представления о том, что старение относится только к последним периодам жизни организма; старение имеет место и в молодом возрасте, и в самом начале развития, а не только при приближении организма к умиранию. В этом отношении Кренке не видел существенных качественных различий между восходящей и нисходящей ветвями возрастной кривой.

Недостаточно четкое разграничение этих восходящей и нисходящей линий развития организма в онтогенезе, по-видимому, является одним из главных недостатков теории Кренке. В то же время сам Кренке прекрасно понимал, что уровень жизнеспособности тканей различен и изменяется на разных этапах возрастных изменений: вблизи вершины возрастной кривой уровень жизнеспособности является наиболее высоким, что соответствует наибольшей приживаемости отводков, взятых при соответствующем возрасте растения, наибольшей способности к интенсивному росту и т. д. Кренке отмечал, что у многих деревьев можно наблюдать, что средняя часть кроны, т. е. та ее часть, которая создавалась вблизи перегиба (средней части) возрастной кривой, обладает наибольшей длительностью жизни, наиболее высоким потенциалом жизнеспособности. Однако обоснования этого положения у Кренке даны только как расчеты изменений исходного потенциала без указания специфических отличий свойств восходящей ветви.

Внешние морфологические признаки, изменения которых в онтогенезе изучал Кренке, не могли, разумеется, помочь ему вскрыть качественные различия восходящей и нисходящей линий развития растений. Изменения обмена веществ в работах Кренке почти не затрагивались и не получили отражения в его концепции. Между тем если сопоставить возрастные кривые Кренке с известными в настоящее время изменениями метаболизма на разных этапах развития растений, то можно заметить существенные различия между восходящей и нисходящей линиями развития.

Восходящая ветвь возрастных изменений, к которой можно отнести периоды молодости (ювенильный), зрелости и начало периода размножения, характеризуется постепенным повышением энергетического уровня в молодых тканях, что выражается в увеличении уровня восстановленности, увеличении доли органических форм фосфора; в растущих органах, осо-

бенно в верхушке побега, в этот период обычно происходит накопление нуклеиновых кислот. После цветения вновь наблюдается падение содержания редуцирующих веществ и уменьшение содержания нуклеиновых кислот. Следовательно, метаболические изменения в онтогенезе растений, как и морфологические, имеют восходящую и нисходящую ветви возрастности. Направление изменений в этих случаях противоположно: нисходящая ветвь характеризуется изменениями обмена, обычными для старения, этапы же, предшествующие цветению, отличаются не тратой, а повышением потенциала жизнеспособности, умножением морфогенетических потенций.

Разумеется, трудно ожидать полного отсутствия старения даже на ранних этапах развития. Например, нижние листья обычно рано заканчивают развитие и начинают стареть и отмирать. Однако возрастность организма определяется состоянием не старых, а молодых частей. Кренке, определяя старение как прогрессивно падающее омоложение, этим подчеркивал значение состояния новообразующихся тканей для характеристики возраста всего растения.

Исходный потенциал жизнеспособности, о котором говорит Кренке, можно понимать только как предельный уровень накопления энергии и морфогенетических потенций, достигаемый к периоду размножения. На восходящей ветви развития еще нет траты исходного потенциала, наоборот — происходит его постепенное повышение, предел которого в значительной мере ограничен наследственными свойствами. Без предварительного повышения потенциала жизнеспособности на этапах, предшествующих цветению, нельзя было бы из одного семени с одним меристематическим очагом в зародыше получить десятки новых семян, при одной только постоянной трате исходного потенциала не могло бы быть размножения.

В теории Кренке возрастные изменения растений проходят почти независимо от внешних условий, показана только возможность некоторого «омоложения» или ускорения старения под влиянием условий минерального питания, полива и т. д. Однако детерминированный наследственностью ход процесса развития реализуется только при определенных внешних условиях, создающих возможность умножить запас энергии и морфогенетических потенций за счет световой энергии. Неудивительно, что как раз те этапы развития растений, которые предшествуют цветению, характеризуются особой чувствительностью растений к условиям освещения. Периоды онтогенеза, относящиеся уже к нисходящей ветви, гораздо меньше зависят от освещения.

Следует заметить, что возрастные кривые Кренке не во всех случаях можно сопоставлять с онтогенезом растений, так как эти кривые часто строились без учета времени цветения и других основных фаз развития.

При изучении биохимических признаков для отдельных метамерных органов было выявлено, что изменение этих признаков с ярусом далеко не всегда следует по одновершинной кривой, обычно получаемой для морфологических признаков листьев. Интенсивность дыхания у молодых растений чаще всего закономерно возрастает от нижних к верхним листьям, как и восстановительная активность; активность каталазы также увеличивается с ярусом листа, тогда как пероксидаза более активна чаще в нижних листьях; содержание сульфатной серы, общее содержание органических кислот уменьшается постепенно от нижних к верхним ярусам, тогда как содержание аскорбиновой кислоты увеличивается с повышением яруса.

Морфологические признаки листьев по оси побега изменяются также не всегда по одновершинной кривой. Ксероморфность листьев, согласно В. Р. Заленскому, увеличивается к верхним ярусам. Угол отклонения листа от вертикали увеличивается постепенно от верхних к нижним листьям, т. е. с акропетальным градиентом.

Д. А. Сабинин (1963) отметил, что у плагиотропных побегов изменения морфологических признаков обычно значительно отклоняются от кривых, показанных Кренке: в частности, наблюдается анизотиллия — листья физически нижней стороны часто бывают крупнее, чем листья верхней стороны.

Работы Кренке несомненно дали много ценного. Он впервые четко поставил вопрос о возрастности у растений как о физиологическом состоянии, часто изменяющемся без прямой связи с календарным возрастом; показал также роль сочетания собственного возраста данной части растения и общего возраста организма, что особенно важно бывает для оценки физиологического состояния отдельных органов или частей растения при сборе растительного сырья, например листьев и побегов чая, листьев шелковицы и т. д. Кренке дал указания о методах наблюдения над возрастными изменениями с использованием характерных морфологических возрастных признаков, многие закономерности изменений которых в онтогенезе он изучил. Согласно его данным, по скорости изменений возрастных морфологических признаков листьев можно судить о степени скороспелости отдельных сортов, что было проверено на многих растениях.

Однако некоторые положения теории Кренке вызывают возражения. Как уже было указано, его представление о том, что в процессе развития растений происходит постепенная трата исходного потенциала жизнеспособности, нельзя признать правильным, так как на первых этапах онтогенеза, соответствующих восходящей ветви возрастной кривой, происходит постепенное повышение жизнеспособности тканей, возрастание энергетического уровня, умножение морфогенетических

потенций, и здесь в значительной мере проявляется обычно зависимость от условий внешней среды: от освещения, минерального питания и т. п. Только на нисходящей ветви возрастной кривой, уже при старении организма, признаки жизнеспособности начинают закономерно понижаться. Исходный потенциал жизнеспособности, по-видимому, следует понимать как наследственную основу, определяющую в известной мере пределы умножения структурных элементов, разнообразия формообразовательных процессов. Если из одного семени можно получить множество семян при благоприятных для развития условиях, то, следовательно, в онтогенезе растений потенциал жизнеспособности не только тратится, но может и сильно возрастать.

Роль химической регуляции в подготовке к цветению

При разработке проблемы развития растений уже с самого начала стали выдвигаться предположения о значении для цветения веществ гормональной природы. Еще в конце прошлого века Ю. Сакс высказывал мысль о роли оргоанообразующих веществ. Предполагалось, что для перехода растения к цветению необходимо наличие цветообразующих веществ. Н. Г. Холодный (1939) полагал, что значение яровизации для развития озимых форм обусловлено усилением синтеза ауксинов, что впоследствии не подтвердилось. Представлениям Холодного противоречило прежде всего то обстоятельство, что ауксины сравнительно очень слабо действуют на процессы развития. Слабые концентрации ауксина могут немного ускорить зацветание, если условия выращивания являются вполне нормальными для развития данного вида, а высокие концентрации несколько задерживают цветение, тогда как при неблагоприятных для цветения условиях, например при несоответствующей длине дня, ауксины уже не способны вызвать цветение.

М. Х. Чайлахян (1937 и др.) выдвинул гормональную теорию цветения, согласно которой для зацветания необходимо достаточное накопление гормона цветения, названного им «флоригеном». Наиболее существенным доводом в пользу существования веществ, способствующих цветению, явились результаты опытов с прививками, где оказалось возможным получить ускорение цветения растений, росших при неблагоприятном для цветения режиме, если к нему прививался побег с растения цветущего или еще не цветущего, но получившего воздействие соответствующей длины дня. Эти опыты показывают значение для цветения каких-то легко диффундирующих веществ, однако природа этих веществ здесь еще не указывается. Флориген до сих пор не был выделен и не идентифицирован.

Открытие гиббереллинов, обладающих сильным действием на развитие многих видов, привело к некоторым изменениям представлений о роли гормональных факторов.

Среди ученых имеется много сторонников гормонального объяснения создания готовности растений к цветению (Hammer a. Bonner, 1938; Gregory, 1948; Salisbury a. Bonner, 1956 и др.). Все эти исследователи влияние длины дня и других воздействий, изменяющих сроки цветения, склонны рассматривать с точки зрения их возможного влияния на образование и передвижение гормона цветения.

Линкольн с сотрудниками (Lincoln et al., 1962) показал, что вытяжки из растений, получивших соответствующее фотопериодическое воздействие, могут способствовать зацветанию растений, не получавших фотопериодической индукции. Однако выделить и идентифицировать вещество, являющееся гормоном цветения (флоригеном, по Чайлахяну), им пока не удалось.

Имеются указания, что в переходе растений к цветению особая роль принадлежит веществам стероидной природы, в частности об этом свидетельствует усиленное накопление этих веществ в условиях, благоприятных для зацветания отдельных форм, а также подавление развития цветочных зачатков при условиях, неблагоприятных для синтеза стероидов.

Открытие гиббереллинов привело к пересмотру многих представлений о гормональной регуляции цветения. Гиббереллины, в отличие от ауксинов, могут вызывать значительные изменения в процессах развития растений, ускоряя цветение многих видов даже при условиях, неблагоприятных для цветения. Подробнее влияние гиббереллина на переход растений к цветению рассмотрено в разделе «Химические регуляторы роста растений», здесь же остановимся лишь на некоторых сторонах его действия.

Опыты с гиббереллином помогли выяснению некоторых важных закономерностей формирования стеблей и соцветий. Ранее, почти до 1950 г., считалось, что рост стебля происходит за счет деления клеток апикальной меристемы и растяжения клеток ниже расположенных участков. Однако при изучении воздействия гиббереллинов было обнаружено, что в формировании стебля большую роль играет активность не апикальной, а субапикальной меристемы, от деятельности которой собственно и зависит гистогенезис стебля (Sachs a. Lang, 1961 и др.). Согласно данным авторов, проводивших исследования, гиббереллин стимулирует рост стебля главным образом за счет активации субапикальной меристемы; для развития цветков существенное значение имеют состояние и активность апикальной меристемы.

Как показали многие исследования, в частности работы М. Х. Чайлахяна (1958 и др.), гиббереллины гораздо сильнее

действуют на цветение растений длинного дня, чем на развитие короткодневных форм. Причины этого явления пока остаются неясными.

Чайлахян (1958 и др.) предполагает, что гипотетический гормон цветения флориген является двухкомпонентным: состоит из гиббереллина и антезина; первый необходим для развития стебля, а второй — для формирования цветков. Гиббереллин особенно эффективен в ускорении цветения тех растений, зацветание которых может задерживаться из-за торможения стеблевания, что имеет место у озимых злаков и многих других длиннодневных форм.

Сходные представления высказывают Витвер (Wittwer, 1961) и Ланг (Lang, 1960). Они считают, что действие гиббереллина на цветение не специфично, а обусловлено сильным ускорением роста вегетативных органов; под влиянием этого агента не только ускоряется рост стебля, но и разворачивание листьев, отчего число листьев быстро возрастает, что, по мнению многих исследователей, имеет определенное значение для подготовки развития цветочных зачатков.

У озимых злаков гиббереллин вызывает активирование боковых меристем на зародышевых узлах верхушки стебля независимо от длины дня (Koller, Highkin a. Caso, 1960). Эти боковые меристемы затем при дифференциации давали начало зачаткам цветков или вегетативных побегов.

Сильное действие оказывает гиббереллин на развитие многих двулетних форм, у которых на первом году жизни при нормальных условиях стебель остается укороченным и вытягивается только на второе лето после перезимовки. У таких форм после обработки соответствующими концентрациями гиббереллина в первый же год быстро вытягивается стебель и начинается цветение.

Усиленное вытягивание побегов под влиянием гиббереллина не всегда благоприятно сказывается на развитии генеративных органов, а у зерновых злаков и на урожае зерна.

Таким образом, в последнее время среди сторонников гормональной регуляции развития наметилась тенденция к увеличению числа возможных гормональных агентов, оказывающих влияние на цветение. И это уже свидетельствует против специфичности гипотетических гормонов цветения. Характерно, что опыты с кинетином, ускорившим цветение периллы краснолистной при изолированной культуре верхушек побегов (Чайлахян, Бутенко и Любарская, 1961; Бутенко, 1964), заставили авторов предположить, что продукты нуклеинового обмена способны оказывать сильное влияние на развитие цветочных зачатков. Здесь можно видеть сближение гормональных теорий с той линией исследований, которая связана с изучением роли нуклеинового обмена в развитии растений.

Роль кинетина в данном случае может сводиться к ускорению деления клеток апикальной меристемы, от активности которой зависит развитие цветочных зачатков (Sachs a. Lang, 1961 и др.).

В литературе неоднократно отмечалось существование ингибиторов цветения, способствующих иногда значительному запозданию развития цветочных зачатков (Schwabe, 1956 и др.).

Таким образом, в настоящее время эндогенные регуляторы зацветания уже трудно признавать однокомпонентным веществом — «гормоном цветения», их скорее можно считать комплексом химических стимуляторов и ингибиторов: в этом комплексе существенная роль, по-видимому, принадлежит компонентам нуклеинового обмена.

Изменения метаболизма в онтогенезе растений и роль нуклеинового обмена

В процессе развития растений наблюдаются не только возрастные изменения обмена веществ, но также и метаболические изменения, связанные с прохождением отдельных этапов развития. Характерное влияние оказывают процессы подготовки растений к репродуктивному развитию, в частности дифференциация цветочных зачатков, развитие органов цветка, оплодотворение, формирование плодов и семян. Стадийные изменения часто значительно нарушают ход возрастных изменений в органах и тканях. Особенности биохимизма на отдельных стадиях развития еще недостаточно изучены, однако некоторые отличия отдельных этапов уже выявляются.

Клебс (Klebs, 1918) выдвинул представление о том, что создание готовности растений к цветению зависит от соотношения между накоплением углеводов и интенсивностью усвоения питательных веществ из почвы, главным образом азота. Этот вывод был основан на наблюдениях, что с возрастом в листьях увеличивается содержание сахаров и падает содержание азота. В работах его последователей (Kraus a. Kraubill, 1918) также придавалось большое значение величине отношения C/N , т. е. составу пластических веществ. В последующем эти представления Клебса были опровергнуты. В частности, было показано (Munneke, 1937), что у короткодневных растений в условиях короткого дня величина отношения C/N снижается вследствие повышения содержания азота. Как уже указывалось ранее, М. Х. Чайлахян (1942 и др.) на основании своих опытов пришел к заключению, что у многих растений высокие нормы азота в питательной среде не задерживают, а иногда даже ускоряют зацветание. В результате этих исследований было ясно, что хотя величина отношения C/N закономерно увеличивается с возрастом, но пере-

ход к цветению не всегда одинаково сказывается на этом показателе.

Известно, что яровизация сопровождается окислительными превращениями. Так, показано (Бассарская, 1934), что при яровизации изменяются окислительно-восстановительные условия в тканях зародыша; А. А. Рихтер, В. А. Ранцан и М. З. Пеккер (1933) наблюдали сдвиг изоэлектрической точки белков в кислую сторону, что указывает на какие-то качественные изменения в белковом комплексе; после яровизации имеет место повышение активности некоторых окислительных ферментов (Демковский, 1932).

Позже Н. М. Сисакян и И. И. Филиппович (1953) также показали, что после яровизации значительно возрастает активность окислительных ферментов. Согласно их данным, к концу яровизации активность дегидрогеназ янтарной и лимонной кислот увеличивается в 3—3,5 раза; дегидрогеназа яблочной кислоты активизируется только на тринадцатый день яровизации, затем ее активность постепенно увеличивается, достигая максимума в последние дни яровизации.

При изучении особенности азотного обмена при яровизации были обнаружены значительные изменения в содержании и свойствах белковых веществ, а также в синтетической активности тканей (Коновалов, 1937 и др.).

В. Г. Конарев (1954) показал, что яровизация приводит к заметным изменениям содержания нуклеопротеидов и нуклеиновых кислот, при этом особенно сильно увеличивается содержание РНК.

Недавно Дж. Нитсан (Nitsan, 1962) сообщил интересные данные, полученные в исследованиях над изменениями обмена веществ при яровизации зерна озимой Петкусской ржи. Было обнаружено, что в яровизированном зерне — в зародышах и затем в проростках — появляется какое-то крупномолекулярное вещество, совершенно отсутствующее в неяровизированном зерне. Электрофоретически это вещество оказалось совершенно гомогенным. При перенесении зерна после яровизации при пониженных температурах в условия более высокой температуры наблюдалось исчезновение или сильное уменьшение содержания этого компонента, и это каждый раз влекло за собой утрату или сильное ослабление способности развития стебля, приобретаемой при яровизации.

Показано, что метаболические изменения при яровизации совершаются в делящихся клетках меристемы зародыша или точки роста молодого растения (Wellensiek, 1962); отсутствие меристематической активности снимает возможность осуществления яровизации.

Для световой стадии также характерны некоторые особенности изменений обмена. На этом этапе обычно наблюдается сдвиг в направлении относительного усиления восстанови-

тельных процессов. Шульце (1932) обнаружил появление в листьях перед цветением заметного количества восстановительных агентов, служащих активаторами протеолиза, оказавшихся сульфгидрильными производными. В наших опытах многократно наблюдалось, что на первых этапах развития и до цветения происходит постепенное повышение восстановительной активности тканей листьев. Показано (Лужнова, 1954), что сдвиг в сторону восстановления происходит в период световой стадии и зависит от того, насколько длина дня отвечает адаптации данной формы: у овса восстановительная активность сильнее повышалась в условиях длинного (московского) дня, а у проса — на коротком дне (10 ч). Изменения восстановительной активности листьев в онтогенезе дают одновершинную кривую с максимумом около цветения. Максимальная восстановительная активность листьев кок-сагыза в наших опытах также наблюдалась перед зацветанием. У многих других растений неизменно отмечалось, что при условиях, благоприятных для цветения, происходит более сильно выраженное возрастание уровня восстановленности, и сдвиг имеет место в период световой стадии, т. е. в период, когда растения обладают фотопериодической чувствительностью.

Н. П. Красинский с сотрудниками (1955) обнаружил, что переход к цветению связан с понижением окислительно-восстановительного потенциала и коэффициента анаэробности (гН) (табл. 33).

Таблица 33

Влияние интенсивности света на величину окислительно-восстановительного потенциала (ЕН) и на гН листьев в разное время развития растений (по Красинскому с сотр., 1955)

Растение	Дата определения	Нормальное освещение		Затенение	
		ЕН, мВ	гН	ЕН, мВ	гН
Редис	2/VII	+287	22,7	+332	23,9
	19/VII	+213	20,6	+293	23,7
	5/VIII	+220	21,1	+337	25,1
	11/VIII	+208	20,2	+329	24,5
Огурцы	5/VII	+213	24,6	+298	27,2
	19/VII	+163	21,5	+205	23,8
	26/VII	+150	21,2	+229	25,0
Просо	30/VII	+336	24,2	+401	26,7
	14/VII	+298	23,9	+359	26,2
	16/VII	+289	23,4	+355	25,9

В условиях затенения задержке цветения в опытах Красинского соответствовало заметное повышение окислительно-восстановительного потенциала листьев, который не снижался по мере развития растений, в то время как у нормально освещенных растений наблюдалось большей частью значительное понижение этих показателей, что было связано с переходом к цветению. Понижению потенциала по мере приближения к цветению соответствовало повышение «редуцирующей силы» и содержания восстановленной аскорбиновой кислоты.

Красиянский и сотрудники объясняют это понижение окислительного потенциала при приближении растений к цветению возрастными изменениями — старением тканей. Однако с таким объяснением трудно согласиться, так как после цветения вновь наблюдается падение восстановительной активности и повышение окислительного потенциала (Туркова, 1955 и др.). С возрастом листьев восстановительная активность обычно снижается (табл. 34). Поэтому наблюдаемое перед цветением повышение восстановительной активности никак нельзя считать следствием старения.

Таблица 34

Изменения окислительно-восстановительных условий в тканях листьев семян дуба при старении. Сеянцы 1-го года жизни

Даты взятия проб	CO ₂ /O ₂ побеги		Побеги 1-го порядка, восстанови- тельная активность нода 0,01 н. мл	Сумма органических кислот, мг-эка	Отношение сахара сахароза
	1-го порядка	2-го порядка			
23/VI	—	—	—	4,14	0,65
25/VI	1,00	—	320	—	—
11/VII	0,91	—	283	—	—
17/VII	—	—	—	6,51	0,53
2/VIII	0,93	0,96	204	—	—
21/VIII	0,88	0,89	246	—	—
11/IX	—	—	—	13,07	0,16

Дифференциации конуса нарастания у риса предшествует заметное понижение окислительно-восстановительного потенциала тканей (Ерыгин и Алешин, 1959); у хлопчатника прохождение световой стадии связано с постепенным возрастанием восстановительной активности листьев (Назирова, 1957).

А. Н. Бугакова (1955), изучая метаболизм серы у сои, выращиваемой при разной длине дня, показала, что общее содержание серы и содержание белковой серы большей частью заметно выше в условиях короткого дня, т. е. при режиме освещения, соответствующем адаптации вида и более благоприятном для раннего цветения, тогда как процент от общего содержания сульфатной серы, т. е. фракции окисленной, большей частью выше при длинном дне (табл. 35).

Содержание разных фракций серы в корнях и листьях сои при разной длине дня в фазу трех тройчатых листьев (мг серы на 100 г воздушно-сухого вещества) (по Бугаковой)

Часть растений	Вариант*	Фракции серы			
		белковая	сульфатная	общая	% сульфатной от общей
Корни	К	106,4	442,8	604,1	73,8
	Д	103,0	453,1	566,4	80,0
Нижний лист	К	68,7	153,4	248,9	61,6
	Д	73,2	125,9	253,4	49,8
Первый тройчатый лист . .	К	114,1	113,3	300,8	37,4
	Д	101,8	196,7	290,0	67,8
Второй тройчатый лист . .	К	121,9	135,6	314,9	43,1
	Д	100,4	108,1	246,3	43,9
Третий тройчатый лист . .	К	138,7	95,6	328,7	29,1
	Д	128,1	106,4	278,5	38,1

* К — короткий день, Д — длинный день.

При старении растительных тканей наблюдается иная картина: по мере старения листьев увеличивается содержание в них сульфатов и уменьшается содержание серы белков и небелковой органической, сульфгидрильных соединений и др. (табл. 36). (Mothes, 1939).

Таблица 36

Содержание разных форм серы в листьях в зависимости от яруса (мг серы на 100 г сырого веса листьев) (по Мотесу)

Растение	Ярус листа снизу	Сульфатная	Белковая	Небелковая органическая	Общая
Табак	1	112,5	22,6	18,3	153,4
	2	95,6	21,5	17,4	134,4
	3	63,3	24,3	21,7	114,3
	4	50,0	22,8	20,6	93,4
	5	42,4	28,5	23,5	94,4
	6	42,8	32,4	27,6	102,8
Фасоль	1	41,9	16,2	18,2	76,3
	2	30,0	14,4	20,1	65,0
	3	24,1	21,5	20,1	65,5
	4	16,8	24,2	23,5	74,5

У активно растущих побегов по сравнению с побегами, рост которых был прекращен, также наблюдалось значительно большее содержание восстановленных форм серы.

При переходе к цветению одновременно с повышением вос-

Общее содержание органических кислот в разные периоды развития растений

Растение	Даты взятия проб и фаза развития	Сумма кислот, мг % на сухой вес
Просо	12/VI	49,5
	29/VI	52,3
	3/VII трубкавание	43,2
	20/VII выметывание	23,5
Овес	12/VI	35,9
	3/VII выметывание	17,9
	20/VII	17,0
	24/VIII	24,8
Фасоль	12/VI	49,3
	3/VII бутонизация	33,8
	11/VII цветение	38,2
	27/VII	39,3

становительной активности листьев наблюдается уменьшение общего содержания в них органических кислот (табл. 37).

И. И. Гунар и Е. Е. Крастина (1952) не обнаружили различий в продуктах фотосинтеза в зависимости от прохождения световой стадии. Однако у картофеля на ранних фазах развития — до цветения — происходит постепенное уменьшение включения C^{14} во фракции органических кислот и аминокислот, что бывает сильнее выражено при длине дня, благоприятной для развития (Мокронос, Логвина, 1962).

Содержание нитратов обычно значительно уменьшается по мере приближения к цветению, хотя для стареющих тканей характерно более высокое их содержание, чем для молодых, в меристемах нитраты обычно совсем не обнаруживаются (Церлинг, 1962).

Перед цветением обнаруживается большее относительное содержание углерода в листьях верхних ярусов и увеличивается разница между его содержанием в верхних и нижних листьях (Туркова, 1955).

Следует заметить, что изменения окислительно-восстановительных условий в зависимости от яруса листа и побега не следуют одновершинной кривой возрастных изменений. Изменения окислительного режима листьев от основания к верхушке побега имеют ярко выраженный полярный характер: преобладание восстановительных процессов большей частью закономерно возрастает по направлению к верхушке побега, что сильнее проявляется при переходе к цветению (Добрунов,

Кислотность листьев молодила разного яруса (на 100 г сырого вещества)
(по Беннет Кларку)

Положение листа	Титруемая кислотность		Нетитруемая кислотность	
	утро	вечер	утро	вечер
Первый (верхний)	3,6	4,4	5,0	7,4
Четвертый	7,4	3,8	7,4	8,2
Шестой	5,4	2,6	14,4	14,4
Восьмой	6,0	2,0	15,4	14,4
Десятый	8,8	2,0	22,6	24,2
Двенадцатый (нижний)	7,5	1,8	31,4	30,4

1956). Следует напомнить, что изменения с ярусом анатомических признаков ксероморфности также имеют полярный характер.

С возрастом же листьев содержание в них органических кислот возрастает: особенно заметно увеличивается нетитруемая кислотность (Беннет-Кларк, 1938).

Значительно снижается при старении тканей содержание в них аскорбиновой кислоты. Так, при росте клеток корня максимальное содержание (на одну клетку) наблюдается перед фазой растяжения клеток, а затем постепенно уменьшается (Reid, 1938). В листьях содержание аскорбиновой кислоты закономерно падает по мере старения (Рубин и др., 1939; Туркова, 1940, 1945; Львов и др., 1945 и др.). Однако при подготовке к цветению в листьях, особенно верхних, содержание аскорбиновой кислоты возрастает (Туркова, 1955; Лужнова, 1954; Красинский и др., 1955 и др.).

От прорастания до цветения у растений, по-видимому, происходит постепенное нарастание интенсивности дыхания. При условиях режима освещения (длины дня), благоприятных для перехода к цветению, обычно наблюдается более быстрое и значительное усиление дыхания, чем при условиях, приводящих к запаздыванию зацветания. Например, было обнаружено (Катунский, 1939), что при выдерживании растений разных фотопериодических групп в условиях различной длины дня у них наблюдаются характерные различия в интенсивности дыхания; у короткодневного растения (периллы) на длинном дне дыхание значительно менее интенсивно, чем на коротком, тогда как у овса, относящегося к длиннодневным растениям, наблюдается обратное соотношение: дыхание почти вдвое интенсивнее на длинном дне.

По мере приближения к цветению обычно наблюдается заметное увеличение дыхательного коэффициента листьев (табл. 39), что соответствует падению содержания суммы органических кислот.

**Интенсивность дыхания и дыхательный коэффициент листьев
в разные периоды развития растений**

Растение	Фаза развития	мг CO ₂ за 1 ч на 100 г сухого вещества	CO ₂ /O ₂
Фасоль	2 яруса листьев	49,7	0,83
	начало бутонизации	60,4	1,11
	цветение	97,6	1,01
Конские бобы	3 яруса листьев	63,2	0,91
	8 листьев	50,3	0,91
	цветение	72,7	1,08
Просо	2 листа	29,1	0,81
	кущение	29,5	0,87
	выход в трубку	95,0	0,98

Уменьшение содержания аскорбиновой кислоты и сульфгидрильных производных приводит к общему понижению нодредуцирующей активности листьев по мере их старения (Туркова, 1945 и др.). Выше мы уже приводили данные изменения окислительно-восстановительных условий в листьях сеянцев дуба в первый год жизни (см. табл. 34). В течение лета наблюдается постепенное снижение восстановительной активности, уменьшение величины отношения редуцирующих сахаров к сахарозе, заметное уменьшение дыхательного коэффициента и увеличение содержания суммы органических кислот. Листья молодых сеянцев являются более удобным объектом, так как наблюдения над возрастными изменениями у однолетних растений усложняются сдвигами в обмене, обусловливаемыми подготовкой к цветению.

Таким образом, старение тканей растений связано с постепенным окислением, с инактивацией активных восстановителей. Эта инактивация может осуществляться разными путями: окислением восстановленных соединений, ослаблением или прекращением их синтеза, их распадом, миграцией из стареющих тканей в точки роста, развивающиеся плоды, семена или другие запасающие органы, удалением восстановителей из сферы активного обмена веществ путем использования их в синтезе мало подвижных и физиологически менее активных веществ, подобно тому как в тканях каучуконосных растений с возрастом увеличивается содержание сильно полимеризованного каучука.

Часто старение вегетативных тканей сопровождается одновременным развитием репродуктивных органов, куда идет усиленный отток веществ из листьев, способствующий обеднению их активными метаболитами; у многих растений проис-

ходит также отток веществ из стареющих листьев в запасящие ткани корней или подземных побегов (клубней, луковиц, корневищ).

Давно отмечено, что с возрастом изменяется соотношение активности отдельных дыхательных систем в листьях и других органах (March a. Goddard, 1939; Сисакян и Рубин, 1944; Михлин и Колесников, 1947 и др.).

Обнаруживаются и изменения дыхательных систем, связанные с переходом к цветению.

По мере приближения к цветению у растений длинного дня наблюдается увеличение доли подавляемых азидом оксидаз, главным образом — цитохромоксидазы, и уменьшение остаточного дыхания, что говорит об относительном активировании флавиновых оксидаз. М. Х. Чайлахян и Н. П. Аксёнова (1959), изучавшие связь между фотопериодизмом и дыханием, наблюдали у длиннопдневного растения рудбекии в условиях длинного дня постепенное возрастание активности металлосодержащих оксидаз и уменьшение остаточного дыхания, тогда как на коротком дне остаточное дыхание сильно возрастало. Ими же обнаружено, что у короткодневных видов (периллы и др.) индукция коротким днем приводит к усилению остаточного дыхания. Согласно этим данным, продолжительность дневного освещения на соотношение активности подавляемого азидом и остаточного дыхания действует одинаково на растения разных фотопериодических групп: длительная темнота активирует остаточное дыхание, а длительное освещение приводит к усилению дыхания, ингибируемого азидом натрия. Следовательно, во время фотопериодической реакции у растений разных фотопериодических групп активируются разные системы дыхательных ферментов, хотя обычно у всех растений при условиях, благоприятных для раннего цветения, наблюдается повышение интенсивности дыхания.

Н. П. Аксёнова (1963) пришла к выводу, что фотопериодическое воздействие связано с использованием энергии дыхания и с деятельностью оксидазных систем; при неблагоприятном фотопериоде это звено дыхательного процесса наиболее сильно изменяется. В этих исследованиях обнаружено отсутствие прямой связи фотопериодизма с циклом Кребса и слабая связь с гликолизом.

Тейн (Thein, 1957), ежедневно наблюдая за анатомическими и гистохимическими изменениями в верхушках побегов *Xanthium* при воздействии коротким днем, обнаружил через 2—3 дня индукции увеличение активности дегидрогеназ (обработка 2,3,5-трифенилтетразолиумхлоридом). Различия в активности дегидрогеназ между растениями, получившими короткий день, и контрольными (на длинном дне) сохранялись в течение первых 10 дней индукции, и в это время почти полностью развились бутоны.

Имеются наблюдения (Gregory, Spear a. Thimann, 1954), что у короткодневного растения *Kalanchoe blossfeldiana* каждое воздействие коротким днем (до известного предела) усиливает способность листьев к темновой фиксации CO_2 , и при последующем освещении происходит выделение листьями CO_2 , также усиливающееся по мере выдерживания растений на коротком дне. Однако подобное изменение метаболизма CO_2 в зависимости от режима освещения наблюдается не у всех короткодневных форм.

По М. И. Лужновой (1954), растения короткого дня отличаются от длиннодневных видов более высоким содержанием органических кислот в листьях, что, возможно, связано с их повышенной способностью к темновой фиксации CO_2 .

По-видимому, одним из необходимых условий перехода растений к цветению является накопление вблизи точек роста побега нуклеиновых кислот и их предшественников, так как в половых клетках и затем в зародышах семян содержится большое количество нуклеопротеидов. Неудивительно, что в период подготовки к цветению, т. е. во время световой стадии и несколько дальше, иногда вплоть до самого цветения, в верхушках стеблей наблюдается возрастание содержания нуклеиновых кислот. Чем более благоприятны условия выращивания растений для зацветания, чем больше они соответствуют адаптации вида, в частности в отношении фотопериода, тем раньше достигается максимум содержания нуклеиновых кислот вблизи точек роста. И в листьях содержание нуклеиновых кислот изменяется в процессе развития чаще всего по возрастной кривой с вершиной около цветения (Туркова и Жданова, 1957, 1959 и др.).

Условия, тормозящие развитие цветочных зачатков, обычно вызывают снижение содержания нуклеиновых кислот в тканях побега. Подобным образом действуют недостаток света, избыток азота, обработка высокими концентрациями ауксинов, восстановительными агентами и т. д. Большей частью при этом сильнее выражено понижение относительного содержания ДНК, чем РНК, что, по-видимому, связано с большим или меньшим ослаблением апикальной меристемы, активность которой необходима для развития цветочных зачатков.

Роль нуклеинового обмена при подготовке к цветению подтверждена многими работами, в частности опытами с торможением зацветания антиметаболитами нуклеинового обмена (Salisbury a. Bonner, 1960; Bonner a. Zeevaart, 1962 и др.).

Повышение содержания нуклеиновых кислот в листьях и побегах короткодневных растений на коротком дне сопровождается заметным угнетением роста. Например, в наших опытах при выдерживании сои (сорт Китайская мелкозерная) при разной длине дня наблюдалось значительное увеличение относительного содержания РНК в листьях, особенно тех яру-

сов, которые развивались уже в условиях короткого дня (табл. 40), тогда как рост самих листьев заметно тормозился. Это указывает на то, что воздействие коротким днем на короткодневные формы приводит к изменению не только количе-

Таблица 40

Содержание РНК и площадь поверхности листьев сои разного яруса при различной длине дня

Даты определения	Ярусы листьев	Содержание РНК, мг/100 г сухого вещества		Площадь поверхности листа, см ²	
		К*	Д**	К	Д
13/VII	1	—	195	—	17,5
	2	—	245	—	23,1
13/VII	3	205	220	—	—
	4	250	265	—	—
21/VII	2	240	210	26,7	29,8
	3	305	275	29,3	34,4
	4	270	210	53,1	62,8
	5	365	265	63,2	71,7
28/VII	3	240	245	46,6	46,0
	4	250	130	61,4	67,4
	5	290	140	66,0	77,8
	6	210	175	53,9	103,7
4/VIII	4	105	80	61,3	68,1
	5	105	115	64,6	83,2
	6	150	120	56,7	101,5
	7	165	150	20,2	108,2
17/VIII	6	125	89	57,3	—
	7	170	110	35,4	108,5
	8	—	180	—	76,3
25/VIII	7	140	115	45,3	104,3
	8	—	160	—	79,0
	9	—	185	—	74,7

*. Вариант К — растения были на коротком дне с 3/VII по 21/VII, бутонизация — 25/VII.

** Вариант Д — все время на длинном дне, бутонизация 17/VIII.

ственного содержания РНК, но и ее роли в синтетических процессах и росте вегетативных органов.

Гесс (Hess, 1961) пришел к заключению что зацветание растений зависит от особой формы РНК, специфичной для цветения. Специфичная для цветения РНК, как он считает, отличается по нуклеотидному составу: отношение гуанин/аденин несколько иное, чем в РНК, участвующей в морфогенезе вегетативных органов. У растений в фазе развития репродуктивных органов по сравнению с растениями, находящимися еще в вегетативном состоянии вследствие несоответствующего фотопериодического режима, также наблюдались подобные отличия нуклеотидного состава. Кроме того, по данным Гесса, РНК, связанная с индукцией цветения, характеризуется более высокой метаболической активностью, судя по скорости включения P^{32} . Однако едва ли изменение скорости включения фосфора может доказывать наличие совершенно особой специфичной для цветения формы РНК.

Одним из доказательств существования специфичной для цветения формы РНК Гесс считает то обстоятельство, что тиоурацил и этионин способны блокировать развитие цветочных зачатков без всякого угнетения роста вегетативных органов. Он полагает, что такое избирательное действие этих ингибиторов цветения может объясняться существованием особого специфичного белка, участвующего в индукции цветения, так как этионин может включаться в белковые вещества.

М. Х. Чайлахян с сотрудниками (1961) показал, что цветение изолированных верхушек периллы в условиях неблагоприятной длины дня можно вызвать введением кинетина, что дало авторам основание считать, что компоненты нуклеиновых кислот, в частности производные пурина и пиримидина, чрезвычайно важны для развития цветочных зачатков. Этот вывод согласуется с данными по влиянию длины дня на нуклеиновый обмен растений.

Так, в опытах Боннера и Зееварта (Bonner a. Zeevaart, 1962), изучавших роль синтеза РНК в развитии цветочных зачатков, влияние фотопериодического воздействия снималось введением 5-флуороурацила (5-ФУ). Если меченым 5-ФУ обрабатывались листья дурнишника в начале темного периода, то после 16 ч пребывания растений в темноте метка обнаруживалась в верхушечной почке. Перемещение значительных количеств этого вещества в обратном направлении, т. е. из верхушечной почки к листьям, не наблюдалось. Отсюда авторы делают вывод, что ингибирование этим агентом фотопериодической индукции осуществляется в самой апикальной почке. Предполагается, что 5-ФУ, включаясь в РНК почки, создает там некоторое количество аномальной РНК, не способной к нормальному функционированию. Оказалось, что одновременное введение предшественника урацила, оротовой

кислоты, уменьшает включение 5-ФУ в РНК. При введении 5-ФУ угнетается также синтез ДНК. Наибольшее ингибирование цветения 5-ФУ наблюдалось при введении его в начале индуктивного периода темноты. Если оротовая кислота вводилась спустя 8 ч после введения 5-ФУ, то устранения ингибирования не наблюдалось совсем или оно проявлялось слабо.

Авторы приходят к выводу, что процессы индукции в апикальной почке в начале каждого периода индукции темноты начинаются заново, так как применение 5-ФУ приводит к угнетению фотопериодического воздействия даже в том случае, когда он вводился в начале короткой восьмичасовой ночи, чему предшествовало освещение в течение 16 ч. При таких условиях ингибирование снималось оротовой кислотой только в том случае, если она вводилась в конце короткого темного периода.

По данным Боннера и Зееварта, скорость синтеза ДНК в верхушке для самого «акта индукции» не имеет существенного значения, в то время как синтез РНК должен быть достаточно интенсивным. Основанием для такого заключения послужил опыт, где ингибирование зацветания введением специфического ингибитора ДНК 5-флуорозеозоксиуридина (5-ФДУ) полностью снималось введением тимидина, даже в том случае, если последний вводился в конце индукционного периода темноты.

Однако для реализации фотопериодической индукции уже в развитии цветочных зачатков роль достаточно интенсивного синтеза ДНК, по-видимому, очень велика. Это показывают опыты с задержкой зацветания при введении дыхательных ядов и повышенных концентраций ИУК: в период задержки цветения в верхушке побега обычно наблюдается более сильное снижение содержания ДНК, чем РНК, а после повышения ДНК до уровня контроля обычно наблюдалось зацветание (Туркова и Жданова, 1959).

Показано (Zeevaart, 1962) значение репродуцирования ДНК в апикальной меристеме для развития цветочных зачатков после фотопериодической индукции. Опыты проводились с японской ипомеей (*Pharbitis nil*), для цветения которой достаточно одного 16-часового периода темноты при 25°С. Оказалось, что 5-ФУ полностью подавляет цветение этого растения при введении как в ткани семядолей, так и в почечку, но одни и те же концентрации действуют сильнее при введении в почечку. Опыты с меченым ингибитором показали, что он способен быстро передвигаться из семядолей в почечку, но не в обратном направлении, откуда делается вывод, что ингибирующее действие этого вещества осуществляется в точке роста. 5-ФДУ оказался примерно в 1000 раз эффективнее, чем 5-ФУ. Оба эти вещества ингибируют цветение, если вводятся после окончания индуктивного периода темноты.

Ингибирующее цветение действие обоих этих агентов полностью снимается лишь после введения одновременно с ингибитором тимидина, тимидиловой кислоты, дезоксиуридина, дезоксицитидина и 5-метилдезоксицитидина. Это показывает, что оба изучаемых ингибитора задерживают цветение за счет создания дефицита тимидиловой кислоты, влекущего за собой подавление синтеза ДНК. Микроскопическое изучение точек роста показало, что 5-ФДУ полностью блокирует деление клеток в апикальной меристеме и в субапикальной зоне в течение более суток (но меньше 48 ч) после введения ингибитора в почечку.

Таблица 41

Способность различных предшественников нуклеиновых кислот снимать угнетение цветочных зачатков ипомеи, вызываемое 5-ФУ (по Zeevaart, 1962)

Применяемое вещество	% растений с цветочными зачатками	% растений с терминальными почками	Среднее число цветочных почек
Контроль (без 5-ФУ)	100	109	6,6
Вода	6	6	0,2
Тимин	0	0	0
Тимидин	100	100	5,5
Тимидиловая кислота	100	100	6,3
Уридин	6	6	0,2
Дезоксиуридин	94	94	6,4
Цитидин	12	6	0,5
Дезоксицитидин	94	94	5,5
5-метилдезоксицитидин	100	100	5,9

Данные табл. 41 показывают высокую эффективность компонентов ДНК в снятии угнетающего действия 5-ФУ на цветочные зачатки.

В табл. 42 приведены данные опытов Зееварта по учету действия 5-ФДУ на активность митозов в верхушках побегов молодых растений ипомеи. Растениям 0,01 мл раствора 5-ФДУ вводилась перед 16-часовым периодом темноты, при 27° С. Верхушки фиксировали через 24 и 48 ч после обработки.

Приведенные данные ясно показывают угнетающее действие 5-ФДУ на митозы в течение суток; после повышенных концентраций угнетение митозов сохранялось и через 48 ч.

Следовательно, агенты, угнетающие деление клеток в верхушке побега через торможение синтеза ДНК, препятствуют реализации фотопериодического воздействия в точке роста, задерживают развитие цветочных зачатков, для которого необходимо интенсивное деление клеток апикальной меристемы.

Имеются интересные данные, характеризующие особенности фосфорного обмена растений на отдельных этапах разви-

Влияние 5-ФДУ на митозы в верхушке побега ипомеи
(по Zeevaart, 1962)

Обработка	Число митотических фигур на 64 мк ткани			
	апикаль- ная зона	субапи- кальная зона	прокамбий	боковые почки
Через 24 ч				
Вода	21	63	98	24
2·10 ⁻⁶ М 5-ФДУ	2	1	7	3
2·10 ⁻⁶ М 5-ФЦУ	1	0	4	2
Через 48 ч				
Вода	29	94	173	30
2·10 ⁻⁶ М 5-ФДУ	29	32	95	27
5·10 ⁻⁶ М 5-ФДУ	1	6	29	11

тия. Показано (Рачинский и др., 1954), что у пшеницы во время выхода в трубку поступление фосфора (P^{32}) начинает усиливаться с переходом к световой стадии и достигает максимальной интенсивности во время выхода в трубку, после чего постепенно замедляется. Сильно выраженная зависимость фосфорного обмена от интенсивности света наблюдается в конце фазы выхода в трубку и во время колошения.

Подробное изучение фосфорного обмена на разных стадиях развития яровой пшеницы проведено Л. Н. Казанской (1960). Согласно представлениям В. А. Новикова (см. выше), после световой стадии у цветковых растений существует третья стадия, которой соответствует состояние конуса нарастания от появления тетрады пыльцы до развития половых клеток, а также четвертая стадия, включающая развитие половых клеток. Как показывают данные, приведенные в табл. 43, процент минерального фосфора от общего, с момента начала световой стадии, снижается и остается пониженным до конца третьей стадии, после чего вновь возрастает. Величина суммы органических соединений фосфора изменяется в обратном направлении, будучи наиболее высокой на световой и третьей стадиях, она затем снижается. Фосфор нуклеопротеидов относительно возрастает во время световой стадии, наибольший процент нуклеопротеидного фосфора от общего обнаруживается в конце световой и на третьей стадии, после чего резко снижается. В соответствии с характером изменения восстановительной активности тканей период от начала световой стадии до образования половых клеток цветков характеризуется возрастанием способности тканей к синтезу органических соединений фосфора, в частности к синтезу нуклеиновых кислот и нуклеопротеидов.

Сопоставляя характер изменений окислительно-восстановительного режима тканей побегов и содержания нуклеино-

Таблица 43

Динамика фосфорных соединений в онтогенезе яровой пшеницы (в мг Р на 1 г сухого вещества и % к общему фосфору) (по Казанской, 1960)

Пробы	Дата взятия проб	Стадия растения	Общий фосфор	Минеральный фосфор		Сумма органических соединений		Органический кислотно-растворимый Р		Фосфатиды		Нуклеопро-теиды	
				мг	%	мг	%	мг	%	мг	%	мг	%
1	16/VI	Стадия яровизации	9,4	5,03	53,4	4,37	46,5	1,9	20,2	0,41	4,3	2,06	21,9
2	19/VI	Стадия яровизации	9,46	4,98	52,0	5,63	47,8	1,75	18,3	0,42	4,4	2,36	24,8
3	24/VI	Начало световой стадии	7,5	3,14	42,0	4,36	58,0	1,88	25,0	0,48	6,4	2,0	26,6
4	28/VI	Середина световой стадии	7,65	3,32	43,6	4,33	56,4	2,07	26,8	0,58	7,6	1,68	22,1
5	1/VII	Конец световой стадии	5,5	2,03	37,0	3,47	63,0	1,1	20,0	0,70	12,7	1,67	30,3
6	4/VII	Начало 3-й стадии	5,2	2,34	45,0	2,89	55,0	0,75	14,3	0,71	13,5	1,43	27,3
7	8/VII	Середина 3-й стадии	4,33	1,66	38,9	2,67	61,4	0,50	11,6	0,68	15,8	1,49	34,0
8	12/VII	Конец 3-й стадии	4,3	1,79	41,0	2,51	59,0	0,52	12,1	0,67	15,6	1,32	30,3
9	17/VII	Начало 4-й стадии	4,5	2,21	49,1	2,29	50,9	0,48	10,7	0,57	12,6	1,24	27,4
10	21/VII	Середина 4-й стадии	4,62	2,74	59,5	1,88	40,6	0,33	7,2	0,54	11,7	1,01	20,6
11	30/VII	Начало цветения	5,36	3,49	64,8	1,87	34,8	0,66	12,2	0,48	8,9	0,73	13,5
12	4/VIII	Цветение	5,77	3,73	64,3	1,04	34,9	0,70	12,0	0,44	7,5	0,90	15,6

вых кислот, нетрудно видеть, что в период повышения уровня восстановленности (от начала световой стадии до цветения) происходит возрастание содержания нуклеиновых кислот. Это совпадение легко объяснимо. Накопление нуклеиновых кислот несомненно требует больших затрат энергии, так как в них содержится много макроэргических связей и, следовательно, оно может происходить только при высоком энергетическом уровне. Смайл и Кротков (Smillie a. Krotkov, 1959) считают, что по содержанию РНК в тканях растений можно судить об активности важнейших метаболических процессов, об активности процессов фосфорилирования — фотосинтетического и окислительного.

Все условия, неблагоприятные для запасаания энергии макроэргов для осуществления фотосинтетического и окислительного фосфорилирования (недостаток света, фосфора, действие ингибиторов дыхания, восстановителей, повышенные дозы ауксинов), приводят к уменьшению содержания нуклеиновых кислот и вызывают запоздание цветения (Туркова и др., 1955, 1959 и др.). После обработки слабым раствором гидрохинона цветение в наших опытах задерживалось на 20—30 дней.

Швабе (Schwabe, 1956) и Гэтридж (Guttridge, 1959) выделили ингибиторы цветения; природа этих ингибиторов пока не выяснена. Накопление этих ингибиторов, как полагают авторы, связано с неблагоприятными условиями режима освещения. Возможно, что одним из способов внутренней регуляции процессов развития является адаптивный синтез при неблагоприятных условиях (не свойственных развитию данного вида) веществ, способных тормозить развитие цветочных зачатков. Подобными ингибиторами могут, например, служить антимиотические агенты.

По поводу действия на зацветание дыхательных ядов и временного анаэробноза имеются довольно противоречивые данные: в некоторых опытах наблюдается задержка цветения, в других — даже некоторое ускорение. Эти различия объясняются, по-видимому, неодинаковой реакцией отдельных видов, а также разным действием указанных факторов при различных внешних условиях и неодинаковом состоянии растений в отношении подготовки к цветению.

Таким образом, в период от прорастания и до цветения однолетнего цветкового растения наблюдается восходящая кривая возрастных изменений биохимизма тканей: происходит постепенное повышение уровня восстановленности, что указывает на повышение энергетического уровня, чему соответствует увеличение доли органических форм фосфора и повышение содержания нуклеиновых кислот. При нормальном ходе развития в период от прорастания до цветения в растении в целом, в его растущих частях еще не наблюдается биохимических признаков старения, которые начинают прояв-

латься обычно только после цветения. Период световой стадии является как бы переломным моментом и характеризуется усилением энергетических процессов. Для этого этапа онтогенеза особое значение имеет режим освещения, что вполне отвечает особенностям метаболизма. Энергетический подъем, проявляющийся на световой стадии, завершается на последующих этапах и заканчивается формированием органов цветка.

Период формирования органов цветка и половых клеток характеризуется чрезвычайной чувствительностью растений к неблагоприятным внешним условиям, почему получил название «критического»: на этом этапе развития у зерновых злаков, например, наиболее опасно недостаточное водоснабжение, приводящее к угнетению развития репродуктивных органов, угнетающе действует также и сниженная интенсивность света (Новиков и др., 1950); в этот же период развития, по-видимому, особенно сильно сказывается недостаток питательных веществ (подробнее этот вопрос рассматривается в другом разделе).

После цветения для большинства монокарпических растений начинается нисходящая ветвь возрастной кривой, что в метаболизме тканей проявляется в постепенном снижении уровня восстановленности, снижении относительного содержания органических форм фосфора и серы, а также содержания нуклеиновых кислот в вегетативных органах и в повышении относительного содержания неорганического фосфора, сульфатов, органических кислот и т. п. Наблюдаются также характерные для стареющих тканей изменения свойств белковых веществ, снижается их водоудерживающая способность, изменяются физические свойства плазмы, постепенно падает активность ферментов.

Что касается многолетних растений, то пока еще очень мало известно об изменениях обмена веществ, происходящих на отдельных этапах их развития.

Д. А. Сабинин (1957), как и ряд других исследователей, считал, что ритмы роста у древесных растений обусловлены чередованием накопления и траты нуклеиновых кислот. Работы Ю. Л. Цельникер (1950, 1963) показали, что периодичность роста и плодоношения плодовых деревьев зависит от ритмов накопления в почках нуклеиновых кислот.

П. А. Генкель (1948), Е. З. Окнина (1959), Н. А. Сатарова (1958) и другие исследователи считают, что для состояния относительного покоя растений характерно накопление нуклеиновых кислот в меристемах, обуславливающее возможность последующего бурного роста. Согласно работам Генкеля с сотрудниками, помимо изменений нуклеинового обмена в клетках покоящихся тканей наблюдается еще целый ряд физиологических особенностей: обособление протоплазмы, образо-

вание уплотненных липоидных слоев, увеличение вязкости протоплазмы. Эти изменения, связанные с временным прекращением роста, помогают переживанию в неблагоприятных внешних условиях, способствуя повышению холодостойкости, а иногда — помогая переносить засушливый период без утраты жизнеспособности основных центров роста.

Роль эндогенных ритмов и некоторых пигментных систем в подготовке к цветению

Многие физиологические процессы у растений проходят ритмично, в частности в изменениях ряда функций наблюдается довольно правильная суточная периодичность. Хотя такие суточные ритмы физиологических процессов создаются, несомненно, под влиянием соответствующих изменений внешних условий, в первую очередь освещения и температуры, обычно даже после устранения этой смены действия внешних факторов определенный ритм физиологических процессов некоторое время сохраняется. Это послужило основанием для развития представлений о существовании эндогенных ритмов у живых организмов, наличии своеобразных «физиологических часов», создающих как бы чувство времени (Bünning, 1950; Brown, 1959; Hastings a. Sweeney, 1957; Бюннинг, 1961). Наличием эндогенных ритмов многие авторы объясняют периодические движения листьев у некоторых растений, а также явления фотопериодизма, считая, что, в частности, процессы, связанные с переходом к цветению под влиянием определенной длины дня, также обусловлены проявлениями эндогенных ритмов (Бюннинг, 1961; Wilkins, 1962 и др.).

Бюннинг развивает представления, согласно которым периодичность физиологических процессов связана с существованием двух фаз эндогенного ритма: светолюбивой («фотофильной») и темнолюбивой («скотофильной»). Он считает, что ритм освещения действует следующим образом: начало светового периода сопровождается включением циклического процесса, интенсивность которого достигает максимальной величины через несколько часов после начала освещения. Затем, примерно через 10—12 ч, происходит изменение качественного состояния каких-то реагирующих систем независимо от того, продолжается освещение или оно прекращено. Через несколько часов после этого переломного момента, т. е. примерно через 16—18 ч с момента начала освещения, циклический процесс переходит к другому крайнему состоянию (рис. 51). Если длительность дневного освещения превышает критическую величину, то создаются условия для эффекта длинного дня. Бюннинг считает, что физиологическое различие между группами растений длинного и короткого дня сводится к тому, что в течение второго полуцикла короткоднев-

ные растения являются скотофильными, а длиннодневные — фотофильными, почему те и другие особенно чувствительны к смене условий во время прохождения второго полуцикла. Для короткодневных видов освещение во время второго полуцикла создает угнетение тех процессов, которые индуцируют процессы, необходимые для развития цветочных зачатков.

Относительно природы физиологических процессов, создающих эндогенный ритм, связанный с фотопериодическим воздействием, известно еще очень мало. Последние годы в этом направлении ведутся исследования, пытающиеся с разных сторон осветить сущность отдельных фаз эндогенного ритма при фотопериодизме и причину разной реакции на длину дня растений разных фотопериодических групп.

У растений короткого дня, для которых в определенный период развития особенно большое значение имеет длительность периода темноты, естественно было предположить существенную роль ритма изменений интенсивности темновой фиксации CO_2 , способность к которой сильно выражена у многих толстянок, относящихся к короткодневным формам.

У короткодневного растения каланхое (*Kalanchoe blossfeldiana*) была обнаружена (Gregory et al., 1954) повышенная способность к темновой фиксации CO_2 ; с каждым полученным коротким днем у растений усиливалось поглощение CO_2 в темноте и все больше преобладало выделение CO_2 на свету. Если индуктивный период темноты прерывался кратковременным освещением, то способность к темновой фиксации углекислоты вновь падала до исходного уровня. Эти результаты заставили предполагать, что для короткодневных растений характерна способность к темновой фиксации CO_2 , прогрессивно возрастающая при воздействии коротким днем. Однако последующие исследования в этом направлении, в частности изучение метаболизма углекислоты при разном фотопериоде у растений короткого дня, не подтвердили широкого значения подменной закономерности поведения каланхое при индукции коротким днем. Оказалось, что далеко не все растения короткого дня ведут себя подобным образом. В других опытах (Ranson a. Thomas, 1960) с некоторыми суккулентными растениями наблюдалось, что в течение нескольких часов периода темноты скорость поглощения углекислоты остается у них

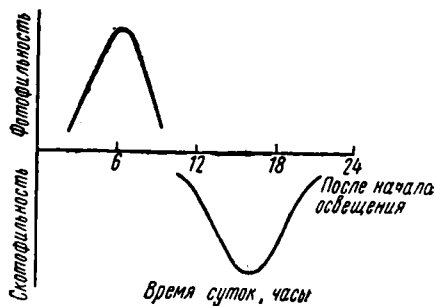


Рис. 51. Суточный цикл фотофильности и скотофильности каланхое (за нулевое время принято начало световой фазы)

постоянной. Обнаружены (Zabka et al., 1959) значительные различия в обмене веществ у разновидностей каланхое при воздействии коротким днем. У некоторых разновидностей, например *Kalanchoe Tom Thumb*, интенсивность темновой фиксации CO_2 оказалась независимой от фотопериодического режима и иногда была выше на длинном, чем на коротком, дне.

Однако даже у изолированных листьев многих толстянок, в частности у бриофиллум (Wilkins, 1962 и др.), наблюдается характерный суточный ритм связывания CO_2 , усиливающегося в ночные часы и падающего в дневные. Вилкинс провел обстоятельные исследования о влиянии условий освещения и температуры на ритм метаболизма углекислоты в изолированных листьях *Bryophyllum fedtschenkovi*. Суточный ритм выделения CO_2 у листьев сохранялся при их выдерживании в темноте при 26°C , а также при длительном удалении CO_2 из окружающего воздуха.

В ряде исследований (Bünning, 1950, 1958; Bünning a. Tazawa, 1957 и др.) изучалось влияние температурных условий на ритм движений листьев некоторых видов и на некоторые другие ритмы. Оказалось, что в пределах от 15 до 31°C колебания температуры не оказывают значительного влияния на ритмы изучаемых физиологических процессов.

По мнению некоторых физиологов, внутриклеточный механизм, регистрирующий время, состоит из нескольких сопряженно действующих осцилляторов, один из которых может быть чувствительным к свету, а другой — к изменениям температуры. Недавно показано (Warren a. Wilkins, 1961), что ритм выделения CO_2 у листьев *Bryophyllum fedtschenkovi* в основном, если не полностью, обуславливается периодичностью изменений механизма, фиксирующего CO_2 в темноте. В листьях *Bryophyllum* обнаружена (Wilkins, 1962 и др.) внутриклеточная осциллирующая система, чувствительная к свету и к температуре. Пока еще трудно решить, служит ли механизм, фиксирующий CO_2 , основой осциллирующей системы суточного ритма или же этот механизм сам пускается в ход сопряженной с ним другой осциллирующей системой.

Для листьев *Kalanchoe* (Oltmans, 1960) и *Bryophyllum* (Wilkins, 1962) показано, что длительность периода ровного хода (устойчивого состояния) только слегка зависит от постоянной температуры в пределах от 16 до 31°C ; при 16°C этот период несколько длиннее, чем при 26°C . Зависимость периода устойчивого состояния от температуры Вилкинс принимает за сильный аргумент, свидетельствующий в пользу эндогенной природы ритма, однако другие авторы (Brown, 1959) считают это еще спорным. При снижении температуры ниже 16°C и при повышении выше 31°C ритм нарушается. Вилкинс полагает, что клеточные осцилляторы действуют с периодом 21—24 ч или совсем не действуют.

Время перехода между изменением освещения и максимумом (пиком) выделения CO_2 больше зависит от температуры, чем величина самого периода, что объясняют ингибированием компенсирующего механизма под влиянием света и наличием промежутка между началом ритма (после наступления темноты) и тем временем, когда компенсирующий механизм вновь становится достаточно эффективным.

После ингибирования при 36°C ритм снова возобновляется при наступлении более низкой температуры. Здесь наблюдается полный параллелизм с действием света и с последующим восстановлением в темноте. При высокой температуре также, по-видимому, угнетается компенсирующий механизм.

Характерно, что как свет, так и повышенная температура смещают фазу ритма, установившегося в темноте при $16\text{--}26^\circ\text{C}$, только в том случае, если они действуют между пиками выделения CO_2 , т. е. при наличии темновой фиксации углекислоты. Это принимается за свидетельство в пользу того, что сдвиг фазы связан с влиянием на процесс темновой фиксации, а при отсутствии фиксации или очень слабой ее интенсивности изменений не происходит.

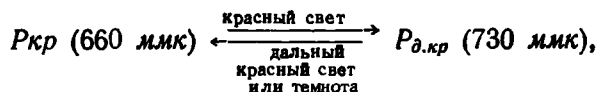
Согласно гипотетической схеме Вилкинса (Wilkins, 1962), осциллирующий механизм листьев *Bryophyllum* создает колебания между двумя предельными состояниями: А — соответствующее пику выделения CO_2 и В — минимальная интенсивность выделения CO_2 , т. е. интенсивная фиксация. Свет и повышенная температура одинаково сдвигают систему к предельному состоянию А, т. е. стимулируют выделение CO_2 . Этот сдвиг фазы ритма выделения CO_2 может обуславливаться остановкой или ослаблением фиксации углекислоты, что должно быть связано с накоплением акцептора CO_2 . Предполагается, что свет и повышенная температура могут угнетать систему по-разному, но одинаково влияют на накопление акцептора. Величина сдвига фазы тогда должна зависеть от количества накапливаемого акцептора и при максимальном сдвиге новый пик должен наиболее сильно запаздывать, что и наблюдается в опытах Вилкинса.

Влияние пониженной температуры (ниже 16°C) также зависит от продолжительности действия и положения в цикле. Вблизи гребня вершины, т. е. при минимальной фиксации CO_2 , пониженная температура понижает фазу ритма главным образом за счет задержки начала фиксации, следовательно, осциллирующая система тогда угнетается таким образом, что она остается у предела А до возвращения прежней температуры, когда вновь начинаются колебания. Уменьшение фазы приблизительно равно длительности воздействия, и первый следующий пик получается через $24\text{--}26$ ч после возобновления основных температурных условий.

Варьирование фазы ритма выделения CO_2 и чувствительность к высокой и низкой температурам изучались также Бюннингом и Тазава и другими исследователями (Bünning и. Tazawa, 1957; Bünning, 1958). Интересно, что осциллирующая система листьев не чувствительна к пониженной температуре в той части цикла, где она чувствительна к высокой, и наоборот — чувствительна к повышенной там, где не чувствительна к понижению температуры. Вилкинс считает, что это соотношение действия разных температурных условий соответствует ритму изменений температуры в естественных условиях: к свету и повышенной температуре адаптирована дневная часть суточного цикла, а темноте в ночной период сопутствует понижение температуры, отчего свет и повышенная температура не угнетают «дневной» части цикла, а темнота и пониженная температура не могут угнетать «ночной» его части.

В последнее время много внимания уделяется изучению функционирования фитохромной системы, участвующей в восприятии растениями фотопериодической индукции и других влияний ритма освещения. Имеются экспериментальные материалы, показывающие участие в фотопериодическом воздействии системы, в состав которой входят компоненты, поглощающие красные лучи («ближние красные» с длиной волны 600—680 мк), а также компоненты, поглощающие темно-красные лучи («дальние красные» или «ближние инфракрасные» с длиной волны 700—760 мк). Система фитохрома обладает способностью к обратимым изменениям при смене режима освещения или под влиянием некоторых других факторов (Borthwick et al., 1956; Mohr, 1960 и др.). Предполагается связь функционирования этой системы с эндогенным ритмом. В настоящее время фитохром уже выделен и изучен, он имеет белковую природу и обладает энзиматическими свойствами (Butler et al., 1959 и др.).

Группа американских исследователей, работающих в Бельтсвилле (Borthwick, Hendricks а. Parker, 1956), обнаружила, что превращения фитохрома из одной формы в другую совершаются также в темноте. Схема превращений этой системы в зависимости от условий освещения следующая:



где $P_{кр}$ — форма фитохрома, поглощающего красные лучи, а $P_{д.кр}$ — фитохром, поглощающий дальние красные лучи.

Как показывает эта схема, под влиянием красного света совершается переход из формы $P_{кр}$ в форму $P_{д.кр}$, а под влиянием дальних красных лучей $P_{д.кр}$ — в форму $P_{кр}$; подобным же образом действует темнота.

Очень важным выводом из работ той же группы авторов является положение, что активной формой фитохрома служит $P_{d.кр}$, т. е. форма, поглощающая дальние красные лучи. Существенным для изучения природы фотопериодической индукции является также то обстоятельство, что содержание активной формы фитохрома снижается не только под действием дальнего красного света, но и в темноте. К тому же в темноте, как показано в ряде исследований, исчезновение активной формы фитохрома совершается более медленно, чем под действием дальнего красного света, но зато более полно. Под влиянием красных лучей в начале их действия накопление активной формы идет очень быстро, но только до определенного уровня, после чего при данных условиях освещения этот уровень содержания $P_{d.кр}$ может оставаться постоянным. Подобным же образом при смене освещения усиление дальней красной части спектра сначала приводит к быстрому снижению уровня активной формы, а затем этот уровень становится постоянным. Следовательно, только в темноте можно получить сильное снижение или даже исчезновение физиологически активной формы фитохрома.

Эта особенность действия темноты, по-видимому, может играть существенную роль во многих явлениях фотопериодизма. Имеется много различных толкований связи превращений фитохрома с индукцией зацветания. Некоторые исследователи считают, что растения разных фотопериодических групп по-разному относятся к накоплению $P_{d.кр}$: для цветения длиннодневных видов нужен более высокий уровень накопления активной формы, тогда как развитие цветочных зачатков у короткодневных растений может происходить только после более или менее значительного понижения содержания этой формы. Оказалось, что в дневном освещении для зацветания растений короткого дня более благоприятен сдвиг в сторону усиления дальних красных лучей, тогда как для длиннодневных видов — усиление красных. Даже кратковременное усиление красной или дальней красной части спектра в конце фотопериода — на 30 или даже 10 мин — может приводить к изменению величины оптимального фотопериода на 1—2 ч или больше (Cumming, 1959 и др.).

Некоторые исследователи, например Камминг (1959), предполагают, что от уровня накопления активной формы фитохрома зависит образование гормона цветения, концентрация которого может оказаться при соответствующих условиях освещения субоптимальной, т. е. недостаточной, или супраоптимальной — излишне высокой. Согласно этой концепции, для разных фотопериодических групп оптимальный уровень гормона цветения различен, отчего различно и отношение к уровню накопления активной формы фитохрома. Достаточных доказательств эти представления пока не имеют.

Физиологическая роль превращений фитохрома не изучена, причины физиологической активности $P_{d.kv}$ еще не вскрыты. Однако некоторые указания на различное действие на обмен веществ красного и дальнего красного света имеются. Действие дальних красных лучей в отношении многих реакций растений оказалось антагонистичным действию красных лучей. Например, обнаружено (Surrey a. Gordon, 1962), что ускорение прорастания семян салата красными лучами и его торможение дальними красными связаны с изменениями поглощения и превращения фосфора: красный свет усиливает поглощение набухающими семенами салата фосфатов и эстерификацию поступавшего фосфора, а дальние красные лучи подавляют эти процессы, что наблюдалось каждый раз при повторной смене освещения.

Существенным является вопрос о наиболее чувствительном к красным и дальним красным лучам времени суточного цикла. Первис (Purves, 1961) изучала темновые реакции, индуцирующие цветение у короткодневного растения *Lemna perpusilla* 6746. Критической длиной дня для этого вида оказались 10 ч. Если растения подвергались действию красных лучей на середине периода темноты, то цветение задерживалось. Максимальной чувствительностью к действию красных лучей эти растения отличаются после 9 ч от начала темного периода, общая длительность которого была 14 или 17 ч. Ингибирование цветения красным светом не снимается дальним красным, также ингибирующим цветение, особенно когда воздействие дальними красными осуществляется в начале периода темноты. Однако угнетение цветения дальними красными лучами при экспозиции в начале темного периода можно снять последующим перенесением растения на красный свет. Автор делает вывод о существовании двух особых процессов в фотопериодической реакции одного и того же растения, контролируемых пигментной системой, обратимо чувствительной к красному и дальнему красному свету.

По данным Салисбери и Боннера (Salisbury a. Bonner, 1956), ингибирующее действие красного света, прерывающего период темноты, наиболее эффективно, если оно приходится на отрезок времени около 8 ч после начала индуктивного темного периода. Если же освещение дается ранее этого времени, то его эффективность зависит прежде всего от длительности последующего периода темноты. Когда освещение дается через 8 ч после начала ночи, то действие предшествующего периода темноты полностью снимается. Оказалось, что для полного ингибирования цветения после двух или трех часов темноты всегда требуется одно и то же количество красного света, что дало повод считать, что как раз в это время (через 2—3 ч темноты) пигмент, воспринимающий действие красного света, содержится в наиболее высокой концентрации. Авторы

полагают, что в течение индуктивного периода происходят три реакции: 1) превращение фоторецептирующего фермента из формы рецептора дальнего красного в форму рецептора красного, совершаемое в первые 2—3 ч; 2) подготовительная реакция, определяющая вместе с превращением пигмента длину критической ночи; 3) синтез гормона цветения. Способность ауксина при его введении во время индукции угнетать развитие цветочных зачатков они объясняют вызываемым этим веществом разрушением тормона цветения в тканях листьев; нативный ауксин обычно не задерживает цветения, так как его обычная концентрация слишком мала.

Соображения и выводы Салисбери и Боннера нельзя считать достаточно хорошо доказанными. Ингибирующее действие повышенных концентраций ауксинов можно объяснить, в частности, их неблагоприятным действием на фосфорный и нуклеиновый обмен (Туркова и Жданова, 1957 и др.). Предположения о роли синтеза и транслокации гормона цветения можно, по-видимому, заменить допущением роли синтеза и транслокации нуклеиновых кислот и их предшественников, что необходимо, в частности, для достаточно высокой активности апикальной меристемы, нужной для развития цветочных зачатков.

Роль ритмов физиологических процессов и участие пигментных систем в фотопериодической индукции у растений в настоящее время интенсивно изучаются. Эти вопросы, по-видимому, являются весьма важными для познания физиологической сущности фотопериодизма растений.

РАЗВИТИЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ

Цветение. Формирование органов цветка. Опыление

Цветок представляет собой укороченный побег семенных растений с листьями, метаморфизированными в связи с половым размножением. Внутри цветка, окруженные метаморфизированными листьями, располагаются тесно сгруппированные спорофиллы — микроспорофиллы и макро- или мегаспорофиллы. У цветка голосемянных растений нет околоцветника и семяпочки расположены открыто на мегаспорофиллах, тогда как у покрытосемянных мегаспорофилл, завертываясь и срастаясь краями, образует пестик, в завязи которого развиваются семяпочки. После оплодотворения семяпочка начинает развиваться и образует семена, а за счет других тканей завязи образуется плод.

У голосемянных имеется существенное различие между саговниками и хвойными в особенностях полового процесса. Эти растения двудомны. Для большинства хвойных характерно образование мужских и женских шишек. Женские шишки (женские цветки) представляют собой сгруппированные спираль-

но расположенные мегаспорофиллы, имеющие вид чешуек. Мужские шишки (или мужские цветки) состоят из скупенных, спирально расположенных тычинок в виде чешуй. У саговников микроспорофиллы и мегаспорофиллы расположены аналогично, образуя мужские и женские цветки. У представителей рода *цикас* мегаспорофиллы напоминают обычные

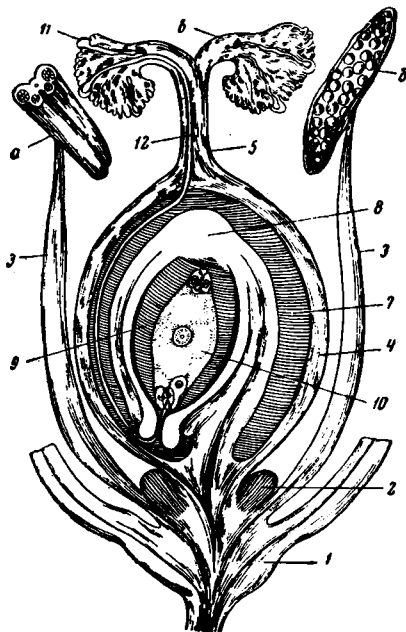


Рис. 52. Схема пестика, тычинок и роста пыльцевой трубки: 1 — основание околоцветника; 2 — нектарники; 3 — две тычинки, пыльник одной (а) разрезан поперек, пыльник другой (б) разрезан вдоль; 4 — стенка завязи; 5 — столбик; 6 — рыльце, в завязи одна анатропная семяпочка с двумя покровами; 7 — семяпочка; 8 — халаза; 9 — нуцеллюс; 10 — зародышевый мешок с тремя антиподами, вторичным ядром, яйцеклеткой и двумя синергидами; 11 — пылинки, прорастающие на рыльце в пыльцевые трубочки, одна из которых (12) тянется через столбик и завязь к пыльцевходу

зую пыльцевую трубку, которая растет по направлению к архегониям (рис. 52). Пыльцевая трубка содержит вегетативное ядро пылинки и две мужские половые клетки — спермин.

листья, но они меньших размеров и окрашены в желтоватый цвет. В нижней части мегаспорофилла располагаются, как правило, несколько (2—8) семяпочек. Центральная многоклеточная часть семяпочки — нуцеллюс — окружена покровами или интегументами. На вершине нуцеллюса в покровах остается отверстие — микропиле, называемое также пыльцевходом. Археспориальная клетка нуцеллюса последовательно делением, в результате чего образуется несколько клеток, одна из которых, разрастаясь, приводит к возникновению мегаспоры, из которой затем развивается заросток. У хвойных заросток называется эндоспермом. В верхней части заростка, являющегося женским гаметофитом, у пыльцевхода образуются архегонии, в которых находятся яйцеклетки.

Опыление голосемянных, т. е. перенос пыльцы, производится ветром. У многих видов прорастание пыльцы происходит еще в пыльцевом мешке. При попадании пыльцы на семяпочку основная крупная клетка — вегетативная — вытягивается, образуя

Хвойные, в отличие от саговниковых, не образуют сперматозоидов. Сперматозоиды цикаса образуются при делении одной из трех клеток, возникающих при делении микроспоры (средней по величине); одна из этих клеток (самая маленькая) служит вегетативной клеткой мужского заростка, а третья — дает начало гаусторию (иногда называемому пыльцевой трубкой), который внедряется в ткань нуцеллюса, закрепляя пылинку. У цикаса сперматозоиды, приближаясь к архегониям, попадают в яйцеклетку, и тогда ядро сперматозоида сливается с ядром яйцеклетки. Оплодотворенная яйцеклетка делится, образуя зародыш. У хвойных с яйцеклеткой сливается спермий или генеративное ядро. Спермии являются мужскими половыми клетками, образуются они в верхнем конце пыльцевой трубочки, прорастающей из вегетативной клетки пылинки.

Для цветка покрытосемянных характерны следующие части: чашечка, большей частью зеленая, состоящая из чашелистиков, свободных или сросшихся; венчик, большей частью окрашенный, состоящий из лепестков — свободных или сросшихся; андроцей, который образует тычинки, являющиеся микроспорофиллами; в каждой тычинке различают тычиночную нить и пыльник, где развиваются микроспоры — пыльца; гинецей — пестики, один или несколько, состоящие из плодolistиков или мегаспорофиллов. Нижняя часть пестика — завязь, в которой находится семязпочка, являющаяся мегаспорангием; средняя часть пестика представляет собой столбик и верхняя — рыльце.

Различают цветки обоеполые, у которых в одном цветке имеются и пестик и тычинки, и однополые — только мужские или только женские. Если однополые цветки расположены на одном и том же растении, то последние называются однодомными (тыквенные, кукуруза, дуб, бук, ольха, береза и др.), если же мужские и женские цветки расположены на разных экземплярах растений, то такие растения называют двудомными (конопля, щавель, орешник, ива, тополь и др.). Бывают также многодомные растения, у которых наблюдаются различные комбинации однополых и двуполых цветков (гречиха, ясень, многие виды клена и др.).

Части цветка, как и обычные вегетативные листья, развиваются на конусе побега в акропетальной последовательности в виде экзогенных выростов. Развитие зачатков цветков и формирование их отдельных частей у разных видов проходят несколько различно. Форма цветков, размеры как самих цветков, так и их отдельных частей также бывают довольно разнообразны. У некоторых видов цветки одиночные, у большинства же образуются соцветия, различные по строению и форме.

Соцветия бывают ботрические, характеризующиеся моно-

подиальным ветвлением и акропетальным или центростремительным порядком распускания (кисть, колос, початок, зонтик, головка, корзинка, щиток и др.); бывают также цимозные соцветия с симподиальным или ложнодихотомическим ветвлением и центробежным порядком распускания.

Различают однократно цветущие и плодоносящие растения — монокарпические, к которым относятся большинство однолетних и двулетних форм и некоторые виды из многолетних (некоторые виды агав, бамбуков, пальм и ферул). Большинство многолетних растений являются поликарпическими, т. е. многократно цветущими и плодоносящими.

Для большинства растений характерно наличие определенного периода цветения — обычно весна, лето, реже — осень. Однако среди тропических видов иногда такая сезонность отсутствует, некоторые виды, начав цвести, цветут непрерывно (пальмы, какао и др.).

Цветочные почки закладываются или в том же году, когда происходит цветение, или, как у многих многолетников, в предыдущем году. Раскрывание цветочных почек (бутонов) происходит большей частью за счет более интенсивного роста внутренних сторон лепестков и чашелистиков при притоке воды к ним. Продолжительность жизни отдельных цветков у разных видов колеблется в очень широких пределах: от десятков минут до десятков дней; известны виды тропических орхидей, продолжительность цветения которых бывает до 70—80 дней.

Способы опыления (переноса пыльцы) растений различны. Может быть самоопыление, когда на рыльце попадает пыльца того же цветка (у обоеполых), и перекрестное опыление, когда попадает пыльца других экземпляров. Перекрестное опыление имеет те преимущества, что оно сопровождается соединением гамет с разными наследственными свойствами. У большинства видов имеются приспособления, помогающие перекрестному опылению.

Сообразно способам переноса пыльцы различают опыление анемофильное (при помощи ветра), энтомофильное (при помощи насекомых), орнитофильное (перенос птицами); у очень немногих видов бывает гидрофильное опыление (при помощи воды). У растений северных и средних широт наблюдается главным образом анемофильное и энтомофильное опыление. Считается, что около десятой части всех растений являются анемофильными.

Соответственно преимущественному способу опыления цветки отдельных видов различаются рядом приспособительных признаков. Анемофильные цветки обычно мелкие, неяркой окраски, пыльца их большей частью мелкая, сухая, пыльники сидят на длинных тычиночных нитях, что облегчает их раскачивание и разброс пыльцы (злаки, осоки, большинство

деревьев севера и средней полосы). Рыльца таких растений приспособлены к лучшему улавливанию пыльцы: большей частью они длинные, выдвинутые из цветка, волосистые или перистые.

Энтомофильные цветки имеют характерные приспособления для привлечения насекомых — ярко окрашенный венчик, а иногда околоцветник, у сложноцветных выделяются более крупные краевые цветки. Привлекает насекомых также запах цветков, обусловленный выделением эфирных масел. Многие цветки этой группы обладают нектарными железками — основная приманка для насекомых. Цветки у этих растений обычно крупные, открытые, непоникающие; нектарники обычно расположены так, чтобы насекомое, стремясь добыть нектар, обязательно коснулось пыльников и рыльца. Пыльца этой группы цветков отличается более крупным размером пыльников, поверхность которых снабжена разнообразными выростами, а иногда бывает клейкой.

Орнитофильные цветки, главным образом у некоторых тропических видов, приспособлены к переносу пыльцы мелкими птицами, питающимися нектаром.

Сексуализация растений и принципы ее регуляции

Соотношение мужских и женских цветков у раздельнополых растений может иногда значительно изменяться под влиянием различных условий. Управление этим соотношением имеет не только теоретическое, но и большое практическое значение, так как урожай многих культур, в частности тыквенных, кукурузы, конопли и др., в значительной мере зависит от развития женских цветков. Еще в прошлом веке стали публиковаться данные о зависимости сексуализации растений от факторов внешней среды и физиологического состояния растений, при этом отмечалось значение климата, почвы и т. д. В трудах Дарвина имеется много интересных и важных указаний на закономерности изменений органов цветка под влиянием разных условий. Многие исследователи обращали внимание на значение условий освещения, из советских ученых этим вопросом занимались В. Н. Любименко и О. А. Щеглова (1932) и ряд других.

Основываясь на работах по диагностике пола, Жуайе-Лавернь (Joyet-Lavergne, 1933 и др.) развивал представления о том, что мужские и женские особи различаются по ряду цитофизиологических и биохимических признаков; одним из различий является более низкая величина окислительно-восстановительного потенциала женских особей. Работы Мевуса (Moevus, 1938 и др.) показали роль каротиноидов в сексуализации водорослей. Изучалось влияние минерального питания и воздействия восстановительными агентами (окись углерода

и этилен) на сексуализацию растений (Минина, 1952 и др.). Этими исследованиями показано, что изменением соотношения азотистых и фосфорных удобрений, а также воздействием окисью углерода или этилена можно вызвать значительное изменение соотношения мужских и женских цветков у тыквенных и кукурузы. В частности, был использован прием (употребляемый клинскими огородниками при тепличном выращивании огурцов) обработки их в ранние периоды развития угарным газом.

В работах Н. П. Красинского с сотрудниками (1955) показано, что гинецей отличается от андроеца более низкой величиной E_h (табл. 44).

Таблица 44

Величины E_h , pH и гН различных частей цветка
(по Красинскому и др. 1955)

Растение	Части цветка	E_h , ме	pH	гН
Кубышка	гинецей	+131	5,9	16,1
	андроцей	+226	6,0	19,8
	лепестки	+202	6,7	20,4
	чашелистики	+232	5,4	18,7
Кувшинка	гинецей	+197	5,9	18,6
	андроцей	+215	6,9	21,1
	лепестки	+271	4,6	18,5
	чашелистики	+279	5,1	19,8

Условия фотопериодизма и температуры также оказывают значительное влияние на признаки пола у растений (Borthwick a. Scully, 1954; Thomas, 1956 и др.). Так, у тыквы образование женских цветков подавлялось при выдерживании растений при повышенной температуре и на длинном дне, сходное действие этих факторов обнаружено и в опытах с амброзией (Thomas, 1956). У однодомных растений при естественных летних условиях в пазухе каждого листа образовывалось по одному женскому цветку и кисти мужских цветков. Когда же растения все время росли при непрерывном освещении и при дневной температуре 26—32° С, а ночной 17—21° С, то у всех растений начиная со второго узла снизу образовывались мужские цветки, а образование женских цветков было подавлено. На коротком дне в образовании мужских цветков не было отличия, но для женских эти условия оказались более благоприятными, чем непрерывное освещение.

Этим же автором (Thomas, 1956) проведены и другие опыты. Все растения *Mercurialis ambigua* L. имели одинаковые условия освещения: к 8 ч естественного освещения добавля-

лось 16 ч освещения ртутными лампами; из этих растений часть росла при постоянной температуре 15,5°С, а другая часть — при 24°С. У обоих вариантов этого опыта все растения образовали мужские цветки на каждом узле, но развитие женских цветков при повышенной температуре сильно задерживалось.

На развитие женских цветков конопли в опытах Томаса наблюдалось такое же действие внешних условий, как и у однодомных растений: женские растения можно было заставить до развития нормальных женских цветков пройти через фазу образования мужских цветков. Если растения в течение 40 дней выдерживались при непрерывном освещении с дневной температурой 21—26°С и ночной 15,5—21,0°С, а затем переносились на восьмичасовой день при тех же температурных условиях, то у женских растений на самых нижних цветочных узлах (седьмом или восьмом) появлялись мужские цветки. Автор считает, что эти результаты свидетельствуют о том, что у однодомных растений, так же как у женских экземпляров двудомных растений, развитию женских цветков предшествует фаза мужских цветков, и это является общим для всех цветковых растений. Женские экземпляры двудомных растений достигают женской фазы раньше, чем успеют появиться мужские цветки, но при искусственном подавлении развития женских цветков первыми могут развиваться мужские.

Макроспорогенез, микроспорогенез, гаметогенез и оплодотворение у покрытосемянных

Образованию половых клеток или гамет предшествуют процессы макроспорогенеза и микроспорогенеза. Макроспорогенез, или образование макроспор, заключается в том, что из археспориальной клетки в результате двух последовательных делений получаются четыре гаплоидные клетки — макроспоры или мегаспоры. Деление археспориальных клеток является редукционным делением, или мейозисом, для которого, в отличие от митоза, характерно уменьшение числа хромосом вдвое вследствие того, что хромосомы при таком делении не расщепляются, а половина их числа отходит к одному полюсу клетки, а другая половина — к другому. Одна из образовавшихся четырех макроспор затем превращается в зародышевый мешок. Археспориальные клетки развиваются в нуцеллосе семяпочки завязи.

Семяпочки (одна или несколько) развиваются в завязи цветка. Они прикрепляются в полости завязи через семяножку (фуникулюс) к семяносу, или плаценте. Через семяножку в плаценту могут поступать питательные вещества и химические регуляторы роста.

В полости зародышевого мешка в результате последова-

тельных делений из ядра макроспоры образуется восемь гаплоидных ядер и затем формируется восемь клеток, расходящихся на три группы: одна из них возникает непосредственно под микропиле и состоит из яйцеклетки и синергид, эта группа клеток называется микропилярной; у противоположного полюса зародышевого мешка — возле халазы — образуется вторая группа клеток — халазальная, состоящая из трех клеток-антипод; в центре зародышевого мешка образуется третья группа — центральная, состоящая из двух ядер, называемых полярными (см. рис. 52). Все эти группы клеток неравноценны по своей роли в половом процессе. При попадании проросшего пыльцевого зерна в микропиле оно вступает во взаимодействие с микропилярной группой. Когда пыльцевая трубка прорастает через канал столбика, попадает через микропиле в зародышевый мешок и изливает свое содержимое, то один из спермиев, образуемый из генеративных клеток пыльцы, сливается с яйцеклеткой, в результате чего образуется зигота. Второй спермий из двух, возникающих из генеративной клетки пыльцы, направляется к полярным ядрам и сливается с ними (с одним или обоими) (рис. 53). В этом состоит процесс двойного оплодотворения, открытый в конце прошлого века С. Г. Навашиным.

Зигота, образующаяся из оплодотворенной яйцеклетки, имеющая уже двойной набор хромосом, дает начало развитию зародыша. Из оплодотворенных вторым спермием полярных ядер, обычно имеющих триплоидный набор хромосом, развивается эндосперм.

Иногда в одном и том же зародышевом мешке, в его микропилярной группе, образуется несколько яйцеклеток. Значительно реже начало развитию зародыша дает халазальная группа клеток зародышевого мешка (подобные явления описаны у некоторых видов); морфологически такие зародыши обычно отличаются от зародышей, развивающихся после оплодотворения яйцеклетки.

Яйцеклетка может побуждаться к развитию не только в результате оплодотворения (т. е. слияния со спермием); под влиянием многих других факторов она может развиваться и без оплодотворения (апомиксис). Известны следующие типы развития зародыша и плода без оплодотворения: 1) гаплоидный партеногенезис, т. е. образование зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки, в таком случае получается гаплоидный набор хромосом; 2) диплоидный партеногенезис, когда развитие неоплодотворенной яйцеклетки осуществляется в зародышевом мешке, образовавшемся из клетки нуцеллуса без редукционного деления; 3) гаплоидная апогамия, для которой характерно развитие зародыша не из яйцеклетки, а из синергид, антипод или других клеток гаметофита; 4) диплоидная апогамия, отличающаяся от гаплоидной тем, что она проис-

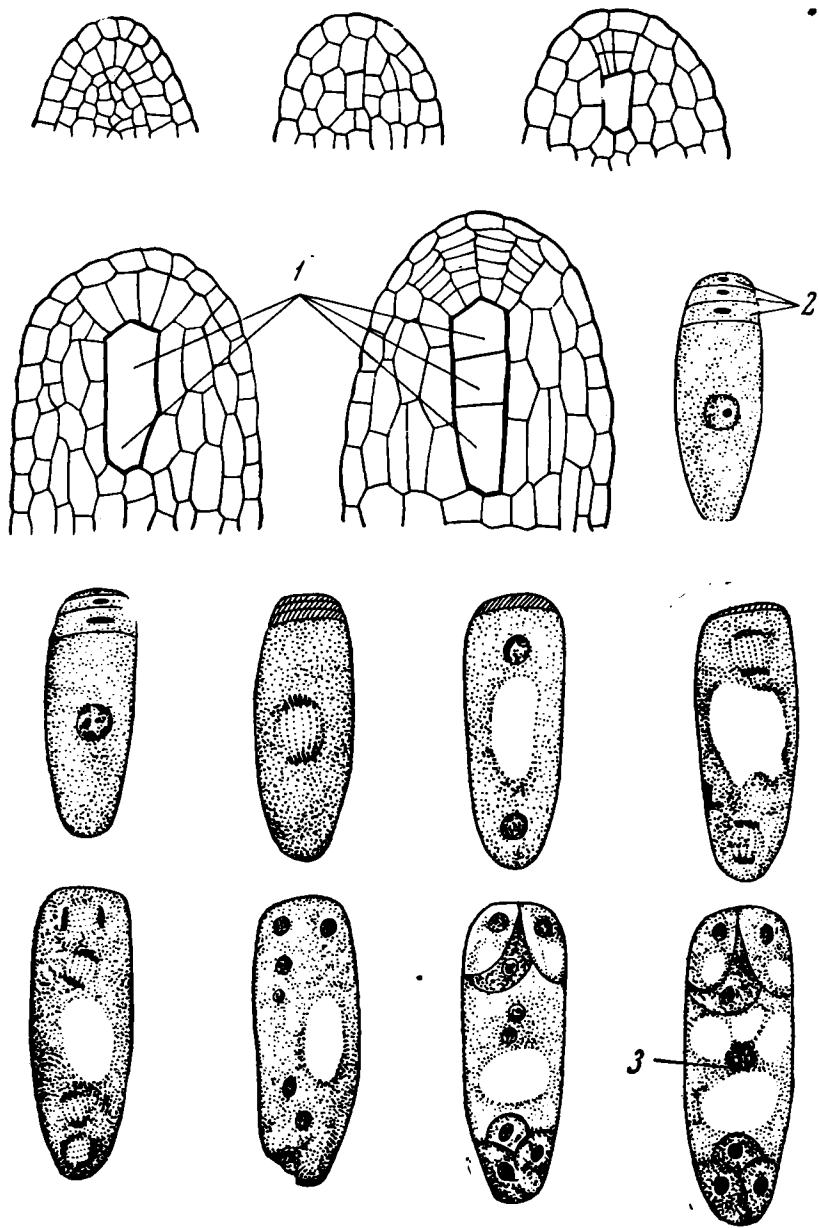


Рис. 53. Развитие и прорастание зародышевого мешка (схематически):
 1 — археспорий; 2 — отмирание клеток археспория; 3 — вторичное ядро зародышевого мешка

ходит в зародышевом мешке, развивающемся из клетки нуцеллюса без редукционного деления; 5) нуцеллярная эмбриогения, когда зародыши образуются не в зародышевом мешке, а из клеток нуцеллюса или покровов семязпочки, и только после этого обычно происходит проникновение зародыша в зародышевый мешок и затем уже образуется так называемый адвентивный зародыш.

Партеногенезис можно вызвать искусственно посредством воздействия различными физическими и химическими агентами.

В контроле роста репродуктивных органов имеет большое значение регулирующее действие химических веществ, прежде всего ауксинов. В репродуктивных органах продуцируется довольно много ауксинов, почему после удаления цветков иногда заметно уменьшается интенсивность роста цветоносов, а иногда и самого стебля; такие стебли после нанесения пасты с ауксином возобновляют рост. После оплодотворения нередко отмечается возрастание интенсивности синтеза ауксина в репродуктивных органах. Однако иногда во время цветения наблюдается депрессия роста, что связывают с продуцированием цветками ингибиторов роста (рис. 54). Исследованиями последних лет показано, что стимуляция роста цветков и цветоносов может вызываться также и другими стимуляторами роста, например гиббереллинами (Чайлахян, 1958). Известно также, что у многих цветков (герани, петунии, маргариток и др.) гиббереллин при обработке их почек может сильно увеличить размеры венчика, а иногда ускорить и само появление цветков.

Долгое время не удавалось в изолированной культуре тканей получить образование мужских и женских гамет, следующее за редукционным делением. Однако введение в среду кинетина (Vasil, 1957) позволило получить у изолированных пыльников лука мейозис, а при введении кинетина совместно с гиббереллином удалось получить полное развитие тетрад пыльцы, тогда как без введения этих веществ не наблюдалось ни мейозиса, ни образования тетрад.

Известно, что способность пыльцы прорасти и вызывать оплодотворение зависит от способности пыльцевых зерен расти на среде, продуцируемой столбиком и рыльцем. В зародышевом мешке обнаружены вещества, стимулирующие и ингибирующие рост. Наличие таких веществ в пестике показано Иванами (Iwamoto, 1957) в опытах со срезами столбика, помещенными на поверхность агар-агара в чашке, и последующим измерением роста пыльцевых трубок. В пестике, как известно, содержится ИУК, относительно гиббереллинов пока данных нет.

Явление избирательности оплодотворения объясняют существованием ингибиторов, тормозящих рост пыльцевых тру-

бок, что проявляется по-разному у разных цветков. Интересно, что, хотя большей частью пыльцевые зерна хорошо прорастают на питательной среде, содержащей только сахар, введение ауксинов, гиббереллинов или ингибиторов роста спо-

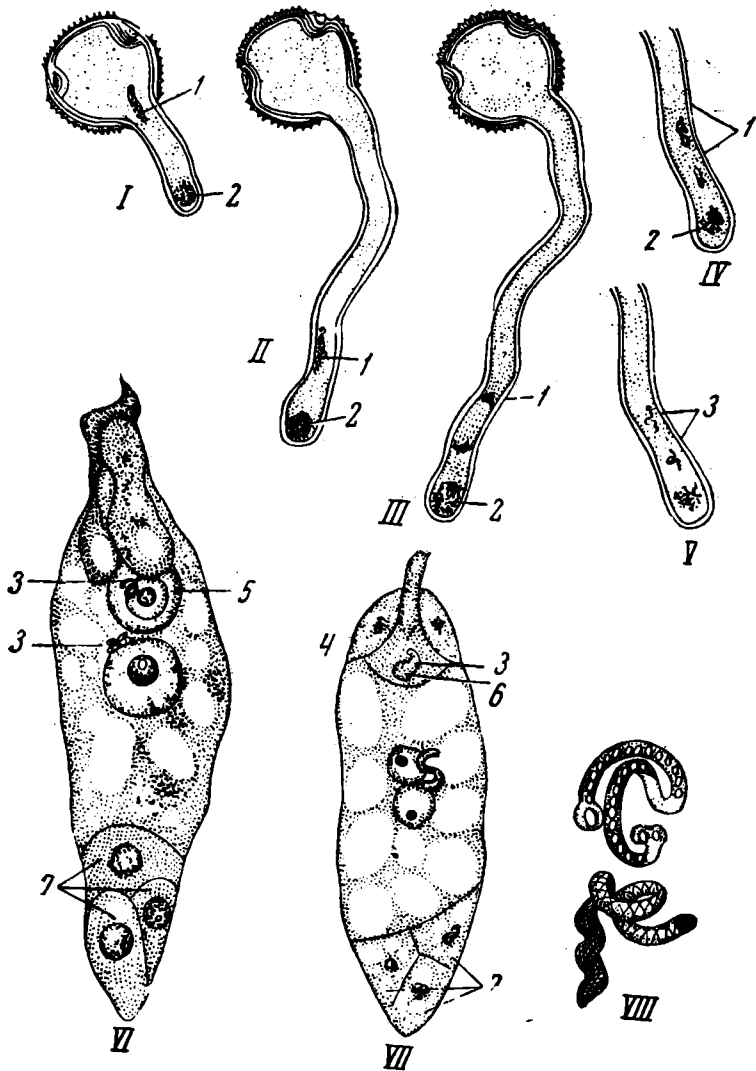


Рис. 54. Процесс оплодотворения (схема):
 I—V — рост пыльцевой трубочки и формирование спермиев; VI—
 VII — двойное оплодотворение у подсолнечника; VIII — спермии
 у него же; 1 — генеративное ядро; 2 — вегетативное ядро; 3 — спер-
 мии; 4 — синергиды; 5 — яйцеклетка; 6 — ядро яйцеклетки; 7 — ан-
 типоды

собно очень сильно изменять их рост. Ингибиторы роста обнаружены, например, в пыльце сосны.

Давно известно, что ауксины оказывают большое влияние на рост семязпочки в молодом развивающемся плоде, а у многих видов ауксины способны в некоторой мере даже заменять оплодотворение. За последние годы обнаружено, что ауксины могут синтезироваться зародышевым мешком во время оплодотворения и стимулировать рост зародыша; их присутствие важно также и для сохранения цветка в неопавшем состоянии. Показано, что интенсивность синтеза ауксинов в столбиках цветков табака изменяется волнообразно во время продвижения пыльцевой трубки по центральному каналу столбика. Однако, согласно современным данным, в этих процессах играют роль не только ауксины; у некоторых видов при оплодотворении не наблюдается усиления синтеза ауксинов, а у многих видов ауксины не могут вызвать развитие семязпочки.

У отдельных видов развитие плода по-разному связано с изменениями интенсивности синтеза ауксина. Так, у смородины отмечено интенсивное образование ауксинов во время опыления, тогда как у яблони не обнаруживается выделения ауксинов в течение трех недель после начала опыления. Эти данные являются несколько неожиданными, как отмечает Леопольд (Leopold, 1962), так как они затрудняют объяснение стимуляции развития семязпочки ауксинами.

В исследованиях последних лет отмечена высокая активность гиббереллинов при их действии на развитие семязпочек многих видов растений. Так, показано (Prosser a. Jackson, 1959), что некоторые виды роз, у которых не обнаруживалось влияние ауксинов на плодообразование, реагируют в этом отношении на воздействие гиббереллинами; плоды при этом вызревают, но бывают несколько меньшего размера, чем нормальные. Показано эффективное действие гиббереллинов на плодообразование абрикосов, персиков, миндаля. Обнаружено (Steward a. Simmonds, 1954 и др.), что у многих плодов плодообразование зависит от интенсивности клеточных делений; установлено наличие кининов в молодых развивающихся плодах партенокарпического банана, однако у непартенокарпического банана кининов в семязпочке оказалось очень мало или совсем не было. Кинины обнаружены и в мякоти молодых (не более трехнедельного возраста) яблок (Goldacre a. Bottomley, 1959); когда в этих плодах прекращалось деление клеток, то добавление вытяжки кининов приводило к возобновлению деления клеток.

В опытах с соей и шпинатом показано (Leopold et al., 1959), что можно значительно задержать старение растений, систематически удаляя цветки, при этом последующее цветение может заметно усиливаться; сходное действие оказывает удаление неразвившихся плодов. Авторы приходят к заключе-

нию, что причиной этих явлений являются главным образом «сигналы старения», появляющиеся в цветущих растениях.

В пыльце и пестике, по-видимому, существенную роль играют превращения некоторых аминокислот. Ф. Д. Сказкин (1961) полагает, что для водообмена органов цветка некоторых растений существенное значение имеет высокое содержание пролина (в частности, в пыльце), так как эта аминокислота обладает большой гидрофильностью. В работах Е. А. Бритикова (1964, 1965) изучались превращения пролина в прорастающей пыльце и в пестиках нескольких растений. Обнаружено, что накопление пролина в пыльце зависит от характера сексуализации, биологии опыления растения, а также от интенсивности роста пыльцевых трубок. Был сделан вывод, что основной специфической функцией свободного пролина в растущей пыльцевой трубке является включение в специфические для роста коллатеноподобные белки протопласта и, видимо, оболочек; остающийся невключенным пролин используется в процессе дыхания и служит источником азота. По данным Бритикова, после опыления часть пролина пыльцы может связываться также белками рылец и столбиков. Автор полагает, что пролин пыльцы является запасным веществом разностороннего и полного («безбалластного») использования, что имеет большое значение в эволюции биохимических свойств мужского гаметофита.

Как видно из приведенных данных, при развитии генеративных органов и в половом процессе цветковых растений немалую роль играет целый комплекс эндогенных химических регуляторов роста. Эти регуляторы роста оказывают влияние и на коррелятивные соотношения между развитием вегетативных и репродуктивных органов.



Приведенный краткий обзор исследований по физиологии развития растений безусловно не является исчерпывающим, так как круг рассмотренных вопросов все больше расширяется и углубляется. Сложность проблем, относящихся к разделу развития растений, обуславливает во многих случаях различные, подчас противоречивые трактовки тех или иных вопросов. За последнее время все больше усиливаются исследования роли метаболических процессов в прохождении важнейших этапов онтогенеза. От чисто умозрительных теорий и схем, характерных для начальных периодов развития этого раздела фитофизиологии, наметился переход к изучению конкретных связей и зависимостей между обменом веществ и морфогенезом растений. В этом отношении характерны изменения представлений о роли химической регуляции зацветания: вме-

сто признания зависимости развития цветочных зачатков от образования и накопления гипотетического «гормона цветения», функции которого были совершенно неясными, в настоящее время большинство физиологов признает регулирующую роль в репродуктивной фазе целого комплекса физиологически активных веществ, в котором существенную роль играют компоненты нуклеинового обмена. Это сближает линии изучения метаболизма и химической регуляции, ранее почти совсем разобщенные. Интересные закономерности выясняются также в роли эндогенных ритмов. По-видимому, мы уже недалеки от решения основных вопросов физиологии развития растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Бассарская М. А. Соц. растениеводство, сер. А, 1934, 11. Банет-Кларк Т. А. Роль органических кислот в обмене веществ растений. М., Биомедгиз, 1938. Бритиков Е. А. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 8, 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954; Физиол. раст., 1965, 12, 6. Бутенко Р. Г. Культура изолированных тканей. М., Изд-во АН СССР, 1964. Бюннинг Э. Ритмы физиологических процессов. М., ИЛ, 1961. Генкель П. А. Вестн. АН СССР, 1948, 8. Гунар И. И. и Крастина Е. Е. ДАН СССР, 1952, 86, 1. Демковский П. И. Бюлл. яровизации, 1932, 2—3. Добрунов Л. Г. Физиологические изменения в онтогенезе растений. Алма-Ата, 1956. Ерыгин П. С. и Аleshин Е. П. Тр. сов. по морфогенезу растений. Изд-во МГУ, 1959. Ефейкин А. К. ДАН СССР, 1947, 56, 1. Жданова Л. П. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 7, 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951. Казанская Л. Н. Физиол. раст., 1960, 7, 2. Казарян В. О. и Авунджян Э. С. ДАН Арм. ССР, 1955, 20, 4. Катунский В. М. Изв. АН СССР, сер. биол., 1939, 1. Клебс Г. Произвольное изменение растительных форм. М., 1905. Коңарев В. Г. Биохимия, 1954, 19, 2; Нуклеиновые кислоты и морфогенез высших растений. М., «Высшая школа», 1959. Коновалов И. Н. ДАН СССР, 1937, 16. Костюченко И. А., Зарубайло Т. Я. Соц. растениеводство, сер. А, 1936, 17. Красинский Н. П., Валутина В. П., Пряхина-Конокова Е. А. и Фузина Е. К. Физиол. раст., 1955, 2, 1. Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М., Сельхозгиз, 1940. Куперман Ф. М. Сб.: «Рост растений». Львов, 1959. Лужнова М. И. Значение условий питания растений при прохождении световой стадии. Автореф. канд. дисс., М., 1954. Любименко В. Н. и Щеглова О. А. Изв. Бот. сада АН СССР, 1932, 30, 1—9. Львов С. Д., Гудевич Г. К. и Пантелеев А. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 1945, 15, 75. Максимов Н. А., Пояркова А. И. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1925, 20. Минина Е. Г. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. М., Изд-во АН СССР, 1952. Михлин Д. М. и Колесников П. А. Биохимия, 1947, 12, 5. Мокроносова А. Т., Логвина М. Г. Физиол. раст., 1962, 8, 2. Мошков Б. С. Соц. растениеводство, сер. А, 1936, 14. Назиров Н. Н. Физиол. раст., 1957, 4, 2. Новиков В. А. Изв. АН СССР, сер. биол., 1953, 4. Новиков В. А. и Витковская В. В. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1958, 13. Новиков В. А. и Филиппов А. В. ДАН СССР, 1950, 72, 2. Одуманова Г. А. ДАН СССР, 1959, 124, 3. Окнина Е. З. Сб. «Рост растений». Изд-во Львовск. ун-та, 1959. Разумов В. И. «Сб. работ, посвященных К. А. Тимирязеву». М., Изд-во АН СССР, 1941; Среда и особенности развития растений. М.—Л., Сельхозгиз, 1954. Рачинский В. В., Кравцова Б. Е. и Князя-

това Е. И. Биохимия, 1954, 19, 5. Рихтер А. А., Ранцаи В. В. Пеккер М. З. ДАН СССР, нов. сер., 1933, 2. Рихтер А. А., Сухо-руков К. Т. и Остапенко Д. А. ДАН СССР, 1945, 46, 1. Рубин Б. А., Арциховская Е. В. и Спиридонова Н. С. Биохимия, 1939, 4, 3. Рубин Б. А. и Сисакян Н. М. Биохимия, 1939, 4, 2. Сабинин Д. А. Бот. ж., 1957, 42, 7; Физиология развития растений. М., Изд-во АН СССР, 1963. Салегин А. А. ДАН СССР, 1939, 22, 6. Сатарова Н. А. Физиол. раст., 1958, 5, 5. Сисакян Н. М. и Рубин Б. А. Биохимия, 1944, 9, 6. Сисакян Н. М. и Филиппович И. И. Журн. общ. биол., 1953, 14, 3. Сказкин Ф. Д. Критический период у растений к недостаточному водоснабжению. «Тимирязевские чтения», 22. М., Изд-во АН СССР, 1961. Скрипчинский В. В. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1956, 61. Соколова В. Е. и Савельева О. Н. ДАН СССР, 1956, 3, 1. Туркова Н. С. Вестн. агротехники, 1940, 2; Изв. Казанск. филиала АН СССР, сер. физиол. и биохим. раст., 1945, 1; Вестн. МГУ, 1955, 9. Туркова Н. С. и Жданова Л. А. Сб.: «Тезисы докл. на съезде Всесоюзн. бот. о-ва». Л., 1957; Тр. Всесоюзн. бот. о-ва. Л., 1959. Холодный Н. Г. Фитогормоны. Киев, Изд-во АН УССР, 1939. Цельникер Ю. Л. Бот. ж., 1950, 35, 5; 1963. Чайлахян М. X. Гормональная теория развития растений. М., Изд-во АН СССР, 1937; Изв. АН Арм. ССР, 1942, 2; ДАН СССР, 1945, 48, 5; Основные закономерности онтогенеза высших растений. М., Изд-во АН СССР, 1958. Чайлахян М. X. и Аксенова Н. П. Физиол. раст., 1959, 6. Чайлахян М. X., Бутенко Р. Г. и Любарская И. И. Физиол. раст., 1961, 8, 1. Bonner J. a. Zeevaart J. A. D. Plant Physiol., 1962, 37. Borthwick H. A. a. Cathey H. M. Bot. Gaz., 1962, 123. Borthwick H. A., Hendricks S. B. a. Parker M. W. Radiation Biol., 1956, 3. Borthwick H. A. a. Scully N. J. Bot. Gaz., 1954, 116, 1. Brown F. Science, 1959, 130. Butler W. L., Norris K. H., Siegelman H. W. a. Hendricks Nat. Acad. Sci., Washington, 1959, 45. Bünning E. Planta, 1950, 38; Nature, 1958, 181. Bünning E. u. Tazawa M. Planta, 1957, 50. Cumming B. G. Canad. J. Bot., 1959, 41, 6. Doorenbos J. a. Wellensiek S. J. Ann. Rev. Plant Physiol., 1959, 10. Goldacre P. L. a. Bottomley W. Nature, 1959, 184. Gregory F. G. Symp. Soc. Expt., Biol., II Growth, 1948. Gregory F. G., Spear J. a. Thimann K. V. Plant Physiol., 1954, 29, 3. Guttridge C. G. Ann. Bot., N. S., 1959, 23, 90. Hammer K. a. Bonner J. Bot. Gaz., 1938, 100. Harder R. a. Witsch H. Naturwiss., 1941, 29. Hastings J. W. a. Sweeney B. M. Proc. Nat. Acad. Sci., Washington, 1957, 43. Hendricks S. B. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., 1960, 25. Hess D. Planta, 1961, 57, 1. Hillman W. a. Galston A. Plant Physiol., 1957, 32, 2. Iwanami Y. Bot. Mag. Tokyo, 1957, 70. Joyet-Lavergne Ph. Protoplasma, 1933, 18, 3. Klebs G. Flora, 1918, 11—12. Koller D., Highkin H. R. a. Caso O. H. Amer. J. Bot., 1960, 47, 6. Kraus E. J. Kraybill H. A. Oregon Agr. College Expt. Sta. Bull., 1918, 149. Lang A. Proc. 4-th Int. Congr. of Biochem., 6, 1958; Planta, 1963, 34, 5. Leopold A. C. Canad. J. Bot., 1962, 40, 5. Leopold A. C., Niedergang-Kamien E. a. Janick J. Plant Physiol., 1959, 34, 5. Lincoln R. C., Mayfield D. L., Hutchins R. O. et oth., Nature, 1962, 195. Liverman J. L. Amer. Rev. Plant Physiol., 1955, 6. Liverman J. a. Bonner J. Bot. Gaz., 1953, 115, 2. March P. W. a. Goddard D. J. Bot., 1939, 26, 9. Melchers G. a. Lang A. Naturwiss., 1942, 30, 6. Moewus F. Jahrb. Wiss. Bot., 1938, 86. Mohr H. Ergebn. Biol., 1960, 22. Mothes K. Planta, 1939, 29. Murneek A. E. Missouri Univ. Agric. Expt. Sta. Res. Bull., 1937, 268; Bot. Gaz., 1940, 102, 2. Nitsan I. Nature, 1962, 194, 4826. Oltmans O. Planta, 1960, 54. Parker M. a. Borthwick H. Bot. Gaz., 1940, 102, 2. Parker M., Hendricks H., Borthwick H. a. Went F. Amer. J. Bot., 1949, 36. Prosser M. V. a. Jackson G. A. D. Nature, 1959, 184. Pur-

ves W. K. *Planta*, 1961, 56, 6. Ranson S. L. a. Thomas M. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1960, 11. Reid M. E. *Amer. J. Bot.*, 1938, 24. Sachs R. M. a. Lang A. 4-th Int. Conf. on Plant Growth Regulat. Jowa State Univ. Press, USA, 1961. Salisbury F. B. a. Bonner J. *Plant Physiol.*, 1956, 31; 1960, 35. Schwabe W. W. *Ann. Bot., N. S.*, 1956, 20. Smillie R. M. a. Krotkov G. *Biochem. a. Biophys. Acta*, 1959, 35, 2. Steward F. C. a. Simmonds N. W. *Nature*, 1954, 173. Surrey K. a. Gordon S. A. *Plant Physiol.*, 1962, 37, 3. Thein M. M. *Amer. J. Bot.*, 1957, 44, 6. Thomas R. G. *Nature*, 1956, 178. Vasil I. K. *Phytomorph.*, 1957, 7. Warren D. M. a. Wilkins M. B. *Nature*, 1961, 191. Wellensiek S. J. *Nature*, 1962, 195. Wilkins M. B. *Nature*, 1959, 191; *P. Expt. Bot.*, 1960, 11; *Proc. Royal Soc., Ser. B, Biol. Sci.*, 1962, 156. Wittwer S. H. *Plant Physiol.*, 1961, 36. Zabka G., Gregory F. G. a. Edelman J. *Nature*, 1959, 183. Zeevaart J. A. D. *Plant Physiol.*, 1962, 37, 3; *Planta*, 1960a, 58, 5.

ДЕЙСТВИЕ ПРОНИКАЮЩЕЙ РАДИАЦИИ НА ПРОЦЕССЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Сильное воздействие на процессы роста и развития растений оказывает проникающая радиация. Различают два вида проникающей радиации: корпускулярные частицы и электромагнитные излучения.

Корпускулярные частицы делятся на легкие заряженные частицы (электроны и позитроны), тяжелые заряженные частицы (протоны, дейтроны и альфа-частицы) и нейтральные частицы (нейтроны). К электромагнитным излучениям большой энергии относятся гамма-лучи и близкие к ним лучи Рентгена (X-лучи).

Доступными источниками проникающей радиации являются радиоактивные изотопы и рентгеновские аппараты; атомные реакторы (урановые котлы) — источники нейтронов. На бетатронах получают быстрые электроны с высокой энергией, порядка 20 млн. электронвольт (20 Мэв), и рентгеновы лучи с энергией такого же порядка.

Биологическая эффективность проникающей радиации обусловлена природой частиц (лучей), их энергией и способностью вызывать ионизацию в тканях. Проникающая радиация отличается от видимого и ультрафиолетового света громадной энергией частиц (лучей). Фотоны видимого света обладают энергией в 1,6—3 эв, ультрафиолетового — 3—100 эв, а частицы (лучи) проникающей радиации несут энергию в тысячи и миллионы раз большую. Энергия альфа-частиц составляет 2—8 Мэв, бета-частиц — до 20—30 Мэв, гамма-лучей — до 100 Мэв, мягких лучей Рентгена — 20—60 тыс. эв (20—60 кэв), жестких — 120—265 кэв, быстрых нейтронов — 0,5—15 Мэв.

Энергия бета-частиц, применяемых в биологии радиоактивных изотопов, составляет: серы S^{35} — 0,055 Мэв, фосфора P^{32} — 0,695 Мэв, углерода C^{14} — 0,155 Мэв, стронция Sr^{90} — 0,22 Мэв. Максимальная энергия гамма-лучей кобальта Co^{60} — 1,17 и 1,33 Мэв, цезия Cs^{137} — 0,66 Мэв и т. д.

Непосредственным ионизирующим действием обладают заряженные частицы. Гамма-лучи, лучи Рентгена и нейтроны не обладают электрическим зарядом и вызывают вторичную ионизацию. Она возникает под действием электронов, которые выбиваются из электронной оболочки атома γ - и рентгеновыми лучами или под действием протонов и α -частиц, выделяющихся при взаимодействии нейтронов с ядрами атомов вещества. При захвате нейтронов ядрами атомов вещества выделяется γ -излучение. Вторичную ионизацию вызывают и заряженные частицы большой энергии.

Глубина проникновения и длина пробега в биологической ткани зависят от природы частиц и их энергии. α -лучи с энергией 1 Мэв проникают всего лишь на глубину 5,3 мк, а с энергией 10 Мэв — на 108 мк. β -лучи с энергией 100 кэв пробегают 141 мк, а с энергией 500 кэв — 1750 мк.

Гамма-лучи, лучи Рентгена и нейтроны в зависимости от энергии могут проникать на большую глубину. Половинное поглощение γ -лучей с энергией фотонов 1 Мэв достигается при толщине слоя воды 10 см, еще глубже проникают в биологическую ткань быстрые нейтроны.

Биологическое действие проникающей радиации основано на плотности ионизации и определяется количеством пар ионов, образующихся в живом веществе при прохождении через него частицы. При этом главную роль играют вторичные электроны, возникающие в результате взаимодействия частиц с атомами вещества; они обладают большой энергией и непосредственно вызывают ионизацию воды и различных соединений, с образованием свободных радикалов.

Плотность ионизации на протяжении пути частицы неодинакова. Она возрастает по мере потери энергии частицей. β -Частицы с энергией 20—30 Мэв образуют на 1 мк пути 8,5 пары ионов, с энергией 10,5 кэв — 29 пар, а с энергией 1,1 кэв — 780 пар.

Рентгеновы лучи с энергией 1 Мэв на 1 мк пути в воде образуют 15 пар ионов, с энергией 200 кэв — 80 и с энергией 8 кэв — 145.

Исключительно большую плотность ионизации создают на своем пути α -частицы — до 9000 пар ионов на пути длиной 1 мк. Нейтроны с энергией 12 Мэв создают на таком пути 290 пар ионов, а с энергией 400 кэв — 1100 пар.

Для приближенных расчетов биологическую эффективность β -частиц, гамма- и рентгеновых лучей с энергией до 3 Мэв принимают за единицу, эффективность α -частиц тогда равна 20, протонов, дейтронов и быстрых нейтронов — 10 и медленных нейтронов — 5.

В основу дозиметрии проникающей радиации положено поглощение энергии излучения биологической тканью или близкими по составу веществами. Приняты следующие вели-

чины: рентген, рад и фэр. 1 рентген (*p*) соответствует поглощению энергии гамма- или рентгеновых лучей, равному 93 эрг/г воды; 1 рад — поглощению энергии любого вида в количестве 100 эрг/г воды и 1 фэр (физический эквивалент рентгена) соответствует поглощению энергии любого вида излучений в количестве 83 эрг/г воды¹.

ДЕЙСТВИЕ ПРОНИКАЮЩЕЙ РАДИАЦИИ НА КЛЕТКУ И ЕЕ СТРУКТУРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ

Высокие дозы проникающей радиации тормозят деление клетки, процесс, тесно связанный с делением клеточного ядра или митозом. Изменения ядра клетки — первые видимые последствия облучения. Поэтому ядро рассматривается как наиболее радиочувствительная часть клетки.

Облучение может вызвать набухание ядра и образование в нем вакуолей, увеличение числа ядрышек, распад ядра на отдельные фрагменты и растворение ядерного вещества.

Проникающая радиация оказывает сильное влияние на ход митоза, который подавляется уже при дозе 50 *p*. Однако подавление митозов небольшими дозами радиации обратимо. Подавление митоза при действии высоких доз облучения связано с разрывами и абберациями (отклонениями от нормального строения) хромосом. Такие повреждения наблюдались на разных фазах митоза. Митозы прекращаются в том случае, если клетка подверглась облучению в интерфазе или в начале профазы. Клетки, облученные после окончания профазы, обычно заканчивают деление.

Облучение клетки в интерфазе подавляет происходящий в это время синтез нуклеиновых кислот, что доказано опытами по включению P^{32} в состав нуклеиновых кислот на этой фазе. Однако синтез нуклеиновых кислот происходит раньше, чем начинается профаза — наиболее чувствительная стадия митоза. Поэтому торможение митозов у клеток, облученных в профазе, еще не нашло объяснения.

Абберации хромосом у делящихся клеток связаны с условиями облучения. Те или иные факторы среды усиливают или ослабляют повреждающее действие радиации. Если облучение производится на холоду, то хромосомы повреждаются сильнее, чем при облучении в условиях комнатной температуры. Ультрафиолетовое облучение пыльцы традесканции до или после воздействия проникающей радиации оказывало защитный эффект, а облучение инфракрасными лучами приводило к противоположному эффекту.

¹ Подробное изложение физических характеристик ионизирующей радиации см.: Г. Шрайбер. Биофизическая радиология. М., Атомиздат, 1960; Х. Фриц-Ниггли. Радиобиология. М., Атомиздат, 1961; Д. Э. Гродзенский. Радиобиология. М., Атомиздат, 1966.

Из химических факторов наибольшее значение имеет кислород. В присутствии кислорода повреждающее действие рентгеновых лучей возрастает в 2—4 раза, а быстрых нейтронов в два раза по сравнению с облучением в атмосфере азота (Errega a. Forssberg, 1961). Дыхательный яд — синильная кислота — усиливает повреждающий эффект радиации, а такие вещества, как мочевина, глутатион, цистеин и некоторые другие, — уменьшают.

Действие проникающей радиации на другие органеллы клетки изучено слабее. опыты на животных тканях показали большую радиочувствительность митохондрий, у которых после облучения дозой 600 *p* наблюдались внутримитохондриальный распад, вакуолизация и дезинтеграция (Errega a. Forssberg, 1961).

Облучение высокими дозами вызывает морфологические изменения пластид. Облучение заростков папоротника лучами Рентгена дозой ниже 7500 *p* не оказывало влияния на форму пластид. Воздействие в дозах от 15 000 до 90 000 *p* (15—90 *kp*) приводило к удлинению и ветвлению пластид, а при дозах 120 *kp* пластиды становились пузыревидными и теряли способность к дальнейшему развитию. У заростков хвоща, облученных в дозе 100 *kp*, пластиды разрушались (Бреславец, 1951).

При выращивании *Elodea* в растворах, содержавших радиоактивные изотопы с активностью 100—600 *мккюри/л*, наблюдалось увеличение диаметра пластид (Власюк и Бидзиля, 1958). Отмечено уменьшение размеров пластид и их окраски у растений из семян, облученных высокими дозами (Преображенская, 1961).

Функциональные свойства пластид более стойки к облучению. Пожелтение первых листьев и семядолей наблюдалось при облучении сухих семян различных растений в дозах в несколько сотен килорентген и только воздействие в дозах в 3—3,5 млн. *p* полностью подавляло образование хлорофилла (Преображенская, 1961).

Для того чтобы ослабить реакцию пожелтения у этиолированных проростков пшеницы при перенесении их на свет, достаточно воздействия, например, радиоактивного кобальта Co^{60} в дозе 50 *kp*. Облучение в дозе 1,2 млн. *p* полностью подавляло образование хлорофилла и вызывало гибель растений (Gailey a. Tolbert, 1958). Фотосинтез не снижается в листьях табака и фасоли, облученных в дозе 50 *kp* (Кузин, Сунь Чи, Саенко, 1958).

Цитоплазма более устойчива к облучению, чем ядро клетки. Однако при поглощении очень больших доз радиации наблюдалась коагуляция цитоплазмы, а иногда и цитоллиз, т. е. растворение клеточного содержимого. По наблюдениям Л. П. Бреславец (1951), при облучении заростков папоротни-

ка в дозах в 0,5 и 1 млн. *p* все содержимое клетки как бы зафиксировалось.

Небольшие дозы радиации вызывают временное уменьшение вязкости, которая затем возвращается к норме, воздействие в больших дозах повышает вязкость цитоплазмы. Отмечены также изменения проницаемости и движения протоплазмы (Васильев, 1962).

У цитоплазмы облученных клеток часто изменяется способность к окрашиванию. Например, цитоплазма клеток облученных корешков лука интенсивно окрашивалась пиронином (реактив на нуклеиновые кислоты) и азуром (Трудова, 1952). Показано, что в клетках меристемы облученных корешков овса изоэлектрическая точка протоплазмы и ядра смещается в щелочную сторону (Трудова, 1950). В наших опытах (совместно с Кольцовой) изоэлектрическая точка у паренхимы редиса, картофеля и турнепса после облучения срезов из запасных органов в дозах 5—10 *кр* смещалась в кислую сторону (от $pH=3,4-3,8$ до $pH=2,8-3,2$); клетки интенсивно окрашивались метиленовым синим.

У облученных α -лучами клеток эпидермиса лука при обработке акридином оранжевым вместо нормальной зеленой наблюдалась красная флуоресценция (Krebs a. Gierlach, 1951).

Облучение и фаза растяжения клетки

Клетки, находящиеся в фазе растяжения, отличаются большой радиоустойчивостью. Нередко облучение вызывает усиленный рост клеток; при облучении дрожжей наблюдалось возникновение гигантских клеток. Показано, что после облучения пятидневных проростков пшеницы в дозе 300 *кр* листья в течение недели продолжали удлиняться исключительно благодаря растяжению клеток, так как их деление было подавлено (Васильев, 1962). Наблюдалось ложное прорастание семян разных видов, облученных в дозах сотни тысяч и миллионы рентген, происходившее за счет растяжения клеток зародыша. Такие «проросшие» семена не выживали; через 1—2 недели кончики корешков загнивали, и семена гнили (Преображенская, 1961). Имеются сведения о том, что облучение семян пшеницы высокими дозами тепловых нейтронов не задерживало прорыв coleоризы зерновки корешком, но деления клеток и развития проростков не происходило (Сорокина, 1959).

Усиление роста облученных клеток, по-видимому, не связано с действием ауксинов, как это наблюдается при нормальном росте, так как облучение снижает концентрацию свободного ауксина (Skoog, 1935) и подавляет процесс превращения триптофана в гетероауксин (Gordon, 1956). При облучении в дозах до 1000 *p* снижение содержания ауксина носило обра-

тимый характер, а после облучения проростков фасоли в дозах 5 и 10 *кр* рост был заторможен и содержание ауксинов уменьшилось до 30—40%.

Гибберелловая кислота стимулировала рост проростков из семян пшеницы, облученных в высоких дозах (Haber a. Luirpold, 1960).

Радиочувствительность отдельных клеток, тканей и органов растения неодинакова. В листьях элодеи, погруженной в раствор с радиоактивными изотопами, отдельные клетки погибали при активности раствора, равной 4 *мккюри/мл*, а другие оставались живыми при активности 100 *мккюри/мл* (Virgin a. Ehrenberg, 1953).

Большие различия наблюдаются в радиочувствительности тканей. Наиболее радиочувствительна меристема, поскольку в ней происходит деление клеток. После облучения радиоактивным фосфором P^{32} проростков ячменя в меристеме стебля наблюдались повреждения, отсутствовавшие в меристеме корней (Mackie, Blume a. Hagen, 1952). При облучении семян критическими дозами рост стебля прекращается раньше, чем рост корня (Гребинский, Попович, Самойленко, 1960). В опытах с проростками пшеницы, облученными в дозе 3—5 *кр*, конус нарастания увеличился за счет растяжения клеток, а закладка листовых бугорков была подавлена. Через 10 дней после облучения зона меристемы стала неразличимой (Васильев, Маслова, 1959).

Верхушечная меристема цветочных побегов оказывается более чувствительной к облучению, чем меристема вегетативных побегов (Gunkel a. Spargow, 1961).

Радиочувствительность меристемы по отношению к разным видам радиации показана в опытах с облучением корней бобов, длиной 5—8 *см*. В этих опытах ЛД₅₀, т. е. доза, вызывающая гибель 50% проростков, составляла: при облучении жесткими лучами Рентгена — 368 *рад*, β -лучами трития — 363 *рад*, α -частицами радона — 57 *рад*, γ -лучами Co^{60} — 346 *рад*, γ -лучами радия — 332 *рад*, нейтронами с энергией 1,4 *Мэв* — 46 *рад* (Spalding, Langham a. Anderson, 1956, 1958; Spalding, Strang a. Sayeg, 1959).

О радиочувствительности отдельных тканей можно судить также по опытам с облучением изолированных тканевых культур. Рентгеновское облучение угнетало рост тканевых культур корончатых галлов подсолнечника; добавление к среде ауксина восстанавливало нормальный рост (Klein, 1957).

При выращивании каллюса секвойи на среде с добавлением P^{32} или S^{35} (1 *мккюри/мл*) прекращалось деление всех клеток, за исключением новых инициалей трахендных групп. После переноса каллюса на среду без радиоактивных изотопов возникли большие массы тканей, отделяемых некротическими участками. Постепенно появлялись группы клеток на-

ружной меристемы и образовывались нормальные ткани. При активности раствора 1,5 *мккюри/мл* культуры погибали (Ball, 1953).

Подобно тому как у животных рентгеновы лучи убивают злокачественную опухоль, не повреждая здоровую ткань, облучение в соответствующих дозах вызывает отмирание патологической меристемы галлов, не причиняя вреда нормальной меристеме (Rivera, 1953).

Заложение камбиальных колец в корешках трехнедельных проростков сахарной свеклы подавлялось лучами Рентгена в дозе 2 *кр* и быстрыми электронами в дозе 4 *кр* и выше (Winter, 1954).

Проводились опыты с облучением одноклеточных растений. Так, β -облучение P^{32} и S^{35} подавляло деление и увеличивало размеры клеток хлореллы (Porter a. Knauss, 1954); регенерация стебля и ризоида ацетабулярии прекращалась только при облучении дозами в несколько сотен килорентген (Vacq et al., 1957).

Большое практическое значение имеет вопрос о радиочувствительности семян. Знание радиочувствительности необходимо при работах по облучению семян с целью уничтожения насекомых, по радиоселекции, повышению урожая и т. п.

Радиочувствительность зародыша зависит от возраста и физиологического состояния. Зародыш ячменя наиболее чувствителен к облучению на ранних стадиях проэмбриона (L. Mericle a. R. Mericle, 1957). По мере созревания семян зародыш становится более радиоустойчивым. Для полного подавления роста корешка пшеницы у семян, собранных в фазе молочной спелости, требовалось воздействие в дозе 8 *кр*, а у созревших семян — в дозе 64 *кр* (Энгель, 1951).

Сухие семена более стойки к облучению, чем набухшие. Однако очень сухие семена оказались весьма радиочувствительными. По мере увлажнения таких семян их радиочувствительность сначала уменьшается, а затем начинает возрастать. При облучении семян ячменя в дозе 30 *кр* семена с влажностью от 8 до 30% дали самые длинные проростки, а при содержании воды ниже 8 и выше 30% рост сильно угнетался, при этом наблюдалось сильное повреждение хромосом (Caldecott, 1955). Защитное действие воды объясняют тем, что в водной среде скорее происходит рекомбинация и обезвреживание радикалов, возникающих в семенах при облучении (Sparman et al., 1959).

Торможение роста у проростков из облученных семян связано с ослаблением гидролиза запасных веществ; облученные проростки содержат меньше воды (Bjornseth et al., 1957; Гребинский, Попович, Самойленко, 1960) (рис. 55).

Для полного подавления прорастания семян необходимо облучение в дозах, измеряемых сотнями тысяч рентген. Воз-

действие значительно меньших доз (редко превышающих 10 *кр*) подавляет прорастание почек.

Торможение роста наклюнувшихся семян достигается воздействием уже в дозах 10—20 *кр*, еще меньше дозы подавляют рост проростков (например, 3 *кр* для пятидневных проростков пшеницы) (Васильев, 1962).



Рис. 55. Торможение роста проростков гороха лучами Рентгена: справа — семена, облученные в дозе 10 000 *р*, слева — контроль (ориг.)

Максимальная чувствительность к рентгеновым лучам в дозе 1000 *р* наблюдалась у двухдневных проростков пшеницы. Облучение в этой же дозе, но дробное — в течение 3—5 дней, оказывало слабое влияние на рост (Biebl, 1959).

Лучшим критерием радиочувствительности является выживаемость растений из облученных семян. В табл. 45 приведены данные о критических (за которые обычно принимают величину LD_{50}) и летальных дозах (LD_{100}).

Критическими дозами являются: для клубней картофеля — 5—10 *кр*, пыльцы — 2—15 *кр*, лоз винограда — 7,5 *кр*, луковиц чеснока — 100 *р*, тюльпана — 600 *р*, цикламена — 10 *кр*.

Наиболее стойки к облучению семена крестоцветных и пасленовых. Среди злаков и бобовых имеются как стойкие, так и чувствительные к облучению виды. Существуют также сортовые и индивидуальные отличия семян по радиочувствительности.

Причины различной радиочувствительности не ясны. Корреляции между радиочувствительностью и теми или иными признаками, как правило, действительны только в пределах

Радиочувствительность культурных растений, по выживаемости после облучения сухих семян (по Дубинину, 1961; Преображенской, 1961).
Дозы указаны в тысячах рентген

Растение	Дозы		Растение	Дозы	
	критическая	летальная		критическая	летальная
Арахис	25	50	Овес	25	50
Бобы	10	15	Огурцы	100	200
Брюква	200	300	Перилла	15	25
Вика	50	100	Подсолнечник	50	100
Горох	15—25	25—50	Просо	25	50
Горох пелюшка	50	100	Пшеница	25	50
Гречиха	25	50	Рапс	100	200
Горчица	200	300	Редис, редька	200	300
Канатник	100	200	Рис	75	—
Капуста	100	200	Рожь	10	25
Кенаф	100	200	Рыжик	100	200
Клевер красный	100	200—300	Салат	25	50
Клещевина	100	200	Соя	25	50
Конопля	25	50	Свекла	50	100
Кукуруза	10—15	25	Томаты	50	100
Лисохвост	15	25	Турнепс	100	200
Лен	200	300	Табак	25	50
Лук	50	100	Укроп	15	50
Люцерна	100	200	Фасоль	25	50
Мак	50	100	Шпинат	25	50
Морковь	100	200	Чечевица	25	50
Нут	50	100	Ячмень	100	200

семейства. Например, у бобовых мелкосемянные виды более устойчивы к облучению, чем крупносемянные, а у злаков таких различий не наблюдается.

Семена, содержащие жир, обычно более радиоустойчивы; полиплоиды более стойки, чем диплоиды (Дубинин, 1961).

Радиочувствительность семян зависит от условий их выращивания и в разные годы оказывается различной. Семена сосны из северных районов Швеции оказались более устойчивыми к облучению, чем из южных (Kinachiro a. Simak, 1961).

Рост растений из семян, облученных в высоких дозах, обнаруживает различные морфологические отклонения от нормы, «радиоморфозы», подробный обзор которых можно найти в специальных сводках (Gunkel, 1957).

У сеянцев клена ясенелистного, выросшего из семян, облученных быстрыми нейтронами или рентгеновыми лучами, появилось мутовчатое и очередное расположение листьев вместо нормального супротивного (Привалов, 1961). Описаны раздвоение стебля (джут), усиленное ветвление побегов и корней, фасциации стебля, карликовость, изменение окраски

цветков и плодов, угнетение корневой системы и разнообразные изменения размеров и формы листьев.

Облучение в высоких дозах угнетает развитие репродуктивных органов, но иногда наблюдается ускорение цветения (гладиолус, крокус, табак, цитрусовые и др.). Многие авторы отмечают ускоренное старение у облученных растений.

Облучение в высоких дозах обладает последствием; следующее поколение оказывается также угнетенным (опыты с пшеницей, бобами и др.). У семенного поколения облученного риса усилилась восприимчивость к ложной головне (Thaung Maung Mya, 1961).

С другой стороны, отмечена обратимость угнетающего эффекта облучения, исчезновение его через несколько поколений, например, у культуры ткани скорцонеры (Jonard, 1960).

Отмечено также, что способность к укоренению черенков, взятых от облученных растений, падает. Почки, вырезанные с облученных сеянцев яблони и привитые к необлученным растениям, давали побеги, лишенные почек как боковых, так и верхушечных (Pratt et al., 1959).

Рентгеновское облучение может снимать и, наоборот, удлинять покой; в последнем случае это обусловлено подавлением деления клеток. На гамма-поле у сеянцев плодовых не образовывались верхушечные почки, что объясняется поражением меристемы побега.

Облучение действует на расстоянии. Облучение листьев бобов угнетало рост корня и вызывало появление хромосомных аберраций, что связано с возникновением в облученных клетках антимиотических веществ фенольной природы, передвигающихся в точки роста (Кузин и Крюкова, 1961; Крюкова и Кузин, 1960).

Высокие дозы радиации парализуют движения у растений. Проростки кукурузы из семян, облученных радием, росли горизонтально, а их корни изгибались по направлению к источнику радия (Gager, 1908). Подобные изгибы корней к радиоактивным изотопам наблюдали П. А. Власюк и Д. М. Гродзинский (1956). Рентгеновское облучение парализовало ночное опускание листьев у мимозы и фасоли (Kuster, 1929). Радиомутант гороха потерял способность к геотропизму, возвращавшуюся при обработке гетероауксином; способность к фототропизму сохранилась (Schöldeen a. Burström, 1960).

Торможение прорастания нашло применение при хранении картофеля и ряда овощей. Клубни картофеля, облученные радиоактивным кобальтом Co^{60} в дозе 8 кр, не прорастают свыше года и могут быть использованы в пищу и как техническое сырье (Рубин и др., 1959).

Небольшие дозы рентгеновского или гамма-облучения повышают урожай культурных растений после воздействия на сухие семена (Преображенская, 1961) (рис. 56). Однако та-

кой эффект не постоянен, и более надежные результаты, по нашим данным, дает облучение наклюнувшихся семян мягкими лучами Рентгена, применяющееся в овощных хозяйствах г. Львова (редис облучается в дозе 750 р).

Если подвергнутые γ -облучению сухие семена высеваются после хранения в течение нескольких недель или месяцев, то

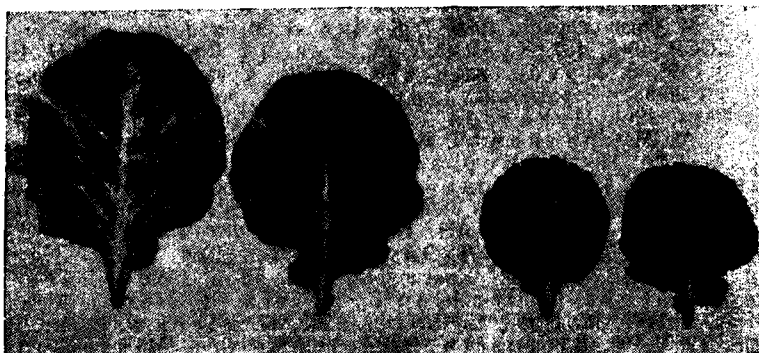


Рис. 56. Радиостимуляция роста капусты: два левых листа капусты выращены из семян, облученных после наклеивания лучами Рентгена в дозе 500 р (ориг.)

стимулирующий эффект исчезает и может смениться угнетающим (Янченко, 1959), так как в таких семенах усиливаются повреждения хромосом; β -облучение не обладает такими свойствами. Показано, что в основе стимуляции роста облученных растений лежит усиление митотической активности и дифференциации (Тимофеев-Рессовский, Лучник, 1960).

* *
*

Проникающая радиация представляет собой новый, еще недостаточно исследованный фактор воздействия, затрагивающий разнообразные процессы роста.

Проникающая радиация уже находит применение как действенное средство задержки прорастания картофеля, лука и других овощей при их хранении в овощехранилищах. Заманчивой является перспектива овладения различными видами радиации как средством стимуляции роста путем предпосевного облучения семян, клубней и т. п. При исследованиях такого рода должна обязательно учитываться генетическая роль ионизирующих излучений.

ЛИТЕРАТУРА

- Бреславец Л. П. ДАН СССР, 1951, 78. Васильев И. М. Действие ионизирующих излучений на растения. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Васильев И. М. и Маслова Е. И. ДАН СССР, 1959, 120. Власюк П. А. и Бидзиля Н. И. ДАН СССР, 1958, 119. Власюк П. А. и Гродзинский Д. М. ДАН СССР, 1956, 105, 6. Гребинский С. О., Попович И. В., Самойленко В. А. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1960, 3. Дубинин Н. П. Проблемы радиационной генетики. М., Госатомиздат, 1961. Крюкова Л. М., Кузин А. М. Физиол. раст., 1960, 7. Кузин А. М. и Крюкова Л. М. ДАН СССР, 1961, 137. Кузин А. М., Сун Чи, Саенко Г. Н. Биофизика, 1958, 3. Преображенская Е. И. Сравнительное изучение радиоустойчивости различных видов и сортов культурных растений. Свердловск, 1961. Привалов Г. Ф. Изв. СО АН СССР, 1961, 9. Рубин Б. А., Метлицкий Л. В., Салькова Е. Г., Мухин Е. Н., Кораблева Н. П., Морозова Н. П. Сб. «Биохим. плодов и овощей», 5. М., 1959. Сорокина О. Н. Сб. «Рост растений». Львов, 1959. Тимофеев-Рессовский Н. В., Лучник Н. В. Тр. Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР, 1960, 113. Трудова Р. Г. ДАН СССР, 1950, 72; 1952, 78. Энгель О. С. ДАН СССР, 1951, 78.
- Янченко К. В. Уч. зап. Красноярск. пед. ин-та, 1959, 1. Vasc Z., Vanderhaeghe F., Damblon J., Errega M., Herve A. Expt. Cell. Res., 1957, 12. Ball E. Growth, 1953, 17. Biebl R. Osterr. Bot. Ztschr., 1959, 106. Bjornseth P., Goksoyr C. a. Mikaelson K. Pysiol. Plant., 1957, 10. Caldecott R. S. Radiat. Res., 1955, 3. Errega M., Forssberg A. Mechanisms in radiobiology. N. Y., 1961. Gager C. S. Memoirs of N. Y. Bot. Garden, 1908, 4. Gailey F. a. Tolbert N. Arch. Biochem. a. Biochys., 1958, 76. Gordon S. A. Proc. Int. Conf. on the Peaceful Uses of Atomic Energy, 1956, 11. Gunkel J. E. Quart. Rev. Biol., 1957, 32. Gunkel J. E. a. Sparrow A. H. Handbuch der Pflancenphysiologie, 1961, 16. Haber A. H. a. Luipold H. J. Amer. J. Bot., 1960, 47. Jonard R. Compt. Rend. Acad. Sci., 1960, 252. Kinachiro O. a. Simak M. Silvae genet., 1961, 10. Klein R. M. Growth and differentiation of plant tissue cultures. Rhythmic and sythetic processes in growth. Princeton, 1957. Krebs A. T. a. Gierlach Z. S. Amer. J. Roentgenol. Rhadium Therapy a. Nuclear Med., 1951, 65. Küster A. Fortscher. Geb. Röntgenstr., 1929, 40. Mackie R. Blume J. a. Hagen C. Amer. J. Bot., 1952, 39. Mericle L. a. Mericle R. Amer. J. Bot., 1957, 44. Porter J. a. Knauss H. Plant Physiol., 1954, 29. Pratt Ch., Einset J. a. Zahur M. Amer. J. Bot., 1959, 46. Rivera V. Rev. Pathol. Gen. et Compar., 1953, 53. Schöldeen C. a. Burström H. Physiol. Plant., 1960, 13. Skoog F. J. Cell. Compar. Physiol., 1935, 7. Spalding J., Langham W. a. Anderson E. Radiat. Res., 1956, 4; 1958, 8. Spalding J., Strang V. a. Sayeg J. Radiat. Res., 1959, 10. Sparrman B. a. Ehrenberg L. Acta Chem. Seand., 1959, 13. Thuang Maung Mya. Nature, 1961, 190. Virgin H. a. Ehrenberg L. Physiol. Plant., 1953, 6. Winter H. Planta, 1954, 44.
-

СОДЕРЖАНИЕ

Основные закономерности поглощения минеральных веществ корневой системой (<i>Н. Г. Потанов</i>)	5
Форма и функция корневой системы	5
Методы изучения корневых систем	9
Методы изучения функции корневой системы	11
Анализ пасоки растений как метод характеристики деятельности корневых систем в природных условиях	11
Методика изучения механизма поглощения веществ срезами тканей растений	13
Методика исследования поглощения веществ одноклеточными организмами	14
Структура корня	17
Зоны роста корня	18
Значение зон роста в поглощении питательных веществ	23
Значение клеточной оболочки в поглощении питательных веществ	33
Механизм поглощения питательных веществ	36
Механизм поступления веществ в корень по <i>Д. А. Сабинину</i>	41
Метаболическое и неметаболическое поглощение веществ корнем	47
Взаимосвязь поглощения веществ и дыхания	48
Механизм взаимосвязи дыхания и поглощения веществ	52
Теория переносчиков	56
Неметаболический механизм поступления веществ в клетку	59
Влияние внешних условий на поглощение питательных веществ корневой системой	65
Влияние концентрации и соотношения минеральных элементов во внешней среде на поглощение и содержание их в растении	66
Взаимодействие анионов при их поглощении корневой системой	69
Влияние азотации на поглощение питательных веществ корнем	73
Влияние содержания кислорода в среде на поглощение питательных веществ корнем	74
Влияние CO_2 во внешней среде на поглотительную деятельность корневой системы	75
Влияние температуры на поглощение веществ корневой системой	77
Литература	85
Физиологическая роль макроэлементов (P, S, K, Ca и Mg) и кислотности внешней среды (<i>С. С. Андреевко</i>)	90
Фосфор	90
Сера	99
Калий	108
Кальций	113
Магний	118
Кислотность среды	122

Л и т е р а т у р а	126
Микроэлементы в питании растений (М. Я. Школьник)	128
Необходимые растениям микроэлементы	128
Учение о биогеохимических провинциях	131
Физиологическая роль микроэлементов	139
Форма микроэлементов, обнаруживаемых в организме	139
Микроэлементы и ферменты	149
Микроэлементы, стимуляторы роста и витамины	164
Микроэлементы, фотосинтетический аппарат, фотосинтез, углеводный, фосфорный и белковый обмены	170
Микроэлементы и развитие растений	176
Микроэлементы, водный режим и устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды и болезням	177
Физиологическая роль отдельных микроэлементов	182
Антагонизм и синергизм ионов, поступление микроэлементов в растение и их распределение по клеточным структурам	200
Значение микроэлементов для практики сельского хозяйства	203
Л и т е р а т у р а	210
Усвоение и превращение азота у растений (В. Л. Крегович, Э. С. Каган)	217
Источники азота у растений. Круговорот азота в природе	217
Фиксация молекулярного азота атмосферы	220
Нитратный азот. Его восстановление до аммиачного азота растениями	228
Ассимиляция аммонийного азота растениями	233
Реакции переаминирования у растений	241
Биосинтез незаменимых аминокислот	247
Биосинтез незаменимых аминокислот ароматического ряда	248
Непротеиногенные аминокислоты растений	261
Вторичные превращения аминокислот	263
Роль аминокислот в биосинтезе алкалоидов	265
Биосинтез бедка и нуклеиновых кислот в растениях	267
Обмен азота в растительном организме как целом	277
Взаимосвязь белкового, углеводного и жирового обменов у растений. Влияние внешней среды на азотный обмен растений	283
Л и т е р а т у р а	288
Химические средства управления ростом растений (Н. С. Туркова)	289
Ауксины	289
Восстановители и антиоксиданты	303
Кинины	304
Гиббереллины	305
Ингибиторы роста и гербициды	313
Л и т е р а т у р а	320
Движения растений (Н. С. Туркова)	323
Л и т е р а т у р а	344
Эмбриональный период развития зародыша и почки (С. О. Гребинский)	346
Период покоя и условия его прохождения	350
Физиология прорастания семян	358
Рост вегетативных органов	361
Прорастание семени и формирование проростка	361
Рост корня	361
Рост стебля	369
Рост листьев	378
Вегетативное размножение и его физиологические особенности	387
Созревание семян и плодов	395
Л и т е р а т у р а	404
Основные этапы онтогенеза и развитие генеративных органов цветковых растений (Н. С. Туркова)	407
Основные этапы онтогенеза	408

Особенности эмбрионального периода	408
Развитие представлений о подготовке растений к цветению. Молодость и зрелость	408
Теория стадийного развития	411
Теория циклического старения и омоложения растений Кренке	417
Роль химической регуляции в подготовке к цветению	423
Изменения метаболизма в онтогенезе растений и роль нуклеинового обмена	426
Роль эндогенных ритмов и некоторых пигментных систем в подготовке к цветению	444
Развитие генеративных органов	451
Цветение. Формирование органов цветка. Опыление	451
Сексуализация растений и принципы ее регуляции	455
Макроспорогенез, микроспорогенез, гаметогенез и оплодотворение у покрытосемянных	457
Л и т е р а т у р а	464
Действие проникающей радиации на процессы роста и развития растений (С. О. Гребинский)	467
Действие проникающей радиации на клетку и ее структурные компоненты	469
Облучение и фаза растяжения клетки	471
Л и т е р а т у р а	478

ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

т. II

Переплет художника *И. С. Клейнарда*

Редактор *К. Г. Парсаданова* Технический редактор *И. Л. Тимашева*
Корректоры *М. А. Гришаков, М. И. Эльмус, Л. С. Клочкова,*
В. П. Кададинская

Сдано в набор 2/IX 1966 г.	Подписано к печати 30/VI 1967 г.		
Л-42056	Формат 60×90/16	Физ. печ. л. 30,25	
Усл. печ. л. 30,25	Уч.-изд. л. 33,15	Изд. № 23	
Заказ 275	Бум. тип. № 1	Тираж 7000 экз.	Цена 2 р. 29 к.

Издательство Московского университета
Москва, Ленинские горы, Административный корпус
Типография Изд-ва МГУ. Москва, Ленинские горы