

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. П. НОГТЕВ

**НОВЫЕ КОЛИЧЕСТВЕННО-АНАТОМИЧЕСКИЕ
И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КСЕРОМОРФИЗМА
И ГИГРОМОРФИЗМА РАСТЕНИЙ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 7 VII 1950)

Физиологическое значение линейных размеров живых клеток легко выясняется, если ввести в формулировку „закона Заленского“ некоторые новые величины, производные от линейных размеров клетки, и некоторые новые связанные с этими величинами понятия. Такими величинами являются удельная поверхность живой клетки в ее бестургорном состоянии (s/v), удельная поверхность той же клетки в состоянии полного тurgора (s_1/v_1) и разность между этими двумя величинами

$$c = s/v - s_1/v_1, \quad (1)$$

представляющая „запас упругой сократимости“ эластичной клеточной оболочки при полном увядании клетки (при падении тургора клетки до нуля) или „запас упругой растяжимости“ оболочки при противоположном направлении процесса, т. е. при полном насыщении клетки водой (при повышении тургора клетки от нуля до возможного максимума).

При этом имеют значение три количественные зависимости, существенные в физиологии клетки вообще и в физиологии ксероморфизма и засухоустойчивости в частности, а именно:

1. Удельная поверхность (s/v) клетки (как и всякого тела) изменяется обратно пропорционально ее линейным размерам.

2. Запас упругой сократимости или, соответственно, упругой растяжимости эластичной клеточной оболочки изменяется также обратно пропорционально линейным размерам тургороспособной клетки.

3. При данной величине упругости клеточной оболочки запас ее упругой растяжимости c увеличивается с увеличением концентрации тургорогенов (осмотически деятельных веществ) в клеточном соке, и это увеличение запаса растяжимости оболочки происходит до достижения оболочкой предела ее упругого растяжения (или предела упругой деформации).

Из обратно пропорциональной зависимости между линейными размерами и удельной поверхностью клетки следует, что при переходе клетки из бестургорного состояния в состояние тургора, т. е. при насыщении клеткой воды, ее линейные размеры увеличиваются, а удельная поверхность (s/v) уменьшается и при полном насыщении клетки водой становится равной s_1/v_1 , а при обратном процессе увядания клетки ее линейные размеры уменьшаются, а удельная поверхность увеличивается до s/v . Следовательно, при любых изменениях тургорного состояния клетки всегда $s/v > s_1/v_1$.

В общеизвестном уравнении сосущей силы клетки $S = P - T$, равенство между P и T устанавливается лишь после того, как клетка, насыняя воду, полностью исчерпает запас упругой растяжимости

своей оболочки ($s/v - s_1/v_1$), в результате чего клетка насыщается водой и полностью теряет свою сосущую силу. Эта зависимость между сосущей силой клетки (S) и запасом упругой растяжимости ее оболочки (c), выраженным в миллиметрах, позволяет ввести еще одну новую величину для характеристики сосущих свойств клеток и тканей, слагаемых этими клетками. Эту новую величину мы называем „тургорным квотиентом сосущей силы“ клетки (Q , атм.). Тургорный квотиент сосущей силы клетки — это та часть полной сосущей силы клетки, которая приходится в среднем на каждую единицу запаса упругой растяжимости или сократимости ее оболочки. Следовательно,

$$Q = \frac{S}{c} = \frac{S}{s/v - s_1/v_1}, \quad (2)$$

где S — полная сосущая сила клетки (в ее бестургорном состоянии) в атм.

При сосании клеткой воды и при увеличении ее тургора, рассматриваемый тургорный „квотиент“ Q представляет „абсолютную меру расходования“ клеткой ее сосущей силы (на каждую единицу запаса

упругой растяжимости оболочки. При обратном направлении процесса, т. е. при потере клеткой воды, при снижении ее тургора и увядании, Q есть „абсолютная мера нарастания“ сосущей силы (на каждую единицу запаса упругой сократимости оболочки).

Из сказанного ясно, что понятие

„квотиента сосущей силы“ применимо лишь для тургороспособных клеток и тканей.

Процентное отношение Q к полной сосущей силе S клетки дает нам еще одну новую величину, называемую нами „тургорным коэффициентом“ K сосущей силы клетки: $K = Q \cdot 100/S$.

Для тургороспособных клеток, имеющих правильную геометрическую форму, а именно для клеток палисадной паренхимы листьев, уравнение (1) с достаточной точностью можно вычислить, проведя предварительные измерения на клетках при помощи окуляр-микрометра и снимая тургор при помощи гипертонического раствора сахарозы.

Представим себе, что мы имеем вертикальный ряд тургороспособных клеток, одинаково не насыщенных водой и последовательно уменьшающихся в своих размерах в направлении от нижнего конца ряда к верхнему, и пусть этот вертикальный клеточный ряд окружен со всех сторон обкладкой из крупных живых паренхимных клеток, с одинаковой концентрацией тургорогенов в их соке. Пусть основание всего этого клеточного комплекса получает связь с водной поверхностью, а боковая поверхность, граничащая с атмосферой, паронепроницаема ввиду сильной кутинизации наружных утолщенных клеточных стенок, обращенных в сторону атмосферы (см. рис. 1).

Тогда различия в линейных размерах, удельных поверхностях и запасах упругой растяжимости оболочек живых клеток, расположенных в один вертикальный ряд в порядке последовательного уменьшения величины этих клеток, создают дополнительную чисто физическую причину, действующую снизу вверх и усиливающую односторонний

ток воды вдоль этого ряда клеток в направлении от нижних клеток к верхним. В таком вертикальном ряду тургороспособных клеток запасы упругой растяжимости оболочек будут последовательно увеличиваться от нижней клетки к верхней (см. рис. 1).

Во всем вертикальном ряду таких клеток самая нижняя (в нашей схеме) и самая крупная клетка, непосредственно соприкасающаяся с водой и обладающая самым малым запасом упругой растяжимости оболочки, первая насытится водой и полностью потеряет свою сосущую силу. В момент, когда нижняя клетка, быстро исчерпав малый запас упругой растяжимости своей оболочки, достигла по этой причине равенства между P и T и потеряла сосущую силу, верхние клетки последовательно увеличивают кверху запасы упругой растяжимости своих оболочек и в связи с этим последовательно увеличивают (для каждой клетки) время работы всасывания. Поэтому более мелкие клетки непрерывно тянут воду из нижних клеток *. Как только некоторое насыщение водой достигнет до верхней клетки, соприкасающейся с наружной атмосферой, вступает в действие и второй физический фактор, а именно испарение, удерживающее верхнюю клетку в состоянии стойкого недосыщения водой и тем самым активизирующее ее сосущую силу ⁽²⁾. Следовательно, при анализе физических причин, обуславливающих одностороннее передвижение воды вдоль вертикального ряда неодинаковых по размерам паренхимных клеток, надо учитывать не одну, а две причины, из которых одна, а именно испарение воды верхними клетками действует сверху вниз, и другая — различия в запасе упругой растяжимости клеточных оболочек — действует снизу вверх. Обе эти причины действуют совместно и тянут воду в одном и том же направлении.

Эта простая и ясная физическая схема одностороннего тока воды в зависимости от размеров клеток и запасов упругой растяжимости их оболочек ни в какой мере не претендует, конечно, на исчерпывающее решение вопроса о полной картине физиологического процесса поддержания одностороннего тока воды и растворенных в ней веществ через ряд живых клеток. Процесс этот, несомненно, очень сложен и состоит из нескольких взаимно-координированных биохимических и физических „звеньев“, далеко еще не изученных.

Последовательное уменьшение размеров тургороспособных клеток в вертикальном ряду клеток не может не отразиться на конечных стадиях роста и дифференцировки таких клеток, поскольку они еще молоды и пластичны, т. е. поскольку они еще находятся в меристематическом состоянии. Одностороннее движение воды в направлении „мельчания“ клеток и увеличения запаса упругой растяжимости их оболочек чисто физически поляризует рост таких клеток (в направлении движения тока воды), т. е. стимулирует превращение таких молодых клеток в прокамбимальные клетки (по главным линиям односторонне направленного сосания воды в меристематической паренхиме). Только так можно понять установленную Заленским корреляцию между мелкоклеточностью, малыми размерами устьиц, большим числом их на единицу поверхности и усиленным развитием проводящих пучков в листьях и стеблях ксероморфных растений.

Большая удельная поверхность мелких клеток паренхимы листьев ксерофитов обусловливает соответственно большую суммарную удельную поверхность межклетников листовой паренхимы. Вследствие этого на каждую единицу объема межклетников, например на 1 μ^3 , увеличивается газообменная и испаряющая поверхность клеточных оболочек,

* По тем же причинам клетки среднего вертикального ряда (в нашей схеме) будут в какой-то мере отсасывать воду из боковых более крупных клеток, образующих паренхимную обкладку вокруг среднего вертикального ряда клеток.

ограничивающих каждый данный межклетник. По этой причине усиливается фотосинтетический и дыхательный газообмен между клетками мезофилла и межклетниками, а через многочисленные мелкие устьица в эпидермисе этот усиленный газообмен связывается и с наружной атмосферой, усиливается общий оборот углекислоты и кислорода между клетками мезофилла, атмосферой межклетников и наружной атмосферой, а все это означает для растения повышение интенсивности фотосинтеза и дыхания, если только водоснабжение растения не падает ниже известной критической нормы. Одновременно и по тем же причинам увеличивается интенсивность испарения с пропитанных влагой оболочек клеток мезофилла в систему межклетников того же мезофилла. Большое количество (на единицу поверхности) мелких устьиц, обуславливающих по закону Стефана высокую скорость диффузии водяных паров, обеспечивает быстрый отвод водяных паров из паренхимы листа во внешнюю атмосферу, что в свою очередь поддерживает на достаточно высоком уровне транспирационную работу листьев, как верхних концевых двигателей восходящего водного тока у ксерофитов. Получается любопытная и поучительная картина: сильно сокращая свою наружную испаряющую и газообменную поверхность (в особенности по отношению к их подземным частям), ксерофиты возмещают эту редукцию усиленным развитием внутренней газообменной и испаряющей поверхности, что обеспечивается мелкоклеточностью паренхимы листьев и первичной коры стеблей (за исключением суккулентов), большой удельной поверхностью паренхимных клеток и, соответственно, межклетников листьев и стеблей, широким диапазоном упругих расстяжений и сокращений клеточных оболочек, позволяющим листьям и травянистым стеблям ксерофитов сохранять в себе широкий диапазон тurgесцентности, газообмена и сосущей силы даже при резких колебаниях влажности во внешней среде.

В заключение приводим для примера результаты определения вводимых нами новых количественно-анатомических и физиологических показателей клеток палисадной паренхимы листьев некоторых травянистых растений.

В приводимой ниже таблице h — высота палисадных цилиндрических клеток листьев в бестургорном состоянии, R — радиус тех же клеток, h_1 — высота тех же клеток в состоянии полного тургора, R_1 — их радиус в состоянии полного тургора и т. д. (см. табл. 1).

Таблица 1

Время опре-дления	Растение	h в мм	R в мм	S/v в $\text{мм}^2/\text{мм}^3$	h_1 в мм	R_1 в мм	S_1/v_1 в $\text{мм}^2/\text{мм}^3$	$C = S/v - S_1/v_1$ в $\text{мм}^2/\text{мм}^3$	S в атм.	$Q = S/c$ в атм.	$K = Q \cdot 100 / S$ $K_{\text{ср}} = 0,00$
20 V 1950	Люцерна гибридная	0,028	0,008	284,48	0,033	0,008	280,53	3,95	13,33	3,37	25
19 V 1950	Эспарцет посевной	0,026	0,007	323,45	0,031	0,007	318,75	4,7	18,81	4	21
8 VI 1950	Клевер красный	0,019	0,006	385,54	0,025	0,007	327,73	57,81	10,71	0,19	2

Горьковский сельскохозяйственный институт

Поступило
10 VI 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ К. А. Тимирязев, Соч., 3, 1937. ² Н. А. Максимов, Физиологич. основы засухоустойчивости растений, Л., 1926. ³ Н. А. Максимов, Краткий курс физиологии растений, М., 1949. ⁴ С. П. Костычев, Физиология растений, ч. 2, М. — Л., 1933.