

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. П. НОГТЕВ

**СКОРОСТЬ ОСМОТИЧЕСКОГО ПОСТУПЛЕНИЯ ВОДЫ
И ВОДНЫХ РАСТВОРОВ В РАСТИТЕЛЬНУЮ КЛЕТКУ
И ВЕЛИЧИНЫ, ЕЕ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 14 V 1951)

В работе (1) мы ввели некоторые новые понятия и связанные с ними величины, существенные для понимания особенностей водного режима у разных типов ксерофитов, гигрофитов и мезофитов.

При данном градиенте концентрации воды и растворенных веществ по ту и другую сторону от клеточной оболочки и плазмалеммы, скорость осмотического поступления воды и растворенных веществ в растительную клетку, кроме градиента, сильно зависит еще от трех величин, в свою очередь зависящих от линейных размеров клетки, а именно: а) от удельной (а не абсолютной) осмотирующей поверхности (s/v) клетки, б) от удельного запаса ($s/v - s_1/v_1$) упругой растяжимости и сократимости клеточной оболочки и в) от quotиента Q упругого (тургорного) противодействия со стороны растягиваемой клеточной оболочки, через которую происходит эндосмос водного раствора. Здесь обозначают: s — осмотирующую поверхность, v — объем клетки, s_1, v_1 — соответственно, поверхность и объем клетки при максимальном тургоре.

Но чем мельче клетка, тем большая осмотирующая поверхность оболочки и плазмалеммы приходится на каждую единицу объема клеточного протопласта.

Скорость свободной диффузии водного раствора, с физико-химической стороны, определяется законом Фика, выражаемым следующим уравнением

$$\frac{dm}{dt} = - Dq \frac{dc}{dx}, \quad (1)$$

где dm/dt — скорость диффузии; q — площадь, через которую происходит диффузия; dc/dx — градиент концентрации воды или растворенного вещества; D — коэффициент диффузии, зависящий от молекулярного веса диффундирующего вещества и от абсолютной температуры.

Закон Фика о скорости свободной диффузии раствора, выраженный уравнением (1), приводится С. П. Костычевым (2) в главе «Основы физиологии поступления и передвижения веществ». Д. Л. Рубинштейн (3) полагает, что закон Фика может быть применен и к проникновению раствора в клетку через ее оболочку и плазму, если коэффициентом свободной диффузии D заменить коэффициентом проницаемости P . Однако такая замена имеет только чисто формальное значение и лишена практического смысла, так как при этом не раскрываются те физические факторы и величины, которые определяют значение коэффициента P .

Наши исследования показывают, что закон Фика, выраженный уравнением (1), не применим к решению вопроса о скорости осмотического поступления воды и растворенных веществ в тургесцирующую клетку по двум причинам:

1) Закон Фика по своему содержанию слишком узок в том смысле, что при определении скорости диффузии раствора он совершенно не учитывает важного значения соотношения между величиной трансдиффузионной поверхности и объемом того внутреннего пространства, куда направлен градиент концентрации и которое замкнуто этой поверхностью.

2) Закон Фика ограниченно справедлив именно только для случая свободной диффузии вещества, но никоим образом не может определять скорость эндосмоса воды и растворенных веществ, так как, наряду с недоучетом соотношения поверхности и объема, он не учитывает наличия упругой мембраны, через которую происходит эндосмос водного раствора и в которой в ходе процесса возникают и нарастают упругие силы, направленные против эндосмоса, снижающие (в прогрессии) скорость эндосмоса и способные, в конце концов, свести эту скорость к нулю.

Все это показывает, что скорость осмотического проникновения воды и растворенных веществ в клетку выражается не законом Фика, а другим законом, учитывающим не только величину градиента концентрации, но и величину удельной осмотирующей поверхности клетки, а также величину упругого (тургорного) противодействия со стороны растягиваемой клеточной оболочки.

Если обозначить T (в атм. или в барах) максимальное тургорное противодействие со стороны растянутой оболочки (в момент предельного насыщения клетки водой) *, то величина quotиента тургорного противодействия со стороны клеточной оболочки будет:

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

Размерность Q выражается в атмосферах \times см, или в барах \times см, или в дина/см.

При увеличении тургора клетки величина Q есть средняя мера нарастания упругого противодействия оболочки, снижающего (на каждую единицу удельного запаса упругой растяжимости оболочки) скорость эндосмоса в клетку водного раствора. При уменьшении тургора клетки Q есть средняя мера уменьшения упругого противодействия оболочки, соответственно повышающего (на каждую единицу удельного запаса упругой сократимости оболочки) скорость эндосмоса в клетку.

Нетрудно видеть, что quotиент тургорного противодействия со стороны клеточной оболочки выражается той же величиной, что и тургорный quotиент сосущей силы клетки, понятие о котором было дано в нашей предыдущей работе (1). Разница только в том, что при определении понятия тургорного quotиента сосущей силы клетки мы исходим из максимальной величины осмотического давления клеточного сока, свойственной клетке в бестургорном (обезвоженном) состоянии, а при определении понятия quotиента тургорного противодействия оболочки мы исходим из максимальной величины тургорного противодействия, уравнивающего полное осмотическое давление клеточного сока (в момент полного насыщения клетки водой).

Из формулы (2) видно, что quotиент тургорного противодействия оболочки, снижающего скорость осмотического поступления в клетку водного раствора, тем меньше, чем больше удельный запас упругой растяжимости клеточной оболочки, т. е. чем меньше размеры самой осмотирующей клетки.

Таким образом, закон скорости эндосмоса водного раствора в растительную клетку выражается нами в виде следующего уравнения:

$$\frac{dm}{dt} = -K \left(\frac{s}{v} \right) \left(\frac{I}{Q} \right) \frac{dc}{dx}, \quad (3)$$

* 1 бар = 1 дина/см².

где K — коэффициент осмоса в условиях тургора (зависящий от молекулярного веса осмотирующего вещества, от толщины и свойств клеточной оболочки и от температуры).

Из нашего уравнения (3) видно, что скорость осмотического поступления в клетку водного раствора прямо пропорциональна удельной осмотирующей поверхности клетки, а также градиенту концентрации раствора по ту и другую сторону от осмотирующей замкнутой клеточной оболочки и плазматической перепонки и обратно пропорциональна квотиенту тургорного (упругого) противодействия со стороны клеточной оболочки.

В живой растительной клетке градиент концентрации воды и растворенных веществ поддерживается, как правило, на высоком (различном для разных клеток) уровне, причиной чего являются полупроницаемость протоплазмы и активная биохимическая работа самой клетки. Что же касается величины удельной осмотирующей поверхности, то она тем больше, чем меньше сама клетка.

Из уравнения (3) также видно, что скорость эндосмоса водного раствора в клетку тем больше, чем меньше квотиент тургорного (упругого) противодействия со стороны клеточной оболочки, который в свою очередь тем меньше, чем меньше размеры самой осмотирующей клетки.

Итак, мы приходим к окончательному выводу, что при данной величине градиента концентрации водного раствора по ту и другую сторону от клеточной оболочки и примыкающего к ней наружного пограничного плазматического слоя, скорость осмотического поступления в клетку воды и растворенных веществ тем больше, чем меньше размеры самой клетки.

Необходимо особо подчеркнуть, что этот вывод и само уравнение (3), его выражающее, относятся только к осмотическому механизму поступления в клетку воды и растворенных веществ и не применимы к обменному адсорбционно-десорбционному механизму поступления в клетку катионов и анионов минеральных солей, поскольку этот обменный адсорбционно-десорбционный механизм поступления солей в какой-то степени не зависит от осмотического механизма поступления в клетку воды (хотя связь между обоими этими механизмами, несомненно, имеется и будет, вероятно, раскрыта). Однако закон скорости эндосмоса, выраженный уравнением (3), полностью применим к скорости поступления в клетку таких жизненно важных веществ, как кислород, растворенный в воде и потребляемый в процессе дыхания, и углекислота, растворяющаяся в воде клеточных оболочек, диффундирующая к зеленым пластидам и потребляемая в процессе фотосинтеза.

Применение закона скорости эндосмоса к скоростям поступления в нее кислорода для дыхания и растворенной углекислоты для фотосинтеза хорошо объясняет уже установленные факты повышенной интенсивности дыхания и фотосинтеза в ксероморфных листьях верхних ярусов растения и вообще в листьях ксерофитов.

Для экспериментальной проверки нашего вывода, что при данной величине градиента концентрации водного раствора по ту и другую сторону от клеточной оболочки и примыкающей к ней плазмалеммы скорость эндосмоса в клетку воды тем больше, чем меньше размеры самой клетки, мы, при участии В. С. Бадаляна, провели следующий модельный осмометрический опыт.

Из листов целофана одной и той же толщины и одного и того же сорта были изготовлены две пары осмометров (по типу осмометров Дютроше). Целофановая мембрана характеризуется значительной упругостью и поэтому целофановые осмометры в ходе процесса эндосмоса модельно воспроизводят и эффект удельного запаса упругой растяжимости оболочки осмометра, и эффект квотиента тургорного (упругого) противодействия со стороны растягиваемой оболочки, и эффект удельной осмотирующей поверхности.

Изготовленные для опыта целлофановые осмометры каждой пары имели форму конусовидных мешков и различались только по своим размерам. Осмометры были наполнены нормальным раствором сахарозы, подкрашенным генциан-виолетом, в них были вставлены вертикальные стеклянные трубки и все 4 осмометра вместе были погружены в общий кристаллизатор с водопроводной водой. Скорость осмотического поступления воды в целлофановые осмометры определялась по объемам столбиков подкрашенного сахарного раствора, поднявшихся в единицу времени по трубкам и отнесенным к единице первоначального объема соответственного осмометра.

Результаты этого модельного осмометрического эксперимента приводятся в следующей таблице (v — начальный объем осмометра, h — его высота, D — диаметр его основания) (см. табл. 1).

Таблица 1

Варианты опыта	№ осмометров, их первоначальные объемы и линейные размеры	Объем поднявшегося за 1 час столбика сах. раствора в трубке в мм ³	Скорость эндосмоса воды в минуту на каждый см ³ нач. объема осмометра в мм ³ /мин
I	Большой № 1 $\left\{ \begin{array}{l} v = 180 \text{ см}^3 \\ h = 4,5 \text{ см} \\ D = 7,5 \text{ см} \end{array} \right.$	918,45	0,085
	Малый № 2 $\left\{ \begin{array}{l} v = 60 \text{ см}^3 \\ h = 3,5 \text{ см} \\ D = 5,5 \text{ см} \end{array} \right.$	635,85	0,177
II	Большой № 3 $\left\{ \begin{array}{l} v = 245 \text{ см}^3 \\ h = 6 \text{ см} \\ D = 7 \text{ см} \end{array} \right.$	196,313	0,013
	Малый № 4 $\left\{ \begin{array}{l} v = 50 \text{ см}^3 \\ h = 3 \text{ см} \\ D = 5 \text{ см} \end{array} \right.$	913,693	0,305

Из табл. 1 видно, что в I варианте опыта скорость осмотического поступления воды в малый осмометр № 2 больше чем вдвое превышала скорость поступления воды в большой осмометр № 1, а во II варианте скорость эндосмоса воды в малый осмометр № 4 превышала скорость эндосмоса воды в большой осмометр № 3 даже в 23,5 раза. Резкое возрастание разности в скорости эндосмоса воды в большой и малый осмометры II варианта по сравнению с I вариантом объясняется, очевидно, тем, что и разности в линейных и объемных размерах между осмометрами II варианта гораздо больше, чем разности в размерах между осмометрами I варианта.

Таким образом, и экспериментальная проверка подтверждает правильность установленного нами закона о том, что при данном градиенте концентрации раствора по ту и другую сторону от осмотирующей упругой замкнутой перепонки скорость эндосмоса водного раствора в растительную клетку повышается с уменьшением размеров клетки, соответственным увеличением ее удельной осмотирующей поверхности, удельного запаса упругой растяжимости оболочки и соответственным уменьшением квотента тургорного (упругого) противодействия со стороны растягиваемой клеточной оболочки.

Горьковский сельскохозяйственный институт

Поступило
14 V 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ В. П. Ногтев, ДАН, 74, № 1 (1950). ² С. П. Костычев, Физиология растений, ч. 2, М. — Л., 1933. ³ Д. Л. Рубинштейн, Общая физиология, М., 1947.