

ТЕМА 4 ВОДНЫЙ ОБМЕН И МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

1 Водный обмен растений

Поглощение воды клеткой. Вода должна пройти сквозь две мембраны (плазмалемму и тонопласт) и через лежащую между ними цитоплазму (мезоплазму). Обычно все три структуры рассматриваются как единый мембранный барьер.

Осмотический механизм поступления воды. Диффузия воды через избирательно проницаемую мембрану называется осмосом; концентрация растворенных веществ в вакуоли служит мерой максимальной способности клетки поглощать воду.

Осмотическое давление можно выявить только в том случае, если раствор помещен в сосуд с избирательно проницаемой мембраной, по другую сторону которой находится растворитель. Таким образом, состояние осмотического давления в отсутствие проницаемой мембраны как бы потенциально, и поэтому ему дали название «осмотический потенциал» и обозначили буквой P . Установлено, что осмотический потенциал пропорционален температуре и концентрации вакуолярного сока. Следовательно, величина P не является постоянной.

Для расчета потенциального давления закон Бойля–Мариотта для газов применяют формулу: $P = iCRT$, где C – концентрация раствора в молях; T – абсолютная температура; R – газовая постоянная; i – изотонический коэффициент (равный $1 + a(n - 1)$, где a – степень ионизации; n – количество ионов, на которое диссоциирует молекула электролита).

В последние годы установлено, что транспорт воды осуществляют специальные белки – аквапорины, формирующие в мембране селективные для воды каналы. Название «аквапорины» произошло от лат. *agua* – вода и греч. *poros* – отверстие. Молекула такого белка состоит из шести субъединиц, пересекающих липидный бислой. Внутренняя поверхность поры гидрофильна, что позволяет молекулам воды легко проникать через мембрану.

Коллоидно–химический механизм (набухание) поступления воды. В клетку вода может поступать и в результате набухания. Набуханием называют поглощение жидкости или пара высокомолекулярным веществом (набухающим телом), сопровождаемое увеличением объема. Явление набухания обусловлено коллоидными и капиллярными эффектами. В протоплазме наблюдается набухание на коллоидной основе (гидратация протоплазматических коллоидов), а в клеточной стенке – за счет капиллярного (накопление воды между микрофибриллами и в межмембранных пространствах) и коллоидного (гидратация полисахаридов, особенно гемицеллюлоз) эффектов; в вакуоли, как правило, набухающих тел нет.

Корень обладает одним важным свойством – **положительным гидротропизмом**, т.е. при недостатке воды растущие части корня изгибаются и растут в сторону влажных участков почвы.

Для поступления воды в корень необходимо, чтобы водный потенциал ризодермиса был меньше, чем водный потенциал почвенного раствора; в этом случае вода начнет поступать в клетки.

Все многообразие древесных растений по характеру строения и развития корневых систем делят на три основные группы:

- с глубоко идущей в почву *якорной корневой системой* (лиственница, дуб, липа, робиния и др.);
- с *поверхностной корневой системой* (ель, ясень, рябина и др.);
- с *промежуточным типом корневых систем*, включающим в зависимости от лесорастительных условий как глубоко идущую, так и поверхностную корневую систему (сосна, береза, осина, многие клены, ольха и др.).

Далеко не вся корневая система всасывает воду. Этой способностью обладают лишь молодые корневые окончания. Вода поглощается клетками зоны корневых волосков, а также зоны растяжения. *Поглощающие корни* относятся к последнему порядку ветвления. Для них характерно первичное строение, отсутствие камбиального слоя. Основная их функция поглощение воды и элементов минерального питания из почвы, тогда как для ростовых – увеличение размеров корневых систем.

Существуют две основные гипотезы, объясняющие *механизм действия корневого давления*:

Осмотическая теория основана на явлениях осмоса. В сосудах центрального цилиндра поглощающего корня всегда находится раствор определенной концентрации, обладающий сосущей силой, равной целиком осмотическому давлению, так как в мертвых элементах ксилемы отсутствует тургорное давление. Поэтому вода будет отсасываться от ближайшей к сосуду клетки. Теряя воду, эта клетка будет развивать большую сосущую силу, что позволит ей отнимать воду от соседней с ней клетки и т.д. Клетки коровой паренхимы и центрального цилиндра корня будут испытывать недонасыщение водой. Этот дефицит коснется и корневого волоска, способного поглощать воду из почвы. При этом распределение величины осмотического давления в ряду клеток, проводящих воду, не играет никакой роли, ибо основным фактором осмотического поглощения воды выступает сосущая сила клеток.

Метаболическая теория основывается на допущении, что клетки корня, через которые наблюдается односторонний ток воды, обладают полярностью. На противоположных сторонах осуществляются диаметрально разные процессы: на одной (обращенной к периферии) синтезируются осмотически активные сахара, а на противоположной – инертный в осмотическом отношении крахмал. В первом случае осмотическое давление и сосущая сила будут больше, следовательно, к этой стороне клетки будет поступать вода от соседней клетки и выдавливаться с противоположного конца в сторону сосуда. Так создается непрерывный односторонний ток воды в корневой системе, как результат развиваемого в корнях корневого давления.

Растения испаряют значительную часть поглощаемой воды. В испарении принимают участие три структуры:

1. Устьица – поры, через которые диффундирует вода, испаряющаяся с поверхности клеток (около 90 % от всей потерянной воды при открытых устьицах).

2. Кутикула – восковой слой, покрывающий эпидермис листьев и стеблей; через нее проходит вода, испаряющаяся с наружных оболочек клеток эпидермиса (около 10 %).

3. Чечевички, почки – обычно их роль в испарении воды очень мала, но у листопадных деревьев после сбрасывания листьев через них теряется основная масса воды.

В процессе устьичной транспирации выделяют следующие фазы: 1) испарение воды с поверхности влажных стенок паренхимных клеток мезофилла в межклетники; 2) диффузия водяного пара к устьичным щелям и выход через них в атмосферу; 3) движение водяного пара от поверхности листа.

Подавляющая часть мощного водного тока, непрерывно проходящего через растение, непосредственно в биохимических превращениях не участвует. В фотосинтезе, дыхании, гидролитических и других реакциях используется не более 1 % поглощенной воды. Активное проявление жизнедеятельности возможно только в водной среде,

Транспорт воды является важнейшей физиологической функцией, в регулировании которой самое непосредственное участие принимают не только внешние, но и главным образом внутренние факторы. Концевые двигатели восходящего тока – нижний (корневое давление) и верхний (присасывающее действие транспирации) взаимосвязаны, а также имеют связь с другими процессами жизнедеятельности, что обеспечивается сложной системой эндогенной регуляции.

Транспорт воды в тканях одного органа называют ближним, а между органами – дальним. Ближний транспорт идет по неспециализированным тканям, для дальнего – имеются специальные ткани – проводящие. Основная масса воды движется вверх по растению: из корней в листья (восходящий ток); небольшая часть – вниз (нисходящий ток). Восходящий ток идет по сосудам (90 %) и ситовидным трубкам, а нисходящий – только по ситовидным трубкам. Лучше изучен восходящий транспорт.

Для поступления воды в корень необходимо, чтобы водный потенциал ризодермиса был меньше, чем водный потенциал почвенного раствора; в этом случае вода начнет поступать в клетки.

Итак, вода, попавшая в корневой волосок или другую клетку корня с помощью одного из механизмов, о которых мы говорили, движется к сосудам ксилемы, т.е. происходит радиальное перемещение воды по тканям корня.

Движение воды в корневой волосок или другую клетку начинается с взаимодействия с оболочкой клеток, затем вода может пройти через плазмалемму и транспортироваться из протопласта одной клетки в протопласт другой через плазмодесмы. В этом случае вода движется по симпласту. Это симпластический путь.

Однако вода могла бы и не заходить в симпласт, а оставаться в клеточной оболочке и двигаться по ней через ткани корня к центральному цилиндру. Это апопластический путь. Но по апопласту вода может двигаться только до эндодермы (до поясков Каспари). Поэтому путь воды по апопласту тут прекращается. Для дальнейшего передвижения она должна обязательно войти в симпласт.

Необходимость переключения движения воды с апопластического на сим-

пластический путь имеет большое значение, так как процесс движения по живой протоплазме клетка может сама регулировать – в отличие от перемещения воды по клеточным стенкам.

Далее вода из клеток паренхимы центрального цилиндра корня поступает в сосуды ксилемы.

Дальний транспорт. Путь, который проходит вода от корневого волоска до испаряющей клетки листа, распадается на две части, различные по протяженности, строению и физиологическим признакам. Первая часть состоит из живых клеток и имеет малые размеры (миллиметры или доли миллиметра). Это два коротких участка: один – в корне, от его поверхности с корневыми волосками до сосудов, которые находятся в его центральном цилиндре; второй – в листе, от сосудов, входящих в состав проводящего пучка, до испаряющей воду в межклетники хлоренхимы. Вторая часть пути – это сосуды, трахеиды, которые представляют собой мертвые трубки. У травянистых растений их длина составляет несколько сантиметров, у деревьев достигает нескольких метров и даже десятков метров.

Вода и минеральные элементы доставляются к каждой клетке надземной части растения благодаря восходящему току по ксилеме. Существует нисходящий флоэмный ток растворов от листьев к корням. Направленный вниз флоэмный ток формируется в клетках мезофилла листьев, где часть воды, которая пришла с ксилемным током, с клеточных оболочек мезофилла переходит во флоэмные окончания.

Вода из клеток листа и непосредственно из сосудов ксилемы поступает во флоэму по осмотическому градиенту, возникающему из-за накопленных в клетках флоэмы сахаров и других органических соединений, образующихся в процессе фотосинтеза.

Нисходящий флоэмный ток доставляет органические вещества тканям корня, где они используются в метаболизме. В корнях окончания проводящих пучков элементов флоэмы, как и в листе, расположены вблизи элементов ксилемы, и вода вновь по осмотическому градиенту поступает в ксилему и движется вверх. Таким образом, происходит обмен воды в проводящей системе корней и листьев (как бы круговорот).

Силу, которая поднимает пасоку вверх по сосудам, назвали корневым давлением. Таким образом, активными двигателями начального восходящего водного тока (корневого давления) являются живые клетки, которые прилегают к нижнему концу проводящей системы растений – это клетки паренхимы корней – нижний концевой двигатель водного потока.

Однако если бы растение постоянно не теряло воду в результате транспирации, то клетки корневых волосков быстро бы насытились водой и ее поступление прекратилось. Поэтому одной из причин возникновения градиента водного потенциала является испарение воды надземными органами.

Чем интенсивнее клетки листьев испаряют воду, тем быстрее она начнет поступать в клетки корней и быстрее транспортироваться вверх по растению. Потеря молекул воды в верхней части водного столба в результате испарения заставляет воду течь по сосудам ксилемы вверх для ликвидации потери. Это вызванное транспирацией движение воды получило название транспирационного тока. Он

обуславливает поступление воды из почвы в растение тоже по градиенту водного потенциала. Из-за транспирации водный потенциал в верхней части растения ниже, чем у основания.

Механизм работы верхнего концевой двигателя несложный. Атмосфера обычно недонасыщена водяными парами, поэтому имеет отрицательный водный потенциал. При относительной влажности воздуха 90 % он составляет 140 бар. У большинства растений водный потенциал листьев колеблется от 1 до 30 бар.

Водный дефицит постепенно от клетки к клетке достигает корней, и активность воды в них снижается. В этом случае вода и поступает из почвы в корень. Таким образом, можно сделать вывод, что перемещение воды по растению, как и поступление ее в корень, связано с градиентом водного потенциала в системе «почва – растение – воздух». Если этот градиент начнет увеличиваться, тем больше воды станут терять клетки листа, т.е. чем сильнее транспирация, тем больше воды теряется.

Работают два двигателя неодинаково, В среднем верхний концевой двигатель развивает силу в 10–15 бар и даже больше, а нижний, как отмечалось, 2–3 бара. Отсюда видно, что главная роль в водном обмене принадлежит верхнему двигателю. Однако при отсутствии листьев у деревьев зимой и ранней весной или после сухого периода основную роль в передвижении воды выполняет нижний двигатель. В поднятии воды по растению нижний концевой двигатель также участвует в условиях большей влажности воздуха, когда транспирация минимальна.

Работой верхнего и нижнего концевых двигателей без труда можно объяснить поднятие воды на несколько десятков сантиметров, пусть метров. А как объяснить поднятие воды на десятки метров (а секвойя достигает высоты 140 м)? Сосуды, по которым вода двигается на большей части своего пути, представляют собой мертвые трубки. Они не могут развивать силы для поднятия воды.

Ответить на этот вопрос помогает теория сцепления, которую предложил английский исследователь Г. Диксон в 1921 г. В соответствии с этой теорией в сосудах образуются непрерывные нити, проходящие от клеток паренхимы корня до клеток паренхимы листьев. Сила, которая заставляет молекулы воды идти друг за другом, была названа силой сцепления (когезия). Непрерывные водяные нити образуются за счет водородных связей. Однако водяные нити сцеплены и со стенками сосудов (адгезия) с силой 300–350 бар. Все это позволяет нижнему и верхнему концевым двигателям поднимать воду по стволу на высоту 140 м.

После появления этой теории анатомы не раз обращали внимание исследователей на образование пузырьков воздуха, которые должны нарушать сцепление между молекулами воды в сосудах. Однако в случае временного исключения какого-нибудь сосуда вода движется по запасным путям (другим сосудам) или апопласту, а воздушные пузырьки постепенно рассасываются при участии живых клеток.

2 Минеральное питание растений

Классификация минеральных элементов. Растения способны поглощать из окружающей среды в больших или меньших количествах практически все эле-

менты периодической системы. Для нормальной жизнедеятельности растительного организма необходима лишь определенная группа основных питательных элементов, функции которых в растении не могут быть заменены другими химическими элементами. В эту группу входят следующие 19 элементов: С, Н, О, N, P, S, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, B, Cl, (Na), (Si), (Co).

Среди этих основных питательных элементов лишь 16 являются **собственно минеральными**, так как С, Н и О поступают в растения преимущественно в виде CO_2 , O_2 и H_2O . Натрий поглощается в относительно высоких количествах некоторыми видами сем. маревых, в частности свеклой, а также видами, адаптированными к условиям засоления, и в этом случае является необходимым. Кремний, который в особенно больших количествах встречается в солоmine злаковых, для риса является необходимым элементом. С, Н, О, N называют **органогенами**.

О минеральном составе растений обычно судят по анализу золы, остающейся после сжигания органического вещества растений. Содержание минеральных элементов (или их окислов) в растении выражают, как правило, в процентах по отношению к массе сухого вещества или в процентах к массе золы. Исходя из количественного содержания минеральных элементов в тканях растений их принято делить на макро- и микроэлементы.

Макроэлементы – элементы, содержание которых выражается величинами от десятков процентов до сотых долей процента – С, О, Н, N, Si, K, Ca, Mg, Na, Fe, P, S, Al.

Микроэлементы – элементы, содержание которых составляет ниже тысячных долей процента. К этой группе относятся Mn, B, Cu, Zn, Ba, Ti, Li, I, Br, Ni, Mo, Co и др.

Иногда элементы, содержание которых составляет миллионные доли процента и меньше, выделяют в группу **ультрамикроэлементов**. Например, Cs, Se, Cd, Hg, Ag, Au, Ra.

Содержание элементов. Углерод в среднем составляет 45% сухой массы тканей, кислород – 42, водород – 6,5 и азот – 1,5, а все вместе – 95%. Оставшиеся 5% приходятся на зольные вещества: P, S, K, Ca, Mg, Fe, Al, Si, Na и др. (S – 0,1; P – 0,2; Mg – 0,2; Ca – 0,5; K – 1).

Качественный состав элементов и их содержание в растении сильно варьируют в зависимости от различных условий. В тканях различных органов растения содержание золы также различно. Из всех органов растения наиболее богаты золой листья. Относительно высокое содержание зольных элементов в коре деревьев, корнях.

Необходимость элементов. Критерии необходимости, введенные Арноном и Стоутом (1937), предполагают, что элемент должен быть включен в процессы обмена и при его отсутствии в среде растение не может пройти весь цикл развития.

Механизмы поглощения веществ корнем. В свободное пространство клетки ионы поступают или из почвенного раствора, если речь идет об эпифите, или из свободного пространства соседних клеток. На первом этапе главными механизмами поглощения являются диффузия и адсорбция, на втором – мембранные транспортные белки, эндоцитоз. Клеточные стенки не могут служить преградой

для поглощаемых веществ, потому что в них находятся межфибриллярные полости, через которые эти вещества свободно диффундируют.

Ту часть объема корня, в которую минеральные вещества проникают или из которой выделяются путем свободной диффузии, называют апопластом. Анатомически апопласт представлен межфибриллярными полостями клеточных стенок и межклетниками. Объем свободного пространства составляет 5–10 % от всего объема корневой системы. Свободное пространство является внешним по отношению к протопластам клеток и внутренним по отношению к внешней среде.

За счет диффузии вещества поступают из почвенного раствора в свободное пространство клетки (межфибриллярные полости), где концентрация их в основном меньше, чем в окружающем растворе. Скорость диффузии мала и уменьшается с увеличением ее продолжительности: за час вещество передвигается на 5 мм, за 24 ч – на 25 мм, а за год – на 500 мм. Поэтому диффузия не может играть важной роли в передвижении растворенных веществ на далекие расстояния, например из корня в лист. Итак, **диффузия является основным механизмом поступления веществ в свободное пространство корня.**

Возможно, что через клеточную стенку вещества проходят не только с помощью диффузии, но и вместе с водой, когда, передвигаясь через мембрану, она захватывает одну или несколько небольших молекул растворенных в ней веществ (массовый ток).

Стенки межфибриллярных полостей, составляющих свободное пространство клеток, имеют отрицательный электрический заряд, например, за счет карбоксильных групп пектиновых веществ, входящих в состав клеточных стенок. Поскольку вещества поглощаются главным образом в ионной форме, то на их поступление будет влиять и этот электрический заряд. Поэтому поступление ионов в свободное пространство клетки зависит не только от разности концентраций, но и от разностей электрических потенциалов. Существование отрицательного заряда на клеточной стенке облегчает поглощение катионов и затрудняет поглощение анионов.

Кроме того, катионы могут адсорбироваться на клеточных стенках, поэтому концентрация катионов около стенок межфибриллярной полости больше, а анионов – меньше; в центре полости она равна концентрации катионов и анионов в наружном растворе. Из центра межфибриллярной полости ионы могут быть выделены в воду в результате диффузии.

Ионы, адсорбированные на стенках межфибриллярных полостей, могут выделяться в солевой раствор путем обмена, причем адсорбированный ион вытесняется ионом, который содержится в солевом растворе в избытке (обменная адсорбция). Например, если корень, выдержанный ранее в растворе кальция, перенести в раствор калия, то кальций будет выделяться из корня в раствор. Если же корень поместить в дистиллированную воду, то этого не произойдет.

Для явлений адсорбции характерна чрезвычайно большая начальная скорость, этим адсорбция отличается от диффузии. Вторым доказательством участия адсорбции в поглощении веществ служит существование состояния насыщения. Характерной особенностью поглощения является малая зависимость его вначале от температуры. Начальное поглощение зависит от величины pH. Особенно силь-

но концентрация водородных ионов влияет на соотношение количеств поглощаемых катионов и анионов.

Итак, интенсивное поглощение вначале, существование состояния насыщения, независимость начального поглощения от температуры и полная зависимость от величины рН – все это доказывает, что в поглощении веществ принимает участие адсорбция. Благодаря высокой скорости, свойственной этому процессу, растение способно достаточно быстро адсорбировать на поверхности корня и затем накапливать в своих клетках необходимые ему питательные вещества из таких разбавленных растворов, какими обычно являются почвенные растворы.

Войдя с помощью диффузии в свободное пространство корня, ионы адсорбируются не только на клеточных стенках, но и на плазмалемме, которая тоже несет электрический заряд. Разность электрических потенциалов на плазмалемме колеблется от 60 до 100, а иногда достигает 180 мВ, причем клетка заряжена отрицательно по отношению к наружному раствору.

На втором этапе поглощения вещество из свободного пространства должно проникнуть в протопласт клетки. Для этого ему необходимо пройти через плазмалемму – основной барьер на пути диффузии ионов и молекул в клетку. Находящиеся в растворе в непрерывном хаотическом движении молекулы растворенного вещества при столкновении с этой мембраной либо отскочат от нее, либо адсорбируются на ней, либо пройдут через плазмалемму. В последнем случае говорят, что мембрана проницаема для данного вещества. Если вещество само пройти через плазмалемму не может, то помогают мембранные транспортные белки, а также эндоцитоз.

Разные механизмы работают не изолированно, а в различных сочетаниях, например «диффузия – адсорбция – переносчик» или «диффузия – адсорбция – ионный насос». В зависимости от природы поглощаемого вещества и условий в клетке удельное значение того или иного механизма изменяется. Организм сам регулирует, какой механизм поглощения должен работать.

Хотя механизмы поглощения веществ делят на пассивные (диффузия, адсорбция) и активные (белки-переносчики, ионные каналы, эндоцитоз), это деление условно, так как для работы любого механизма нужна энергия. Например, для поддержания диффузии нужно, чтобы количество вещества в протопласте было меньше, чем в свободном пространстве клетки. Это возможно, если поглощаемое вещество сразу включается в обмен веществ, а для этого необходима энергия.

Интенсивное поглощение клеткой веществ должно было бы привести к выравниванию концентраций и к прекращению поглощения. Однако этого не происходит, так как поступающие ионы, например нитрат-, сульфат- и фосфат-ионы, быстро включаются в клетке в органические соединения. Скорость включения ионов в обмен веществ в свою очередь определяет скорость их поглощения.

В зависимости от уровня организации процесса различают три типа транспорта веществ в растении: внутриклеточный, ближний (внутри органа) и дальний (между органами).

Внутриклеточный транспорт. Напомним, что ионы из почвенного раствора сначала попадают в свободное пространство клеточной стенки. Затем часть их

транспортируется через плазмалемму в протопласт с помощью транспортных белков. Транспортные белки действуют на очень небольшом расстоянии – 80 нм. Передвижение веществ внутри клетки осуществляется благодаря круговому движению цитоплазмы (циклозису) и направленной поперек этого движения диффузии.

У высших растений движение цитоплазмы происходит с помощью микротрубочек и микрофиламентов. Скорость движения цитоплазмы, достигающая 0,2–0,6 мм/мин, зависит от физиологического состояния клетки и прежде всего от количества АТФ. Вещества, вызывающие разрушение микрофиламентов и разборку микротрубочек, влияют и на внутриклеточный транспорт ионов. Во внутриклеточном транспорте веществ принимают участие также каналы эндоплазматического ретикулума и везикулы Гольджи.

Ближний транспорт в корне. Поглощенные клетками эпидермы корня ионы и продукты их ассимиляции могут двигаться к сосудам центрального цилиндра двумя путями: по симпласту и апопласту.

Корневой волосок – это главный вход в симпласт. Из корневого волоска или других клеток эпидермы поглощенный ион переходит из одной клетки коры в другие по плазмодесмам. Число плазмодесм, связывающих самые мелкие из этих клеток, достигает 20 000–30 000, а иногда даже – 100 000.

Внутри симпласта ионы и их органические производные передвигаются от клетки к клетке по плазмодесмам без преодоления мембран со скоростью 1,5–2,0 см/ч. Войдя в протопласт, ион может затем попасть внутрь эндоплазматического ретикулума. Так как в состав каждой плазмодесмы входит его канал, то попавший в него ион может транспортироваться по симпласту из клетки в клетку, не выходя в цитозоль.

Механизм транспорта ионов по симпласту до конца не выяснен. Предполагают, что это диффузия и массовый ток веществ из клетки в клетку по градиенту концентрации. Этот концентрационный градиент создают корневые волоски, активно поглощая вещества. Допускают возможность и поверхностной миграции ионов вдоль плазмодесм. В этом случае плазмалемма корневых клеток выполняет двойную функцию: поглощение (транспорт веществ через мембрану) и передвижение его вдоль своей внутренней поверхности, которая через плазмодесмы переходит из клетки в клетку. На движение ионов по симпласту влияет внутриклеточный транспорт, ускоряя диффузию вдоль ткани.

Какую роль играют вакуоли в транспорте веществ по симпласту? Ионы не идут через вакуоли, но вакуоли и проводящие ткани корня конкурируют между собой за поглощаемые вещества. Результат конкуренции определяется степенью насыщенности тканей растения солями. У высокосолевых растений, т.е. у растений, вакуоли которых насыщены ионами, основная часть вновь поглощаемых ионов передвигается в сосуды, минуя встречающиеся вакуоли. У низкосолевых растений, т.е. выращенных на разбавленных питательных растворах, большая часть поглощаемых ионов накапливается в вакуолях корневых клеток, что надолго исключает их из прямого транспорта в сосуды.

На продолжительность нахождения иона в клеточном соке влияет его концентрация в почвенном или питательном растворе. Если во внешней среде содер-

жится оптимальное количество иона, то вакуоль не оказывает влияния на его транспорт по симпласту. Если во внешней среде недостаток иона или его нет совсем, то он поступает из вакуоли в цитозоль и потом в симпластический путь. Если во внешней среде избыток иона, то происходит его накопление в вакуоли. Таким образом, вакуоли поддерживают концентрацию данного иона в симпласте постоянной. Поглощение ионов вакуолями снижает их концентрацию в симпласте и обеспечивает создание градиента концентрации, необходимого для транспорта их по симпласту.

Таким образом, корень способен выполнять распределительную функцию, направляя в побеги дефицитные элементы питания и задерживая в вакуолях избыточные или вредные. Это очень важно, так как известно, что по мере старения клеток корня их поглотительная способность падает, однако корень продолжает снабжать надземные органы питательными веществами.

Если концентрация соли в наружном растворе невелика, то большинство ионов, поступающих в корень, попадает к транспортным белкам и далее, пройдя через плазмалемму, – в симпласт. При увеличении наружной концентрации соли транспортные белки плазмалеммы оказываются в какой-то момент «занятыми». При этом часть ионов с током воды поступает в апопласт.

Основным путем апопластного транспорта являются рыхлые первичные клеточные стенки. Однако и в апопласте свобода передвижения ограничена и объясняется тем, что карбоксильные группы клеточной стенки несут отрицательный заряд, поэтому катионы легко адсорбируются на поверхности и могут далее мигрировать по ней в глубь корня, анионы же отталкиваются одноименными зарядами клеточной стенки и поэтому проникают в апопласт труднее. В результате неодинакового проникновения катионов и анионов через клеточные стенки внутри корня создается избыток катионов, а следовательно, положительный потенциал, препятствующий их дальнейшему проникновению.

Между апопластом и симпластом может идти обмен ионами. Он происходит в области пор, где вторичные стенки отсутствуют. Вода с растворенными веществами, находящаяся в апопласте, как бы омывает все клетки коры корня. Если ион, двигаясь по апопласту, встретит свободный белок-переносчик в плазмалемме, то он может пройти в протопласт клетки коры. Следовательно, длина пути, пройденного ионом по апопласту, определяется числом и скоростью работы транспортных белков. Таким образом, ион может попасть в симпласт не только через корневой волосок, но и через любую клетку коры в глубине корня. В протопласте ион включается в обмен веществ или продолжает свое движение уже по симпласту. Передвигаясь по апопласту, вещества, как и вода, встречают меньшее сопротивление, чем при движении через плазмалемму.

Ионы, как и молекулы воды, по апопласту могут двигаться до эндодермы. В эндодерме происходит обязательный переход ионов с апопластного на симпластный путь. Для этого вещества должны пройти через плазмалемму клеток эндодермы, а это в основном активный процесс. Эта необходимость переключения транспорта с апопластного на симпластный путь имеет большое значение, так как любой активный процесс в отличие от пассивного клетка может регулировать.

Растворенное вещество, оказавшееся в протопласте эндодермальной клетки

и не включившееся здесь в обмен веществ, либо перемещается дальше из клетки в клетку по симпласту, либо вновь проходит через плазмалемму в какой-нибудь точке с внутренней стороны от пояска Каспари и после этого двигается опять по апопласту.

Основным механизмом передвижения по апопласту тоже считают диффузию и массовый ток. Следовательно, скорость транспорта веществ по апопласту зависит от скорости транспирации.

Доказательством того, что вещества передвигаются и по апопласту, и по симпласту, являются следующие факторы: 1) существование поясков Каспари, прерывающих движение по апопласту; 2) в процессе движения ионов происходят их превращения, а это возможно лишь в симпласте; 3) ионы могут перемещаться быстро и на большие расстояния в отсутствие массового тока, причем вода и вещества передвигаются с разной скоростью; 4) о транспорте ионов по симпласту свидетельствует и зависимость этого процесса от температуры, снабжения ассимилянтами, интенсивности света, присутствия в среде ингибиторов метаболизма.

В процессе транспорта веществ в корне, каким бы ни был их основной путь – по симпласту или по апопласту, – они, по крайней мере, дважды должны пройти через плазмалемму: на входе в симпласт и на выходе из него. В более сложных случаях движение через симпласт может быть связано с прохождением через мембраны эндоплазматической сети или каких-нибудь других органелл.

Доля участия каждого пути в транспорте веществ очень сильно зависит от физиологического состояния растения, интенсивности транспирации и концентрации наружного раствора. Транспорт по апопласту зависит, прежде всего, от движения воды через корень, поэтому этот путь называют водозависимым.

Транспорт по апопласту может играть существенную роль в крайних условиях: повышенная транспирация при высокой температуре, высокая концентрация наружного раствора при внесении удобрений, высокая насыщенность тканей солями. Симпластический транспорт преобладает в оптимальных условиях.

Симпластный путь является главным для многих ионов, при этом некоторые из них, особенно азот и фосфор, во время транспорта включаются в химические соединения. В результате эти элементы продолжают свой путь к проводящим тканям корня уже не в свободной форме, а в составе органических веществ.

Движение ионов к сосудам происходит довольно быстро. Конечным этапом ближнего транспорта в корне является выделение ионов и продуктов их первичной ассимиляции в сосуды. До сих пор не решен вопрос о механизме поступления ионов в мертвые сосуды ксилемы.

Общий характер ближнего транспорта ионов в корне можно представить так: анионы, а в определенных условиях и ионы калия передвигаются в сосуды активно, с помощью транспортных белков, а катионы натрия, кальция, магния пассивно диффундируют вдоль электрохимического градиента, который возникает в результате действия этих насосов. Поступление ионов и молекул в сосуды ксилемы может происходить не только пассивно, но и активно, с помощью транспортных белков. Поступление веществ в сосуды зависит не только от скорости поглощения ионов, но и от интенсивности дыхания и возраста корня. С возрастом в составе пасоки увеличивается доля элементов, запасенных ранее в вакуолях.

Корень регулирует равномерность поступления в надземные органы элементов минерального питания. Минеральные ионы и продукты их первичной ассимиляции поступают в сосуды, за ними по законам осмоса входит вода, и возникает корневое давление. Транспирация и корневое давление способствуют массовому току элементов минерального питания по сосудам в побеги. Ионы, попавшие в проводящие ткани побега, вновь поглощаются клетками стебля или листьев.

Ближний транспорт в листе. Крупные проводящие пучки, переходящие из стебля в лист, либо разветвляются в нем на все более мелкие пучки второго, третьего и других порядков (у двудольных), либо проходят вдоль всей листовой пластинки в виде параллельных линий, связанных тончайшими боковыми жилками, которые делят основную часть листа на отдельные мелкие участки (у однодольных). Центр любого такого участка отделен от ближайшего окончания проводящей системы всего лишь несколькими клетками. Проводящие пучки окружены обкладкой, которая отделяет их от мезофилла. Обкладка представляет собой один слой видоизмененных паренхимных клеток. Она, особенно у однодольных, напоминает эндодерму корня: у представителей некоторых семейств в радиальных стенках клеток обкладки имеется структура, похожая на пояс Каспари.

После того как ксилемный сок (пасока) достигнет мельчайших ответвлений проводящей системы, вода и растворенные в ней вещества поступают в стенки клеток хлоренхимы. Концентрация его определяется скоростью транспирации. При интенсивной транспирации раствор, достигающий плазмалеммы клеток мезофилла, концентрированное того, который омывает клетки коры корня. При слабой транспирации этот раствор может иметь ту же концентрацию, что и пасока.

Из листовых жилок вещества поступают в свободное пространство клеток мезофилла, а потом в симпласт. Другими словами, вещества должны пройти путь, обратный тому, по которому они передвигаются, поступая в проводящую ткань корня. Поступление ионов в симпласт и в свободное пространство листа должно регулироваться скоростью их прохождения через плазмалемму живых клеток.

Дальний транспорт поглощенных из почвы ионов – это восходящий ток – он идет не только по сосудам, но и по ситовидным трубкам. В естественных условиях движение веществ по коре или по древесине также зависит от содержания в почве солей. Если концентрация иона в почвенном растворе высокая, то он будет передвигаться по ситовидным трубкам и по сосудам, но если низкая, – только по ситовидным трубкам. Чем меньше в почве данного иона, тем большая его часть транспортируется по ситовидным трубкам. Увеличение концентрации солей в почвенном растворе приводит к увеличению концентрации ксилемного сока, концентрация же веществ,двигающихся по ситовидным трубкам, сильно не изменяется, так как они состоят из живых клеток, которым необходимо поддерживать гомеостаз.

Распределение передвигающихся веществ между корой и древесиной зависит также от обеспеченности растений водой. Во время засухи, когда устьица закрываются и транспирация резко тормозится, транспорт элементов минерального питания идет в основном по коре, когда воды достаточно, – по коре и древесине.

Не только фосфор, но и большая часть других элементов минерального пи-

тания: калий, натрий, сера, хлор, магний, азот – также транспортируется по флоэме. Некоторые из них, например магний, для этого образуют комплексы с другими веществами. Поскольку железо при внутриклеточных значениях pH нерастворимо, оно, очевидно, должно перемещаться по растению в неионной форме или в форме хелатного железа. Многие микроэлементы, в том числе железо, марганец, цинк, молибден, в какой-то мере передвигаются по флоэме из зрелых тканей в незрелые. Элементы минерального питания передвигаются вверх по флоэме, когда происходит их реутилизация из листьев, о чем будет говориться позже.

Итак, минеральные вещества, поглощенные из почвы, и продукты их первичной ассимиляции в корнях передвигаются как по сосудам, так и по ситовидным трубкам. Такое дублирование повышает надежность транспортной системы. Соотношение того и другого пути зависит от ряда условий: солевого состояния растения, обеспеченности его водой, концентрации питательного раствора и др.

Не все ионы, попавшие в ксилему, достигают стебля или листьев. У крупных травянистых растений и деревьев состав ксилемного сока может значительно измениться во время его транспортировки из корней к листьям. Во-первых, в клеточных стенках ксилемы имеются многочисленные участки с отрицательными зарядами, способные связывать двухвалентные катионы и таким образом тормозить их транспорт по ксилеме. Часть ионов, например натрия, во время движения по ксилеме выходит из ксилемного сока и остается в клетках корня или стебля. По мере старения этот процесс активизируется. При низкой температуре, наоборот, больше натрия поступает в побег. Во-вторых, ионы могут активно поглощаться из сосудов с помощью клеток камбия. Эти клетки регулируют количество и состав питательных веществ, передвигающихся по ксилеме. Если какого-то элемента слишком много в ксилемном соке, то он аккумулируется в клетках камбия; если мало, то выделяется из камбиальных клеток в ксилему.

Элементы минерального питания могут транспортироваться не только вверх (восходящий ток), но и вниз по растению – нисходящий ток. Нисходящий транспорт зависит от температуры. Это является доказательством того, что он идет по ситовидным трубкам, так как восходящий ток, идущий по мертвым сосудам, нечувствителен к температуре.

Итак, элементы минерального питания могут передвигаться в противоположных направлениях, причем восходящий ток идет по сосудам и ситовидным трубкам, а нисходящий – только по ситовидным трубкам.

Во время транспорта минеральных веществ по стеблю может осуществляться обмен этими веществами между корой и древесиной. Механизм дальнего транспорта по сосудам – массовый ток, поэтому скорость движения элементов минерального питания по сосудам сильно зависит от интенсивности транспирации. По ситовидным трубкам ионы движутся со скоростью от 2–4 до 14 м/ч.

Элементы, хотя и движутся вместе с транспирационным током, поглощаются из сосудов более энергично не транспирирующими, а растущими частями растения. Направление движения веществ тоже определяется потребностями того или иного органа, интенсивностью его роста. Элементы двигаются в развивающиеся репродуктивные органы и плоды, оплодотворенные семязачатки, точки роста, т.е. туда, где идет энергичный рост и потребление ионов, синтез органических

веществ. Благодаря энергичному потреблению ионов в этих органах и тканях в ксилемном соке сохраняется акропетальный градиент элементов минерального питания. Большое влияние на направление транспорта в растении оказывают гормоны: транспорт питательных веществ идет к тем органам, которые содержат больше гормонов, и в частности ауксинов.

Как и поглощение, транспорт веществ зависит от интенсивности обмена веществ растения. Доказательством тому может служить суточная ритмичность движения пасоки. Даже в постоянных условиях днем пасока поднимается быстрее, чем ночью, причем корни работают ритмично и при удалении побегов.

Ритмичность в деятельности корней сохраняется при разных условиях освещения, температуры и питания, но продолжительность периодов и особенно амплитуда колебаний изменяются при неблагоприятных условиях. Ритмичность в движении солей с пасокой говорит также о связи транспорта с работой живых клеток.

Регуляция транспорта веществ происходит на всех уровнях организации живой материи. Механизмы ее различны: на клеточном уровне это открывание и закрывание ионных каналов, работа энергозависимых белков-переносчиков, на тканевом – отрывание и закрывание десмотубул и обмен информацией между клетками через апопласт, на организменном – изменение скорости обмена веществ.

Распределение минеральных элементов в растении и их потребление. Содержание основных макро- и микроэлементов в листьях и других частях растений, в том числе древесных, зависит *от вида, возраста растения и условий местопроизрастания.*

Так, в лесостепной зоне высокое содержание азота обнаружено в листьях липы, дуба и осины, а более низкое – у сосны, вяза и ясеня. Фосфором наиболее богаты листья ясеня и клена остролистного, калием ясеня и липы, серой – вяза и клена, магнием – ясеня и вяза, кальцием – ясеня, вяза и клена остролистного. Из микроэлементов марганца более всего содержалось у клена, ясеня и липы, а железа – у липы и ольхи черной.

В корневых системах наибольшее количество минеральных элементов отмечено в сосущих корневых окончаниях, а наименьшее – в проводящих корнях большого диаметра.

Наиболее богата элементами минерального питания хвоя, на втором месте – ветви, затем корни, а самое низкое содержание – в стволе. На более богатых плодородию почвах содержание минеральных элементов в различных частях дерева выше, чем на менее богатых и в особенности на бедных. Меньше всего зольных элементов и азота содержится в древесине ствола.

Специфично потребление элементов почвенного питания различными древесными растениями. В высокопродуктивных лесах лесостепной зоны хвойные породы потребляют значительно меньше элементов минерального питания, чем лиственные. Например, одно дерево дуба черешчатого в возрасте 93 лет поглощало из почвы ежегодно кальция 169 г, азота - 102 и калия - 41 г против соответственно сосны в том же возрасте – 16,5, 23,3 и 8,3 г. Как лиственные, так и хвой-

ные древесные растения больше потребляют азота и кальция, чем других питательных элементов.

У дуба потребление элементов минерального питания усиливается с возрастом постепенно, у липы резко возрастает после 40 лет жизни, у осины – после 30 лет. Сосна увеличивает поглощение и потребление минеральных элементов до 45 лет, береза – до 25 лет, а затем скорость этого процесса снижается.

По ходу вегетации также наблюдаются некоторые особенности в потреблении питательных веществ из почвы. Так, например, ель и пихта больше потребляют питательных веществ в первую половину, а сосна и лиственница – во вторую половину вегетации.

Перераспределение и реутилизация веществ в растении. Направление движения минеральных веществ в растении во многом определяется интенсивностью их использования и потребностями того или иного органа. Растения характеризуются большой экономичностью в потреблении питательных веществ. Это выражается в их способности к *реутилизации*, т.е. повторному использованию основных элементов минерального питания.

Широкие возможности для изучения перераспределения ионов в растении открыло использование радиоактивных индикаторов – меченых атомов. Повторному использованию подвергается большинство элементов минерального питания. Наиболее подвижен калий, он может проделывать ежедневно несколько круговоротов через ксилему и флоэму. Это объясняется его свободным состоянием и важной ролью потока калия в регуляции транспортных процессов и биоэлектрических явлений. Хорошо реутилизуются азот и фосфор, которые входят в состав жизненно важных лабильных соединений. По мере старения листьев процессы распада превышают синтез, освобождающиеся азот и фосфор направляются к более молодым частям растения. Однако есть элементы, которые практически не реутилизуются. К ним относятся кальций, бор, очень слабо реутилизуются железо. Это связано с малой лабильностью и плохой растворимостью соединений, в которые входят эти элементы. Магний и сера по степени реутилизации занимают промежуточное положение.

Возможность повторного использования отдельных элементов оказывает влияние на их распределение в растении. Для элементов, подвергающихся реутилизации, характерен *базипетальный градиент* распределения, т.е. чем выше расположен лист и чем он моложе, тем больше в нем азота, фосфора и калия. Это особенно проявляется при недостатке данного элемента в почве. Для элементов, не подвергающихся повторному использованию (кальций, железо, бор), характерен *акропетальный градиент*. Чем старше орган, тем больше содержание в нем указанных элементов.

Благодаря реутилизации веществ растущие части растения на более поздних фазах роста получают значительную часть необходимых им элементов. У многолетних культур перед осенним листопадом большие количества ионов оттекают из листьев в корни, стволы и органы запаса.

Круговорот элементов минерального питания. Основная масса элементов минерального питания поступает в растение из почвы и вместе с ксилемным соком растекается по всем жизненно важным его частям. В организме дерева они

принимают активное участие в метаболизме, включаясь в состав органических веществ, проникают в вакуоли и т.д. часть минеральных элементов, в особенности азот. Фосфор, калий, магний и некоторые другие, перерабатываются из стареющих листьев в молодые и здесь реутилизируются. Наконец, некоторое количество азота и зольных элементов возвращается в почву с корневыми выделениями.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГТУ ИМЕНИ Ф.СКОРИНЫ