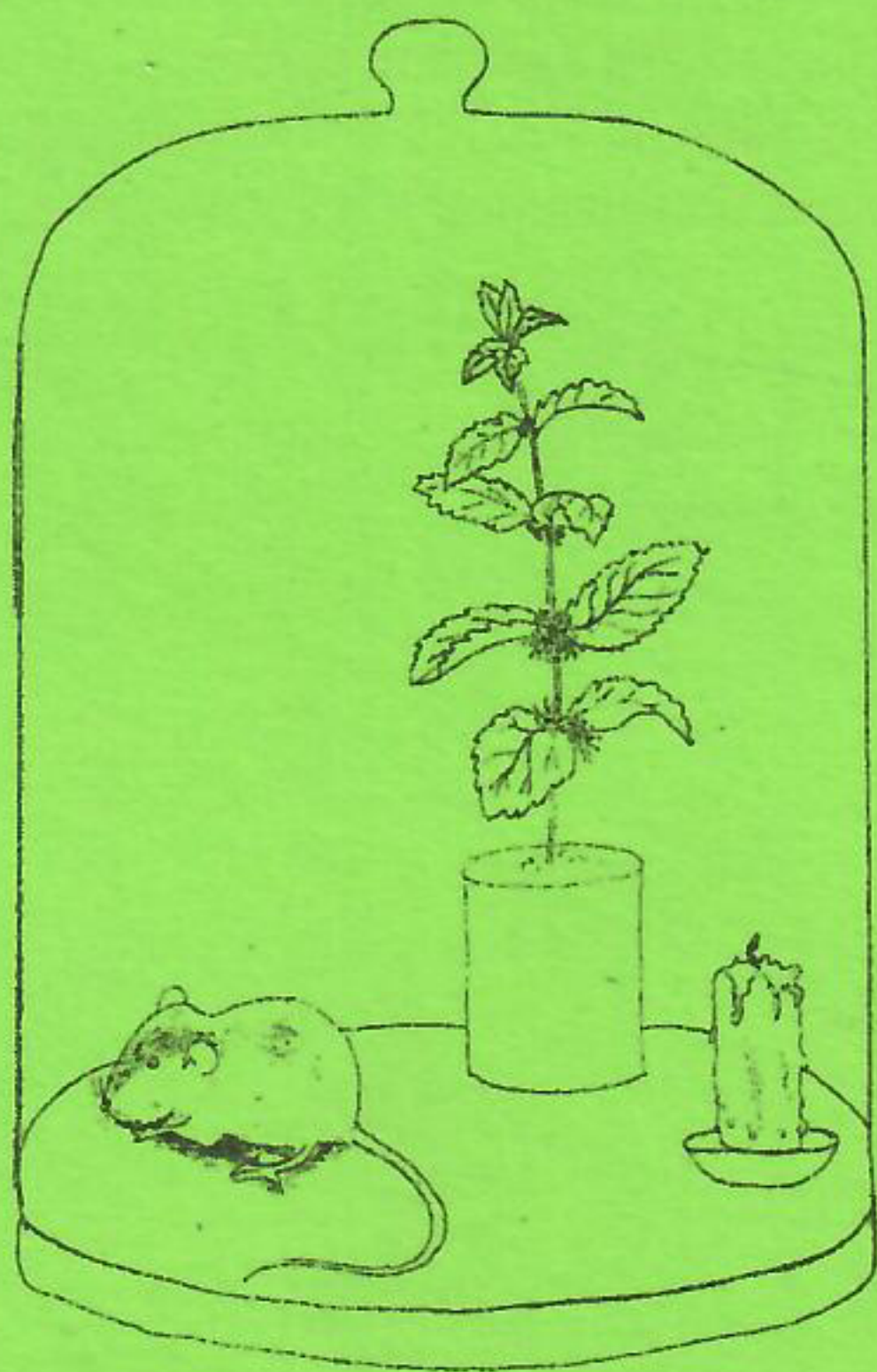


О.В. Чернышенко, Д.Е. Румянцев

ИСТОРИЯ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ В ОПЫТАХ



Государственное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ЛЕСА»

О. В. Чернышенко, Д. Е. Румянцев

ИСТОРИЯ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ В ОПЫТАХ

Рекомендовано к изданию Редакционно-издательским советом
университета в качестве учебного пособия для самостоятельной работы
студентов специальностей 250201 Лесное хозяйство и
250203 Садово-парковое и ландшафтное строительство



Москва

Издательство Московского государственного университета леса

2007

УДК 581.1
Ч49

Разработано в соответствии с Государственным образовательным стандартом ВПО 2000 г. для направления подготовки 656200 на основе примерной программы дисциплины «Физиология растений»

Рецензенты: доктор биологических наук, профессор В. В. Коровин, кафедра генетики, селекции и дендрологии МГУЛ;
кандидат биологических наук, профессор В. А. Липаткин, заведующий кафедрой экологии и защиты леса МГУЛ

Работа подготовлена на кафедре ботаники и физиологии растений

Чернышенко, О. В.

Ч49 История физиологии растений в опытах : учеб. пособие / О. В. Чернышенко, Д. Е. Румянцев. – М. : ГОУ ВПО МГУЛ, 2007. – 37 с.

В учебном пособии рассматриваются начальные этапы становления физиологии растений как научной дисциплины. Значительное внимание уделено вкладу отечественных ученых в этот процесс. Пособие содержит материал, рекомендуемый студентам университетского курса «Физиология растений».

УДК 581.1

Учебное издание

**Чернышенко Оксана Васильевна
Румянцев Денис Евгеньевич**

ИСТОРИЯ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ В ОПЫТАХ

*Редактор А. П. Головина
Компьютерный набор и верстка авторов*

По тематическому плану внутривузовских изданий учебной литературы на 2007 г.

На обложке иллюстрация результатов одного из опытов Дж. Пристли.
Автор рисунка З. М. Зинченко

Подписано в печать 04.06.2007. Формат 60×90 1/16. Бумага 80 г/м².
Ризография. Усл. печ. л. 2,5. Тираж 200 экз. Заказ № 280.

Издательство Московского государственного университета леса. 141005, Мытищи-5,
Московская обл., 1-я Институтская, 1, МГУЛ.
E-mail: izdat@mgul.ac.ru

По вопросам приобретения литературы издательства ГОУ ВПО МГУЛ
обращаться в отдел реализации.
Телефон: (498) 687-37-14.

© О. В. Чернышенко, Д. Е. Румянцев, 2007
© ГОУ ВПО МГУЛ, 2007

Оглавление

Предисловие.....	4
1. Открытие клеточного строения растений.....	5
2. История развития учения о водном режиме растений.....	8
3. История развития учения о минеральном питании растений.....	13
4. Открытие процесса фотосинтеза и история его дальнейшего изучения.....	16
5. Формирование представлений о процессе дыхания у растений.....	23
6. История исследований в области устойчивости растений.....	28
6.1 Засухоустойчивость.....	28
6.2 Зимостойкость.....	30
7. История исследований в области роста и развития растений.....	31
7.1 Рост растений.....	31
7.2 Развитие растений.....	32
7.3 Движения растений.....	33
Заключение.....	37
Используемая литература.....	37

Предисловие

Данное учебное пособие предназначено для самостоятельной работы студентов, обучающихся по специальностям 260400 «Лесное хозяйство» и 260500 «Ландшафтная архитектура». Время, отведенное для лекций, не позволяет подробно описывать многие важные для становления физиологии растений эксперименты. На лабораторных же занятиях большинство классических экспериментов невозпроизводимо, они требуют либо значительного времени наблюдений, либо наличия растения в естественных условиях в состоянии вегетации, либо и того, и другого вместе. В то же время, хорошее знание классических экспериментов для усвоения учебной программы крайне важно, физиология растений по своей структуре это экспериментальная дисциплина.

Факты, изложенные в данном пособии не предназначены для заучивания, на наш взгляд оно должно лишь помогать студенту на начальных этапах ознакомления с основными закономерностями функционирования организма растения. Хотя в настоящее время человеческим обществом накоплен значительный объем информации в области физиологии растений, тем не менее, каждому члену общества всегда приходится осваивать эту информацию поэтапно. Для студентов МГУЛ этот процесс осложняется отсутствием надлежащей биологической подготовки, которая на вступительных экзаменах у них никак не контролируется. Процесс освоения учебной программы по дисциплине «Физиология растений» значительно облегчается при поэтапном ознакомлении студента с дисциплиной в ходе его самостоятельной работы. Авторы полагают, что если эти этапы будут повторять этапы эволюции научных воззрений в истории физиологии растений, то процесс освоения современной суммы знаний студентом будет более успешным.

Один из важных вопросов, который в то же время не может быть подробно раскрыт на лекционных занятиях — это вклад отечественных ученых в становление физиологии растений как науки. В пособии ему уделено значительное внимание в надежде на успешную самостоятельную проработку студентом данной темы.

Такие разделы физиологии растений как «Рост и развитие растений» и «Устойчивость растений» рекомендуется изучать лишь после усвоения программы университетского курса по другим разделам. В представленном пособии история развития данных разделов изложена выборочно, материал в основном ориентирован на раскрытие вклада отечественных ученых в эти разделы науки. Исчерпывающие сведения по разделу «Рост и развитие», с которыми мы рекомендуем ознакомиться студентам есть в пособии преподавателя МГУ В.В. Чуба свободно доступном на сайте: http://herba.msu.ru/russian/departments/physiology/spezkursi/chub/index_7.html

При отборе материала для составления пособия авторы попытались, насколько это возможно, отойти от принципа монографического изложения всей целостной картины развития науки, а, наоборот, преследовали цель дать студенту лишь тот материал, который, на наш взгляд, будет наиболее полезен для начальной его самоподготовки к освоению основного курса физиологии растений. При этом авторы старались руководствоваться некоторыми соображениями, высказанными в лекции ректора МГУ, член-корр. РАН В.А. Садовниченко: «Читаемые сегодня курсы истории науки страдают одним общим недостатком – лекторы рассказывают студентам историю успехов в той или иной области науки... Профессионал расскажет вам не только и не столько об успехах в его области, а о драматической истории борьбы, достижений и ошибок... Подлинный и совершенно необходимый нам сегодня университетский курс истории науки должен быть не только картиной успехов, но и картиной ошибок и заблуждений. История науки – это драма идей. Тем более, что успехи без ошибок немыслимы. Только так студент может соприкоснуться с подлинной творческой атмосферой открытий».

1. Открытие клеточного строения растений

В начале второй половины XVII в. на частных квартирах в Лондоне собиралась небольшая группа людей. Это были профессора университетов, закрывшихся тогда из-за междоусобной войны и просто любители экспериментаторы. На таких семинарах регулярно обсуждались результаты экспериментальных исследований в области еще только зарождавшихся наук – физики, химии и наук о живой природе. Со временем это общество получило признание при дворе и пышный титул «Лондонского королевского общества». Среди членов Лондонского королевского общества наиболее прославился Исаак Ньютон. В числе первых книг, изданных на средства общества после его легализации, была книга Роберта Гука «Микрографии» изданная в 1665 году. Исследования

Гука отличались многосторонностью, так на основе его замечаний о природе света изложенных в «Микрографиях», Гюйгенсом была разработана волновая теория света. В книге Гука содержатся и первые наблюдения над клеточным строением растений. Микроскоп, изобретенный за полвека перед тем в Голландии мастерами Иоганном и Захарием Янсонами был усовершенствован Гуком (рис. 1).

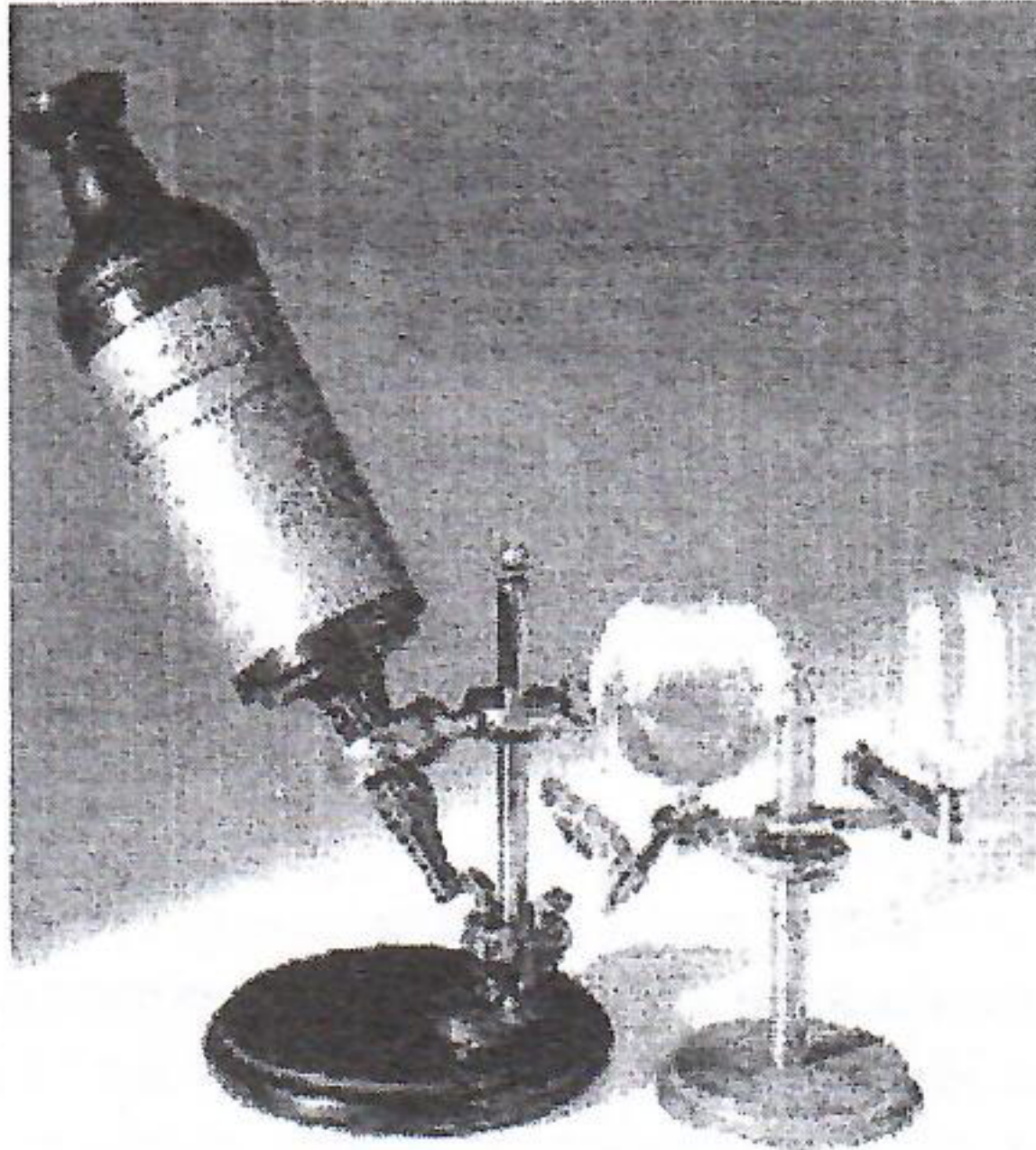


Рис. 1. Микроскоп Роберта Гука

В течение нескольких лет Гук рассматривал через стекла этого прибора разнообразные предметы, в числе которых ему однажды попалась обыкновенная бутылочная пробка, точно такая же, как и та, которой закрывают бутылки с вином в наши дни. Далее он описывает свои действия следующим образом: « Я взял кусочек светлой хорошей пробки и перочинным ножом, острым как бритва срезал кусок ее прочь и получил таким образом совершенно гладкую поверхность. Когда я затем тщательно исследовал ее с помощью микроскопа, она показалась мне слегка пористою. Я не мог, однако, с полной уверенностью распознать были ли это действительно поры, а тем более — определить их форму. Но на основании рыхлости и упругости пробки я не мог еще сделать заключение о том удивительном строении ее ткани, которое обнаружилось при дальнейшем прилежном изучении. Тем же перочинным ножом я срезал с гладкой поверхности пробки чрезвычайно тонкую пластинку. Положив ее на черное предметное стекло, — так как это была белая пробка, — и осветив ее сверху при помощи плосковыпуклой стеклянной линзы, я мог чрезвычайно ясно рассмотреть, что вся она пронизана отверстиями и

порами, совершенно как медовые соты, только отверстия были менее правильны...

Ткань пробки не представляет собой чего-либо особенного; исследуя под микроскопом, я нашел, что и сердцевина бузины или почти всякого иного дерева, внутренняя ткань или сердцевина полых стеблей различных других растений, как, например, укропа, моркови репы и т.д. в большинстве случаев имеют такую же ткань, какую я только что указал в пробке». Оригинальная прорисовка клеточного строения растительных тканей из книги Гука «Микрография» приведена на рис. 2.

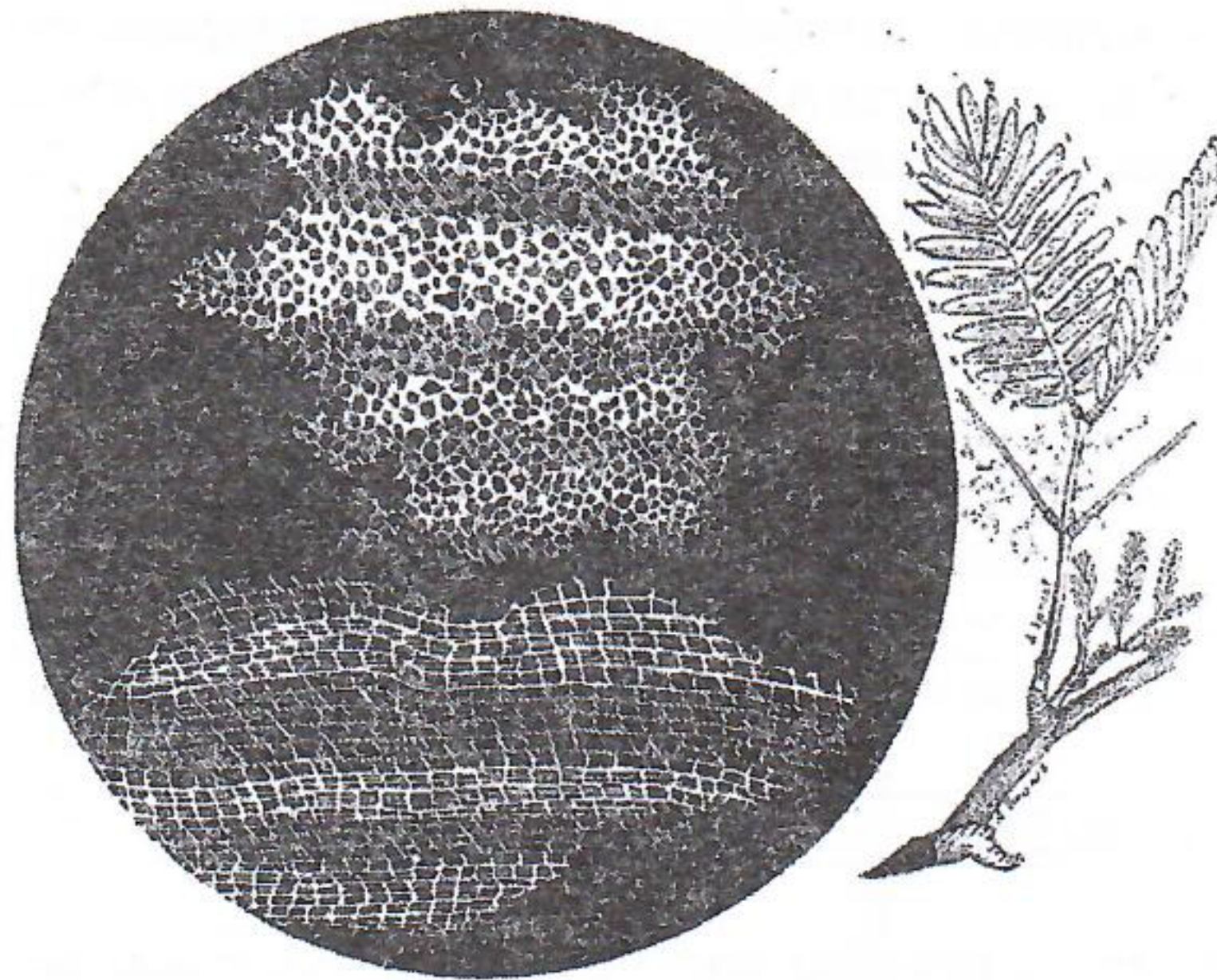


Рис. 2. Рисунок из книги Роберта Гука «Микрография», отражающий клеточное строение растений. Клеточное строение ткани пробки (внизу) и ткани ветви бузины (вверху). Рядом ветвь бузины, с которой был произведен срез

В последствии исследования Гука были развиты его коллегой по Королевскому обществу – Неемия Грю. Одновременно с ним вел свои исследования анатомического строения растений итальянский натуралист Марчелло Мальпиги.

2. История развития учения о водном режиме растений

Точные опыты, имевшие целью познание физиологии растительных организмов, впервые были поставлены голландским ученым алхимиком Яном Баптистом ван Гельмонтом (1579—1644). Наиболее известен его опыт с веткой ивы, послуживший основой для ошибочной теории водного питания растений. До этого, в науке господствовали представления пошедшие от Аристотеля, который считал, что растение подобно животному и вбирает свою пищу из почвы корнем как ртом. Заключение Аристотеля было умозрительным и ван Гельмонт решил проверить его экспериментально. Для этого он использовал высаженный в горшок черенок ивы, который поливали дождевой (не содержащий солей) водой. Эксперимент продолжался в течение пяти лет. Его результаты в пересчете на современную систему мер представлены в табл. 1.

Таблица 1. Результаты опыта ван Гельмонта

Момент времени	Вес сухой почвы, кг	Изменение веса почвы, кг	Вес растения ивы, кг	Изменение веса ивы, кг
Начало опыта	91,000	-0,057	2,250	+74,750
Конец опыта	90,943		77,000	

Видно, что за пять лет роста прибавка в весе ивы составила в 1311 раз больше, чем потери гумуса из почвы. Исходя из этого опыта, ван Гельмонт сделал вывод о том, что пищей растению служит вода.

Лишь в свете знаний о процессе фиксации углекислого газа из воздуха в ходе фотосинтеза результаты данного опыта получили правильное объяснение. Несмотря на то, что ван Гельмонт заблуждался, его строгие количественные опыты способствовали прогрессу физиологии растений и в 1889 г. ему был установлен памятник с красноречивой надписью «За полезные для науки заблуждения».

Сто лет спустя следующий шаг в области познания закономерностей водного режима у растений были проделаны английским сельским священником Гельсом (1677—1761). С помощью несложных количественных опытов им было показано существование нижнего концевой двигателя влаги. Гельсу представлялось, что корень растения выполняет те же функции, что и сердце животного, и если последнее обеспечивает движение крови по сосудам, то корень обеспечивает движение влаги вверх по стволу дерева.

Первый опыт Гельса был достаточно прост. Разрыв один из корней яблони, Гельс плотно вогнал его в стеклянную трубку, а трубку поместил в сосуд с ртутью. Ртуть начала подниматься по трубке вверх. Казалось бы, роль корня как «сердца» растения доказана.

Во втором опыте Гельс вставил в трубку срезанную ветвь яблони. И снова ртуть начала подниматься по трубке вверх. Таким образом, результаты первых двух опытов свидетельствовали о том, что движение влаги по стволу дерева связано с процессом ее испарения с поверхности листьев, с развиваемым за счет его присасывающей силой. Роль корня как «сердца» у растения, казалось, была опровергнута.

Зимними вечерами, размышляя о своей не подтвердившейся догадке, Гельс внезапно вспоминает о явлении плача растений. Действительно, ведь весной листвы на деревьях нет, но вверх по стволу движется сладкий сок, который заготавливают крестьяне.

Следующей весной Гельсом на обрезанный стебель виноградной лозы была одета трубка, в которую было залито некоторое количество воды. По ходу опыта уровень воды в трубке постепенно рос за счет влаги, накачиваемой корнем. Существование нижнего концевого двигателя влаги было доказано.

Гельс не остановился на данном опыте. Он дождался времени, когда весеннее сокодвижение закончилось. Используя коленчатую стеклянную трубку и ртуть (рис. 3), он убедился в способности корня развивать мощное давление и в течение всего вегетационного сезона, а не только в период «плача» растений.

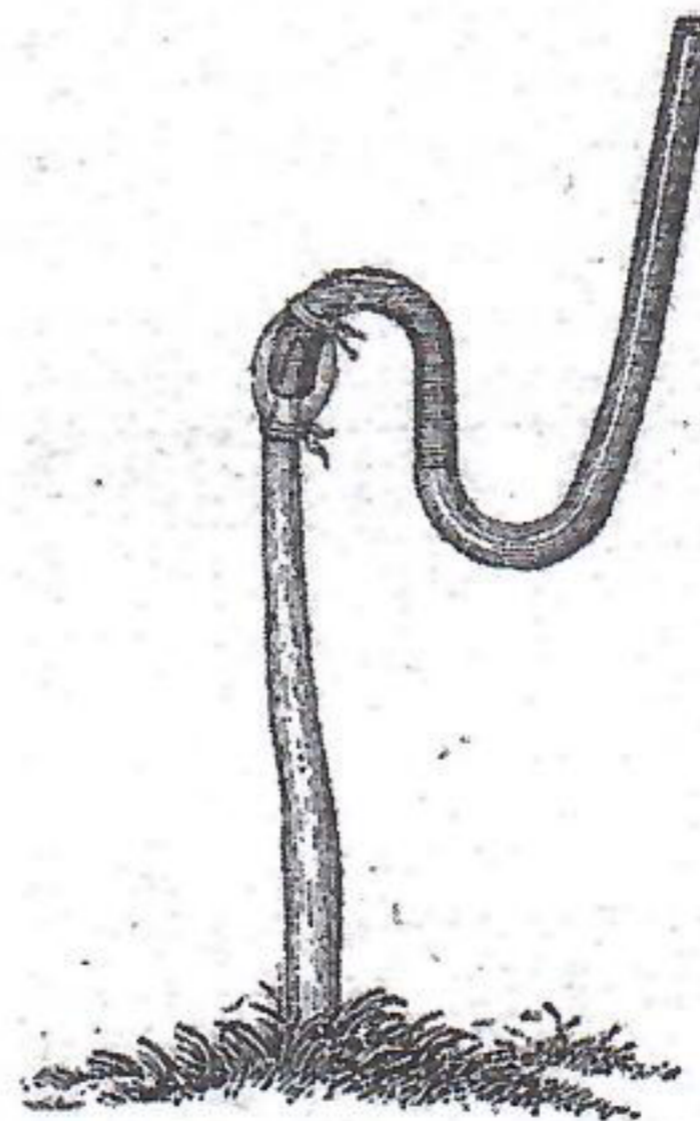


Рис.3. Схема второго опыта Гельса, доказавшего существование нижнего концевого двигателя влаги. Рисунок из его книги «Статика растений»

Более подробно был исследован Гельсом и процесс поднятия влаги по стволу под действием верхнего концевое двигателя, основанного на процессе испарении влаги с поверхности растения. Так он поставил опыт по испарению воды облиственной ветвью хмеля и ветвью хмеля, с которой были сняты все листья. Опыты проходили в течение 12 часов. Потеря воды определялась путем взвешивания сосуда с ветвями. Результаты его представлены в табл. 2.

Таблица 2. Результаты опыта Гельса по транспирации ветвей хмеля

Вариант опыта	Вес испаренной воды, г	Соотношение интенсивностей транспирации
Облиственная ветвь	113,4	5,3
Необлиственная ветвь	21,3	

Гельс ставил опыты и с разными видами деревьев, обнаружив, что различные растения транспирируют с разной интенсивностью, например, хвойные менее интенсивно, чем лиственные.

Крайне важным этапом в развитии представлений о работе корня было учение о диффузии и осмосе, начало которому было положено исследованиями Дютроше (1776). Пытаясь в лабораторной обстановке создать условия, сходные с теми, какие растворы солей встречают при своем проникновении в растительный организм, Дютроше построил несложный прибор, названный им в последствии осмометром. Прибор этот (рис. 4) состоял из узкой стеклянной трубки, расширяющейся внизу в плоскую стеклянную фляжку без дна. Отсутствующее дно этой фляжки заменял кусок размоченного бычьего пузыря, плотно притянутый и привязанный бечевкой.

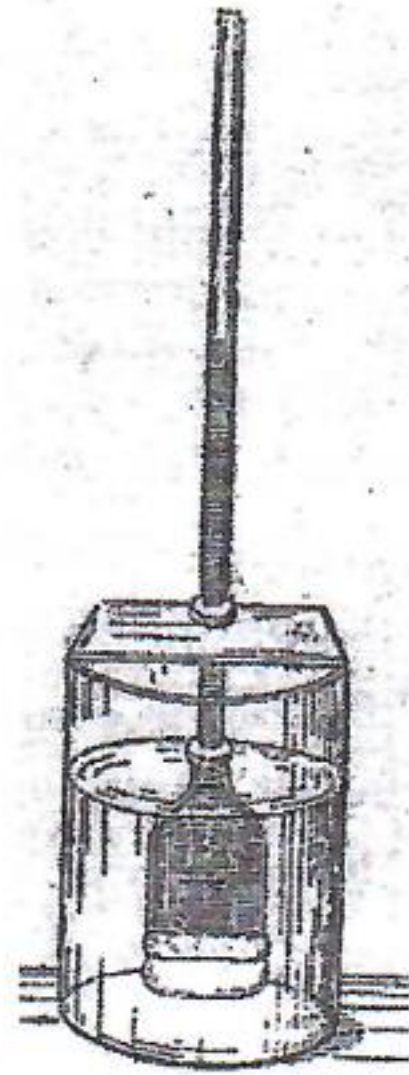


Рис. 4 Осмометр Дютроше

Наливая в трубку разные жидкости и опуская ее в воду и растворы солей так, чтобы уровни обеих жидкостей (и в трубке, и в сосуде) совпадали, Дютроше заметил, что жидкости, разделенные перепонкой пузыря, просачиваются одна в другую с неодинаковой скоростью, так, что одинаковые в начале уровни двух жидкостей в трубке и в наружном сосуде мало-помалу начинают различаться.

Влияние перепонки на смешивание жидкостей весьма ясно предстало перед глазами Дютроше в первых же его опытах со спиртом и водой. В трубку диосмометра был налит спирт, а в наружный сосуд – вода; уровни обеих жидкостей были точно выровнены, и диосмометр прочно укреплен в штативе. Вскоре, оказалось, что обе взятые жидкости диффундируют через перепонку не в одинаковой степени, и вода быстрее просачивается внутрь трубки, повышая в ней уровень жидкости. Опыт этот много раз был повторен затем с заменой спирта растворами различных солей и наблюдения всегда говорили о несомненном влиянии перепонки на быстроту проникновения одного из разделяемых ею растворов в другой.

Дютроше применил открытое им явление для объяснения казавшегося в то время загадочным явления корневого давления у растений, описанного Гельсом.

В России одним из первых ученых, предпринявших эксперименты, направленные на изучение работы корня, был О.В. Баранецкий (1872). Он впервые показал, что периодичность работы корня связана со сменой дня и ночи. С помощью изобретенного им самозаписывающего прибора было установлено, что днем корень сильнее нагнетает воду в надземные части растений, а ночью – слабее.

П.Я. Крутицкий в 1875 г. построил прибор для одновременного учета испарения воды листьями и всасывания ее корнями. Он обнаружил, что

отрезанные ветки и листья испаряют воду значительно сильнее, чем находящиеся на растении, к тому же растущие растения поглощали воду в больших количествах, чем не растущие.

Развитие учения о механизме передвижения воды и растворенных в ней солей в растениях задержалось вследствие ошибочной теории авторитетного немецкого ботаника Ю.Сакса (1867). В течение более чем десяти лет Сакс стремился доказать недостаточность действия корневого давления и присасывающего действия листьев на высоту больших деревьев. Он выдвинул теорию, что водный ток в растении движется не в полостях сосудов, а только в их стенках в силу свойственной этим стенкам способности к набуханию («имбибиции»). К.А. Тимирязев позднее назвал эту теорию «практически неверной и теоретически недопустимой».

Некоторые ученые пытались объяснить передвижение воды по стволу дерева путем нагнетания воды в ксилему пульсацией живых клеток древесины. Все эти авторы возвращались к мысли Н. Грю (1682), который считал, что живые клетки, находящиеся в древесине, подобно миллионам сердец, пульсируют и гонят воду по сосудам.

В 1894 г. английские ученые Г. Диксон и А. Джоли, а в 1895 г. Е. Аскенази снова вернулись к старому представлению о присасывающем действии листьев как главной силе, поднимающей воду в сосудах древесины.

В 1897 г. русский ученый Е.Ф. Вотчал защитил диссертацию «О движении пасоки (воды) в растениях». Используя точные приборы для измерения и автоматической записи давления в сосудах древесины, он доказал отсутствие так называемых промежуточных двигателей в древесине. Не отрицая способности живых клеток стеблей сосать воду, он доказал, что они не развивают силы, достаточной для подъема воды на высоту деревьев.

Он окончательно утвердил теорию передвижения воды по древесине с помощью двух «концевых» двигателей: корневого давления и присасывающего действия листьев. Он отметил также большую роль, которая принадлежит силам прилипания частиц воды к внутренним стенкам проводящих воду элементов. Е. Ф. Вотчал впервые доказал возможность передвижения воды по сосудам и трахеидам в противоположных направлениях.

Теория сцепления получила дальнейшее развитие в работах Х. Диксона, О. Реннера, А. Уршпрунга.

Передвижение органических и неорганических веществ в теле растения ученые объясняли действием «жизненной силы». Открытие русским ботаником И.Н. Горожанкиным (1877) плазмодесм — протоплазматических мостиков, соединяющих клетки, дало возможность развить представления о передвижении веществ из клетки в клетку через плазмодесмы.

3. История формирования представлений о минеральном питании растений

В трудах античных авторов содержались указания на разнообразные приемы повышения плодородия почвы, в том числе и на необходимость внесения в нее определенных веществ – навоза, мергеля, извести и других.

Опыты ван Гельмонта (описанные в разделе 2) в значительной степени поколебали устоявшиеся научные представления. Однако логическое развитие идеи его эксперимента привело к серии опытов, опровергавших выводы ван Гельмонта. Заложены они были англичанином Вудвордом в 1699 году. Поместив три одинаковых ветки мяты в три одинаковых сосуда, одну из них он поливал дождевой водой, вторую – речной, а третью – отстоявшейся водой, в которой предварительно было взболтано некоторое количество садовой земли. В результате размеры мяты во втором сосуде увеличились в 10 раз больше чем в пером, а в третьем в 17 раз больше чем в пером. Водная теория питания растений была, как будто бы опровергнута, но еще в начале XIX она пользовалась широким признанием в научных кругах Европы благодаря тому, что опыты Вудворда оставались малоизвестными.

Водную теорию питания постепенно сменила гумусовая теория. Суть ее можно уяснить, например, из высказывания английского химика Деви (1813), писавшего, что «минеральные соли он считает необходимыми растению лишь постольку, поскольку они способны сообщать растению механическую крепость стебля и стойкость против паразитов, но что непосредственным источником питания растений служат органические вещества гумуса».

В противовес гумусовой теории питания была выдвинута минеральная теория удобрений германского ученого Юстуса Либиха. Рассуждал Либих (1840) следующим образом: «Откуда берется в почве сам перегной почвы? Перегной есть продукт разложения в почве растительных остатков. Следовательно, с начала должны были появиться растения, а затем уже перегной. Как же могли существовать без перегноя первые растения? Очевидно, что они черпали свой запас углерода из углекислоты воздуха, как это доказано наукой и в отношении современных растений, при чем же тут перегной почвы? Должно быть ясно, что перегной не является необходимой частью питания растений». Либих считал, что для питания растений необходимы только неорганические соединения почвы и углекислый газ воздуха. А так как часть почвенных солей выносятся с поля вместе с урожаем, то их необходимо вносить в почву вместе с удобрениями. Он сформулировал некоторые важные для растениеводства правила:

1. Недостаток в почве одного элемента не может быть восполнен избытком другого.

2. Урожай определяется тем элементом, в котором растение испытывает недостаток.

Однако, не во всех отношениях теория Юстуса Либиха представлялась обоснованной другим ученым. Дальнейшее свое развитие она получила в трудах француза Жана-Батиста Буссенго. «Если бы Либих был прав, — говорил на своих лекциях Буссенго, — то какими бы жалкими глупцами представлялись бы все мы, земледельцы. Зачем вывозим мы длинные вереницы возов навоза, затрачивая на это силы рабочих и лошадей, когда можно было бы воспользоваться этим навозом, этой соломою, как топливом, и небольшую кучку золы вывести на ручной тачке? ». Как было показано Буссенго, растения неспособны усваивать атмосферный азот, при сгорании же азот улетучивается. Поэтому навоз, содержащий богатое азотное питание является более ценным удобрением, чем зола, которая азота не содержит.

В своих опытах Буссенго использовал метод песчаных культур, при котором растения выращивались в промытом и прокаленном песке при дозированном внесении тех или иных веществ. В опытах с растениями семейства бобовых Буссенго, получал в фитомассе растения избыток азота по сравнению с тем количеством, которое содержалось в почве или вносилось с удобрением. Лишь позднее с учетом работ М.С. Воронина и Геригеля эту способность представителей семейства бобовых объяснили наличием на их корнях клубеньков с азотфиксирующими бактериями.

В Западной Европе борьба «азотной» школы Буссенго против «чисто минеральной» школы Либиха продолжалась до конца 1860-х годов. К.А. Тимирязев указывал впоследствии, что это борьба была столкновением двух направлений в науке: физиологического, тесно связанного с практическим растениеводством, и чисто химического, оторванного от земледельческой практики.

Первые полевые и вегетационные опыты по изучению действия минеральных удобрений в различных географических зонах России были заложены в 1866 году Д.И. Менделеевым. Ближайшим помощником Менделеева был К.А. Тимирязев. Тимирязев уделял значительное внимание не только постановке опытов, но и популяризации их результатов. Преследуя эту двоякую цель им была организована постройка на Всероссийской выставке 1873 года вегетационного домика (рис. 5)

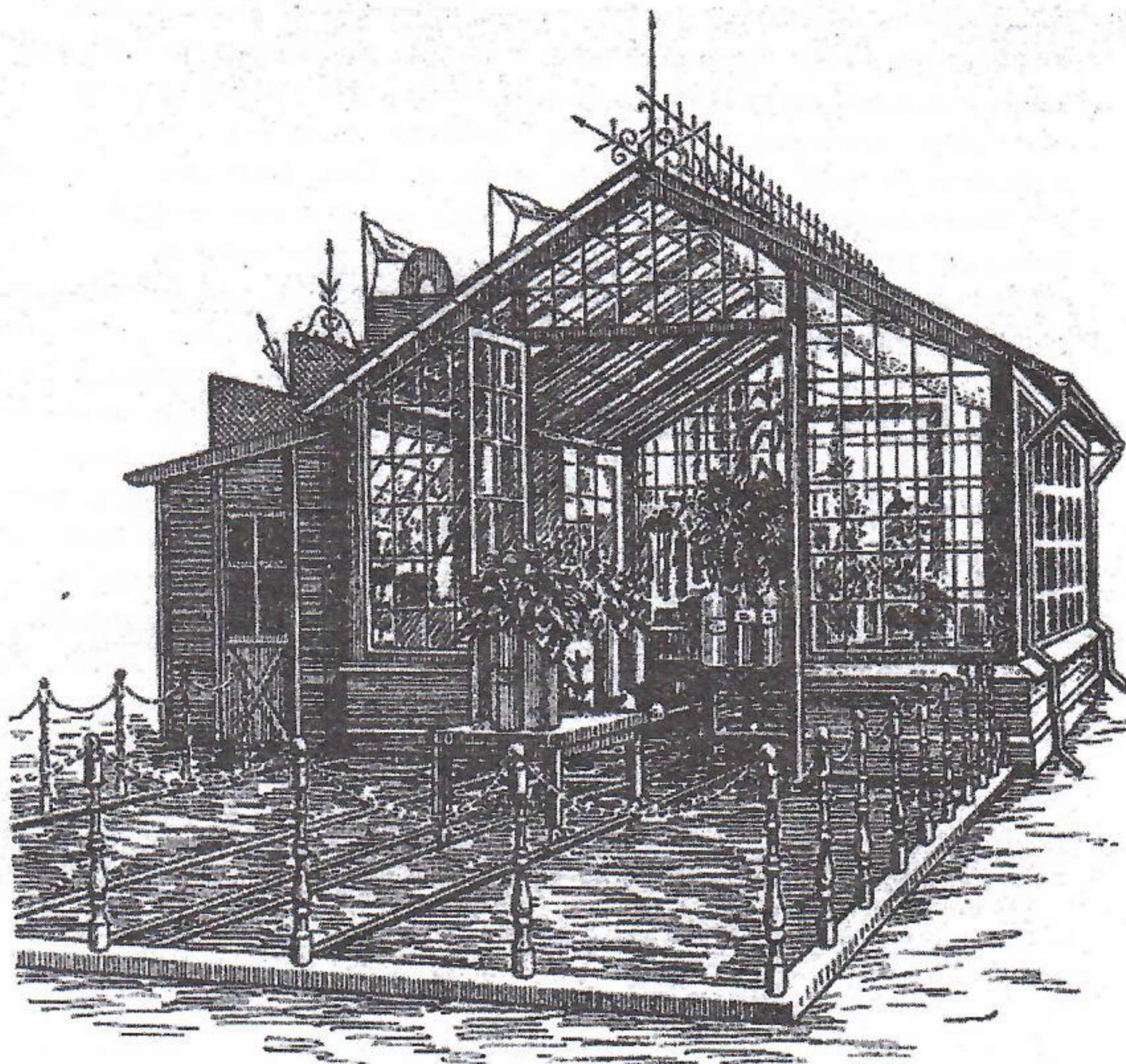


Рис. 5. Вегетационный домик на Всероссийской выставке 1873 года

Начиная с 70-х годов XIX в. русские ученые исследовали вопросы фосфорного, азотного и калийного питания растений из почвы. Так, А.П. Людовский в период 1867-1869 гг опубликовал свои труды о поступлении, распределении и движении минеральных веществ у подсолнечника в связи с образованием органических веществ.

Д. Н. Прянишников (1899) построил известную трехкоординатную схему взаимозависимости между растениями, почвами и удобрениями. В своей книге «Учение об удобрении» (1900) он указал, что при определенных условиях растения могут усваивать азот в аммиачной форме несколько не хуже, чем нитратный азот, открыв тем самым возможности для использования аммиачных удобрений. П. С. Коссович в период 1898-1901 гг на серии замечательных опытов по использованию фосфоритов корнями различных растений установил, что использование

фосфоритов зависит от состава корневых выделений растений. В дальнейшем в работах Прянишникова и его школы было точно установлено, какие растения могут использовать фосфориты и в какой степени.

Для изучения почвенного питания растений, русские ученые разработали ряд оригинальных методов. Так, Коссович в работах опубликованных в период 1887-1890гг описал результаты опытов, в которых проводилась изоляция среды обитания корней и надземной части, что помогло ему доказать, что бобовые растения усваивают азот из воздуха с помощью бактерий, находящихся в клубеньках. П. Р. Слезкин (1893) разработал метод изолированного питания отдельных прядей корневой системы. И. С. Шулов (1902) с помощью этого метода исследовал растворение фосфоритов под влиянием физиологически кислых солей, а М. И. Сидорин (1914) установил неспособность растений к реутилизации железа и серы. И. С. Шулов и Г. Г. Петров использовали метод стерильных культур растений и подробно изучили не только степень усвоения корнями различных органических соединений, но и также различия в усвоении аммиачного и нитратного азота. В. М. Арциховский (1908) предложил оригинальный метод «воздушной культуры» растений, при которой корни, находясь в воздухе, питаются из раствора, стекающего по их поверхности.

4. Открытие процесса фотосинтеза и история его дальнейшего изучения

В 1771 году английский врач Джозеф Пристли исследовал свойства воздуха, его интересовало, почему одним воздухом дышать легко, а другим тяжело. Воздухом, испорченным горением дышать было тяжело. Пристли брал мышей, сажал их под стеклянный колпак и зажигал под колпаком свечку. Естественно, через некоторое время, когда сгорал весь кислород, мыши умирали.

Желая «исправить» воздух, Пристли действовал наугад – он освещал воздух ярким светом, сжимал, охлаждал, клал под колпак разные вещества, но ничего не помогало — мыши в таком воздухе все равно умирали. Однажды он поместил под колпак живую ветку мяты в сосуде с водой. Неожиданно для самого Пристли мышь под колпаком не умерла, хотя воздух там был также «испорчен» горением свечи (рис. 6).

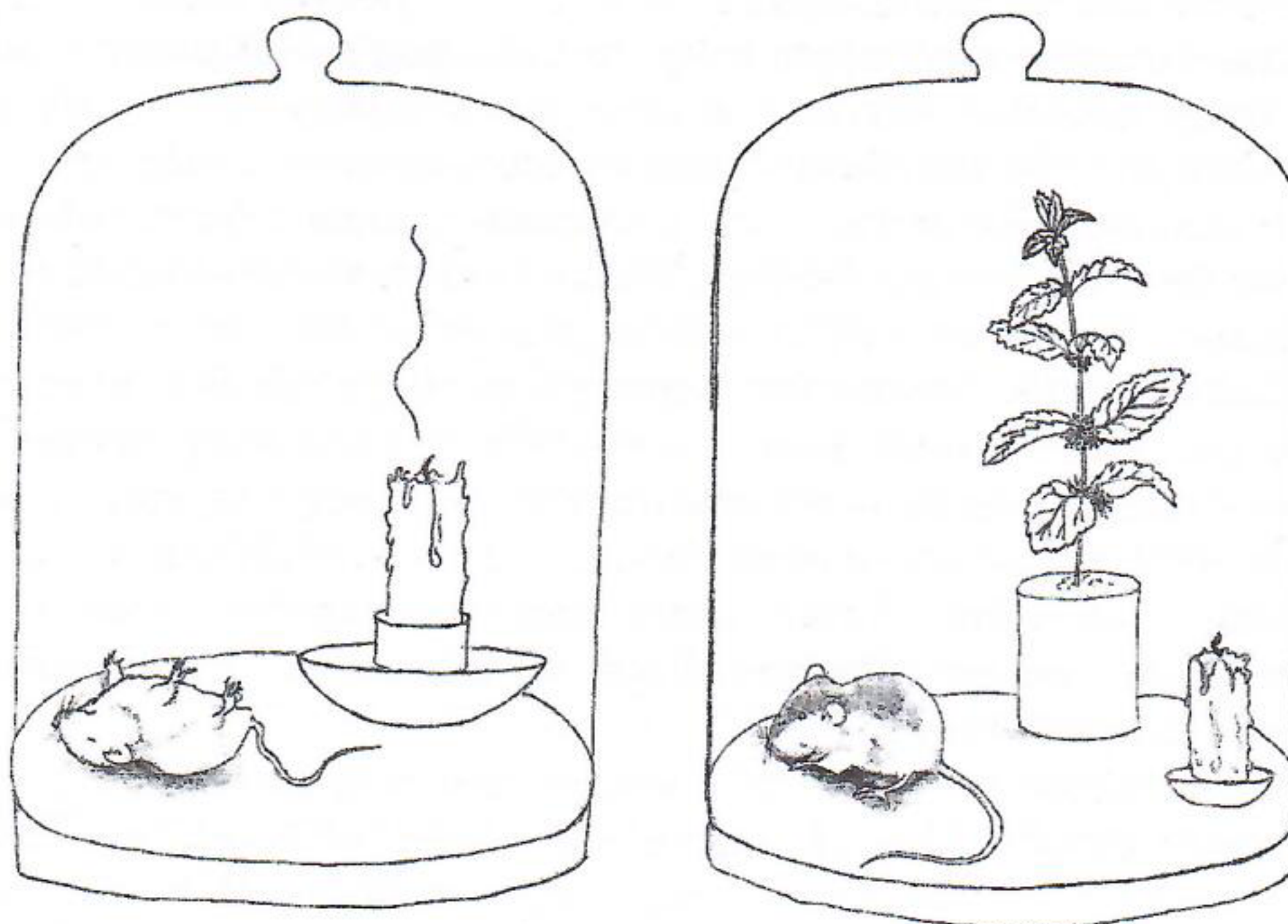


Рис. 6. Иллюстрация опытов Джозефа Пристли

Таким образом Пристли сделал важное открытие: зеленые растения «исправляют» испорченный горением воздух и делают его вновь пригодным для дыхания. Сейчас мы можем правильно объяснить его опыт – на свету растения выделяли кислород истраченный на горение свечи и поглощали углекислый газ.

Опыты Пристли заинтересовали шведского аптекаря Карла Вильгельма Шееле и он решил их повторить. Но днем он вынужден был работать в аптеке, а опыты ставил вечерами, в сумерках. Поэтому получилось так, что мыши у него погибали постоянно и, следовательно, растения «не хотели» исправлять воздух. Мы понимаем, что в его опытах просто не было света, необходимого для процесса фотосинтеза.

Спором Пристли и Шееле заинтересовался голландский врач Ян Ингенхауз. Поместив на дно аквариума ветвь элодеи, он обнаружил, что элодея на ярком свету выделяла пузырьки газа. Он установил над аквариумом воронку так, чтобы пузырьки попадали в нее, собрал газ в пробирку и увидел, что тлеющая лучинка в нем ярко загорается. В темноте же газ не выделялся. Тогда Ингенхоуз сделал вывод, что были правы и Пристли и Шееле: растения способны исправлять испорченный горением воздух, но только на свету.

Оставалось неясным, зачем это нужно самому растению, какую выгоду для себя оно получает, исправляя испорченный горением воздух. Следующий шаг, позволивший разгадать эту загадку, был предпринят швейцарским ботаником Сенебье. В 1782 году он поставил опыты,

аналогичные опытам Ингенхауза. И заметил следующую вещь — если ветку элодеи помещают в кипяченую воду, то кислород не выделяется даже на свету. Тогда Сенебье подышал в воду через трубку. В результате она обогатилась углекислым газом и элодея стала выделять кислород.

Начало разработки физической стороны учения о фотосинтезе было положено трудами Роберта Майера. Майер считал, что природа «поставила своей целью уловить на лету изливающийся на землю свет и, обратив эту подвижнейшую из всех сил в неподвижную форму, в таком виде сохранить ее. Для достижения этой цели она облекла земную кору организмами, которые в течение жизни поглощают солнечный свет и за счет этой силы образуют непрерывно накапливающийся запас химического напряжения. Эти организмы — растения. Растительный мир представляет собой склад, в котором лучи солнца задерживаются и запасаются для дальнейшего полезного употребления».

Идеи Майера не были сразу восприняты современной ему наукой. Более того, судьба Майера сложилась таким образом, что он был вынужден целый год провести в психиатрической клинике. С помощью холодного душа, врачи, не понимавшие ни сущности открытия Майера, ни причин его подавленного состояния пытались излечить его от навязчивой идеи о механическом эквиваленте тепла.

Первым ботаником, заговорившим о законе сохранения энергии, как он сам себя характеризовал, был К.А. Тимирязев. В целой серии исследований 1868—1875 гг. ему удалось решить задачу, поставленную в 1845 г. Р. Майером и в 1854 г. Г. Гельмгольцем, доказать применимость закона сохранения энергии к фотосинтезу.

Он разъяснил ошибки американского физика Д. В. Дрепера (1844), немецких ботаников Ю. Сакса (1864) и В. Пфэффера (1872) которые считали, что фотосинтез протекает наиболее интенсивно в желтых лучах спектра. Он доказал, что, используя для получения спектра широкую щель, эти ученые имели не чистый спектр. Свет, падавший на призму через широкую щель, при выходе из призмы давал цвета, которые наслаивались один на другой, смешивались в белый лишь с примесью желтого. Естественно, что в таком «желтом» свете ассимиляция оказывалась больше, чем в одних красных лучах. Тимирязев пользовался очень узкой щелью, а для того, чтобы избежать ослабления светового луча, получал спектр на очень небольшой площади. В узкие полоски спектра он помещал тонкие газометрические трубочки — эвдиометры с отрезками листьев бамбука. В своих экспериментах ему удалось добиться возможности измерять усвоение весьма малых количеств углекислоты очень маленькими участками листьев. Микроэвдиометр Тимирязева давал возможность анализировать газ в объеме одной стотысячной кубического сантиметра, весом в одну стомиллионную часть грамма.

Тимирязев доказал с помощью своих чувствительных газометрических приборов, что, поглощая с наибольшей полнотой красные лучи, лист, именно в этих лучах, осуществляет наиболее активное усвоение углекислого газа. Методику одного из его опытов рассмотрим подробнее.

Горшок с комнатным растением гортензией выдерживался в темноте до того момента, пока весь крахмал, содержащийся в листьях не израсходуется на дыхание. Затем с помощью сконструированного им оптического прибора Тимирязев отбрасывал на лист яркую полосу спектра, которая целиком умещалась на листе. После нескольких часов экспонирования листа, он отрывался и подвергался действию раствора йода. Йод, реагируя с крахмалом, дает сине-фиолетовое окрашивание, интенсивность которого варьирует в зависимости от концентрации крахмала, и при высоких концентрациях окраска становится почти черной. На листе неизменно получалось черное изображение спектра с наибольшей густотой черного тона (а значит и отложением крахмала) в зоне красных лучей спектра.

К. А. Тимирязев впервые поставил вопрос о механизме перехода световой энергии в энергию химических соединений. Он доказал, что зеленый пигмент листьев — хлорофилл — играет роль химического и оптического сенсibilизаторов, т. е. поглощает лучистую энергию, передает ее молекулам бесцветных компонентов реакции (воде и углекислоте), способствует их возбуждению, а затем участвует в процессе соединения продуктов (их фотолиза) в образовании крахмала и других веществ.

А. Н. Волков (1866) и К. А. Тимирязев впервые подошли к выяснению фотохимических закономерностей установленного ими «спектра действия» фотосинтеза. В работах 1868—1903 гг. Тимирязев установил, что усвоение углекислоты в красной половине спектра по отношению к ассимиляции в сине-фиолетовой части составляет 100 : 54. Согласно квантовой теории света, пришедшей в науку много позже (в 1900 г.), для лучей с длиной волны 6600 и 4800А отношение эффективностей фотосинтеза при расчете на равное количество поглощенной листом энергии должно составлять теоретически 100 : 51, что очень близко к отношению, установленному ранее Тимирязевым. Он первый доказал, что химическое действие света различной длины волны зависит от их энергии в соответствующих участках спектра. Еще в 1875 г. Тимирязев предположил, что энергия световой волны пропорциональна квадрату амплитуды и обратно пропорциональна длине волны.

Следует упомянуть и о сугубо теоретических работах Тимирязева, прежде всего о знаменитой лекции «Космическая роль растения» (1903). В ней он развил мысль, впервые высказанную им еще в 1875 г., о значении зеленых растений как звена, соединяющего «величественный

взрыв энергии в нашем центральном светиле со всеми многообразными проявлениями жизни на обитаемой нами планете». Эта мысль о космической роли растений, использующих, как выяснено теперь, в сущности, внутриатомную энергию, постоянно освобождающуюся в процессе тех гигантских ядерных взрывов и превращений, которые служат источником солнечных лучей, была лейтмотивом полных поэзии высказываний ученого о значении фотосинтеза. Он писал: «Зеленый лист, или, вернее, микроскопическое зеленое зерно хлорофилла, является фокусом, точкой в мировом пространстве, в которую с одного конца притекает энергия солнца, а с другой берут начало все проявления жизни на земле. Растение — посредник между небом и землей. Оно истинный Прометей, похитивший огонь с неба». Тимирязев первый подчеркнул значение растений в космическом круговороте энергии и вещества. Он указал на цепь, в которой солнце — макрокосмос — освобождает энергию, а зеленые растения улавливают ее и конденсируют в микрокосмосе, в молекулах, слагаемых из углерода, азота, водорода, кислорода, фосфора и серы. Питаясь, так или иначе, растениями, человек, животные и почти все микробы живут за счет солнечной энергии, которую улавливают зеленые растения.

Работы Тимирязева получили высокую оценку в научном мире, так он был избран почетным доктором Кембриджского, Глазговского и Женевского университетов, членом Лондонского королевского общества. В отечественной науке его авторитет был еще более высок.

Ф. Н. Крашенинников углубил тимирязевское доказательство применимости закона сохранения энергии к фотосинтезу. В 1901 г. он доказал, что свет, падающий на листья, действительно «запасается растением впрок» в виде определенной теплотворности образуемых ассимилятов, что хлебные зерна, — плоды, все растения — это подлинные «консервы солнечных лучей».

М. С. Цвет (1911) рассмотрел значение флюоресценции хлорофилла для фотосинтеза: возбужденный светом пигмент сам становится источником излучения.

С. Н. Виноградский в работах опубликованных в 1887—1890 гг описывает результаты своего открытия удивительного факта автотрофного питания некоторых низших организмов в отсутствие света за счет энергии химических реакций. Этот способ питания с помощью химической энергии получил название «хемосинтеза» в отличие от «фотосинтеза» — питания с помощью солнечной энергии.

Другое направление в области изучения фотосинтеза составили исследования химизма продуктов, образующихся в зеленом листе на свету из углекислого газа и воды, — изучение химических реакций, составляющих этот процесс. А. М. Бутлеров (1861) впервые получил сахар при нагревании раствора формальдегида в присутствии извести. Это

открытие показало, что вне растений, в колбе, из простейших соединений можно получить сахаристые вещества. Под влиянием этих работ немецкий химик А. Байер (1871) предложил формальдегидную теорию фотосинтеза, согласно которой первым продуктом фотосинтеза является формальдегид.

А. Н. Бах (1893) выдвинул новое понимание фотосинтеза как сложного окислительно-восстановительного процесса. В. П. Храповицкий (1887) впервые показал, что в пластидах листа образуется не только крахмал, но и белковые вещества.

Русских ученых интересовали условия образования и разрушения пигментов листа. А. Ф. Баталин (1871) разъяснил явление разрушения хлорофилла у некоторых хвойных в осеннее время под действием света. Ученик Тимирязева В. Дементьев (1873) подробно исследовал процесс выцветаний хлорофилла в различных частях спектра. Он установил также, что этиолированные проростки зеленеют на свету только при наличии в среде кислорода. И. М. Прянишников (1876) установил, что для зеленения необходим лишь весьма слабый свет, но достаточно высокая температура.

М. С. Цвет (1896) впервые предположил существование так называемого хлороглобина — адсорбционного соединения пигментов листа с белками, находящимися в хлоропластах. Немного позднее, в 1899 г., он пришел к выводу, что хлорофилл, каротиноиды, белок и липоиды пластид действительно представляют физико-химически и физиологически цельное соединение — хлороглобин. В 1903 г. М. С. Цвет создал замечательный хроматографический метод разделения пигментов листа. С помощью этого метода он установил, что в листьях находится не один, а два различных хлорофилла и несколько различных каротиноидов. Открытия М. С. Цвета, наряду с работами М. В. Ненцкого и Н. А. Меншуткина по изучению сложных эфиров (1879), помогли немецкому ученому Р. Вилыптеттеру подойти к химическому анализу хлорофилла. В настоящее время хроматографический метод Цвета широко используется во всех отраслях химии.

М. В. Ненцкий (1896) высказал положение о химическом и биологическом родстве между зеленым пигментом пластид и гемоглобином крови. Совместно с Н. О. Зибер-Шумской он получил из гемоглобина гематопорфирин — вещество, весьма сходное по химическому строению с филлопорфирином, полученным из хлорофилла листьев польским ученым Л. П. Мархлевским совместно с английским биохимиком Э. Шунком.

Много внимания уделили русские фитофизиологи изменениям интенсивности фотосинтеза в связи с различными условиями внешней среды: интенсивность и состав света, температура, концентрация углекислого газа. Принципиально важным явилось открытие А. С. Фаминцына, доказавшего (1865), что растения могут накапливать крахмал

не только на солнечном, но и на искусственном свете, даже на свете керосиновой лампы.

Д.Н. Прянишников (1876) и А.С.Фаминцын (1880) впервые установили понятие оптимума интенсивности света для фотосинтеза. Уже тогда Прянишников близко подошел к понятию о компенсационном пункте, когда в зависимости от внешних условий дыхание уравнивает фотосинтез. Тщательно изучив влияние света на фотосинтез, Тимирязев (1889) доказал, что в нормальных условиях «световое насыщение» растений достигается при половине полной инсоляции. Тимирязев, а за ним К. А. Пуриевич определили величину коэффициента поглощения и использования лучистой энергии зеленым листом, а также долю энергии, расходуемой на транспирацию.

В. Н. Любименко был одним из наиболее известных лесоводов, внесших значительный вклад в развитие отечественной физиологии растений. В.Н. Любименко закончил Лесной институт в Санкт-Петербурге. Спектр его научных интересов был достаточно широк, и среди них значительную долю составляли экофизиологические исследования. Так, например, им было дано научное обоснование существованию теневыносливых и светолюбивых пород. Для того времени это был актуальный вопрос, так, опубликованная в Журнале опытной агрономии за 1905 год рецензия известного физиолога Л.А. Иванова на книгу Фрике, была озаглавлена «Светолюбивые и теневыносливые растения – научно необоснованная догма». Любименко построил свои эксперименты на сравнительной основе, включив в них такие породы, как сосна, пихта, береза, липа. Обосновал выбор именно этих пород он следующим образом: «В ряду пород, расположенных по степени потребности к освещению, сосна стоит близко к березе, а липа к пихте, и наконец, ... по анатомическому строению листьев сосна близка к пихте, а береза к липе. Следовательно, беря эти четыре породы, мы имеем две пары видов, значительно удаленных в систематическом отношении и близких по своей потребности к освещению настолько, что данные, полученные для одной пары (например, хвойных), могут быть проверены опытами с другой». Исследования показали, что хлоропласты теневыносливых растений характеризуются большей чувствительностью к свету, чем хлоропласты светолюбивых растений. Процесс фотосинтеза у данной группы растений начинается при значительно меньшей напряженности света. Оказалось, что порог фотосинтеза у теневыносливых растений в 20–40 раз ниже, чем у светолюбивых. Любименко установил, что разная чувствительность хлоропластов к свету обусловлена разной концентрацией у них хлорофилла. Таким образом, было показано, что светолюбивые и теневыносливые растения – это объективно существующие экологические группы. Позднее он продолжал развивать данное направление своих исследований, например им было показано, что теневыносливые растения

более интенсивно используют сине-фиолетовую часть спектра, тогда как светолюбивые более интенсивно используют красный свет. Он показал, что у последних при очень слабом освещении фотосинтез идет значительно интенсивнее, чем у первых, но на более ярком свете наблюдается обратная закономерность. Ученый предложил в качестве показателя ассимиляционной способности растений вычислять отношение количества поглощенной листом углекислоты к содержанию в нем хлорофилла. Позднее, в 1918 г., это отношение было названо Вильштеттером «ассимиляционным числом».

Н. Н. Киселев (1914) показал, что обогащение воздуха углекислотой увеличивает урожай и понижает транспирацию растений. Напротив, К. А. Пуриевич (1910) выяснил, что без углекислоты листья испаряют больше, чем обеспеченные ею. Н. П. Шульц (1904) установил, что на свету, но без углекислоты в листьях среднего возраста происходит задержка растворения крахмала.

Трудами русских физиологов были определены глубокие связи процессов воздушного питания с другими сторонами жизни растений. Так, наблюдая под микроскопом за жизнью водоросли спирогиры, А. С. Фаминцын проследил связь роста и деления ее клеток с процессом фотосинтеза.

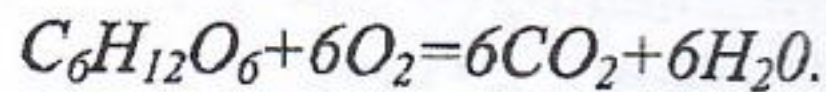
Изложенные факты дают представление о том, как значительны были достижения русской науки в области изучения ассимиляции, усвоения углерода из воздуха — процесса, лежащего в основе жизни растений.

5. Формирование представлений о процессе дыхания у растений

Представление о дыхании, как правило, ассоциируется с антропоморфными представлениями о дыхательных движениях человеческой груди. И поскольку ничего подобного у растений не наблюдалось, у них отрицалось и само существование процесса дыхания. Первые намеки на наличие дыхания у растений были получены Шееле, в тех опытах, когда ему не удалось воспроизвести опыты Пристли, что было связано со слабым освещением растений.

Окончательно убедили всех в существовании у растений процесса дыхания опыты швейцарского ученого Никола Теодора Соссюра. Он не только показал, что прорастающие семена выделяют углекислый газ и поглощают кислород, но и провел измерения объемов этих газов. Принцип опытов Соссюра положен в основу лабораторной работы практикума «Определение субстрата дыхания семян на основе расчета дыхательного коэффициента».

Долгое время процесс дыхания представляли аналогичным процессу горения



глюкоза

Однако отсутствие высоких температур в организме делало непонятным процесс активации кислорода, необходимый для его соединения с дыхательным материалом. Поэтому пришлось отказаться от этого старого представления о дыхании и перейти к новому учению о дыхании как сложном процессе, состоящем в медленном окислении. Это сделал в 1897 г. А.Н. Бах, выдвинувший гипотезу о существовании в клетках веществ, активирующих кислород путем образования перекисей, сходных с перекисью водорода. Такие вещества он назвал оксигеназами и предположил, что в процессе дыхания растений участвует также и другое вещество – пероксидаза, разлагающая перекись водорода с выделением атомарного кислорода. А.Н. Бах заложил основу теории активации кислорода, несколько позже сходную теорию дал немецкий ученый К.Энглер.

Биохимик Н.А. Сахаров (1896) обосновал гипотезу, по которой в основе действия окислительных ферментов находится железо. В 1898 г. эту теорию поддержал русский химик Л.А. Чугаев. Много позже (1921) немецкий ученый О. Варбург установил, что активация кислорода при дыхании связана с железосодержащим веществом, родственным пигменту крови – гемоглобину. Английский ученый Д. Кейтлин в 1925 г. окончательно доказал присутствие в клетках растений и животных железосодержащего соединения, ускоряющего поглощение кислорода и назвал его цитохромоксидазой.

Однако в начале XX века было еще неизвестно, откуда берется кислород для дыхания внутри массивных органов, например внутри корнеплода свеклы, внутри плода яблока, в корнях затопленных водой растений. В.Д. Палладин, С.Д. Львов, С.П. Костычев предполагали, что высшие растения при недостатке кислорода дышат подобно дрожжевым грибкам при спиртовом брожении, используя при дыхании кислород, содержащийся в гидроксильных группах воды.

В 1907 – 1909 гг. В.И. Палладин опубликовал ряд интересных работ «Дыхание растений как сумма ферментативных процессов», «Дыхательные пигменты растений», «Участие редуктазы в процессе спиртового брожения», «К теории дыхания растений». В них он показал, что дыхание – длинная цепь сложных ферментативных превращений дыхательного материала, разделив дыхание на две фазы:

1. Анаэробную, где действуют дегидрогеназы, отнимающие водород.
2. Аэробную, где действуют оксидазы и пероксидазы, активирующие кислород.

Дыхательные ферменты в качестве временных акцепторов и передатчиков водорода, отделяемого от воды и окисляемых веществ, используют хромогены. В.И. Палладин в работах опубликованных в 1908–1911 гг объяснил процесс быстрого окисления растительных соков, проявляющийся в посинении нарезанных грибов, побурении яблочной мякоти, в почернении натертой свеклы и картофеля. В этом случае хромогены переходят в пигменты вследствие того, что окисление их идет быстрее, чем обратное восстановление.

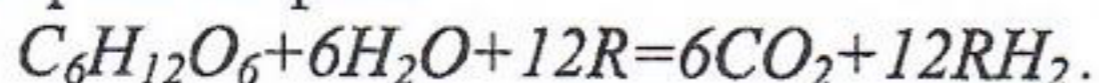
По его мнению, пигменты антоцианы и флавоны являются результатом необратимого окисления и дальнейшего превращения хромогенов. Дыхательные хромогены обеспечивают поэтапный ход дыхания и оберегают белки протоплазмы от быстрого распада под действием атмосферного кислорода.

Палладин сохранил представление А. Баха об активации кислорода как об одном из звеньев дыхательного процесса, заложив, таким образом, учение о единстве активации водорода и кислорода.

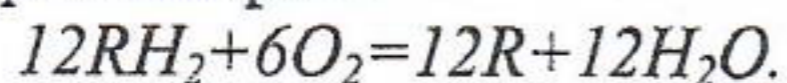
Палладин выдвинул теорию, согласно которой окисление внутри клеток может происходить через присоединение воды, активацию и отнятие водорода дегидразами с последующей передачей его водородным акцепторам (дыхательным хромогенам). Регенерация водородных акцепторов происходит под действием кислорода, который также нуждается в активации.

Суммарное уравнение дыхания, предложенное Палладиным, выглядело следующим образом :

I. Анаэробная фаза



II. Аэробная фаза



Оно было выведено в 1912 году на основании следующего опыта. Зародыши пшеницы помещались в пробирку с красителем метиленовым синим. Затем из пробирки выкачивался воздух. Через некоторое время метиленовый синий обесцвечивался. Если же пробирку открыть для доступа воздуха, а затем встряхнуть, то метиленовый синий при этом синееет. Этот опыт показывал что в анаэробных условиях зародыши восстанавливают метиленовый синий за счет присоединения к нему водорода, а в аэробных условиях он вновь окисляется кислородом воздуха и приобретает синий цвет.

Другая линия исследований – выявление химизма брожения и дыхания. Крупнейший русский физиолог и биохимик С.П. Костычев разработал в 1907 г. учение о генетической связи между кислородным дыханием и анаэробным (брожением). Он перебросил мост между нашим пониманием жизненных процессов у высших растений, плесневых грибов,

аэробных бактерий, с одной стороны, и у дрожжей, анаэробных бактерий, с другой. Костычев связал все виды брожений с дыханием и впервые назвал брожение анаэробным дыханием (термин сохранился и в наши дни). С.П. Костычев доказал, что аэробная фаза дыхания начинается там, где кончается общая для дыхания и брожения – анаэробная фаза бескислородного распада сахаров.

Крупное открытие сделал в 1904 г. Л.А. Иванов установив, что первым этапом спиртового брожения является образование соединений сахаров с фосфорной кислотой. Л.А. Иванов сделал свое открытие раньше английских биохимиков А. Гардена и У. Йонга (1905–1906). В своих работах, изданных в 1907–1916 гг. Иванов подчеркивал значение фосфатов при брожении и дыхании. В 1915 г. С.Д. Львов открыл связь фосфорилирования с анаэробной оксиредукцией при спиртовом брожении.

Русские ученые много работали над изучением этапов дыхания. Некоторые звенья так называемого цикла Кребса, через который идет превращение органических кислот в аэробной фазе дыхания, были известны русским авторам уже в начале XX в.

Третье направление научных поисков – исследование биологического значения дыхания, связи дыхания с процессами питания и роста, зависимости от условий внешней среды.

В 1873 г. Н.Е. Лясковский изучая зависимость прорастания семян от процесса дыхания, установил, что рост проростков и превращение веществ в них невозможно в отсутствие кислорода. А.С. Фаминцын в работе «Обмен веществ и превращение энергии в растениях» (1883) рассматривал дыхание как процесс, тесно связанный с питанием, построением организованных образований из пластического материала.

В конце XIX и начале XX в. проходила дискуссия между сторонниками белковой и углеводной теорий дыхания. В развитии этой дискуссии было два этапа. Сторонники белковой теории считали, что дыхательным материалом служат белки, а углеводы – только материал для регенерации углеводной части белковых молекул. Однако Бородин и Палладин стали считать материалом дыхания углеводы.

И.П. Бородин (1876), В.И. Палладин (1883, 1884), Д.Н. Прянишников (1894) сделали вывод о защитном влиянии сахаров на белки, которое противодействует их распаду. Продукты углеводного дыхания, по их мнению, служат углеродным скелетом для регенерации и новообразования белков, постоянно распадающихся в процессе дыхания и потребляемых в процессе роста. Отдельно уделялось внимание связи дыхания и питания.

Сторонники углеводной теории на двух этапах дискуссии ограничивались утверждением об углеводах как дыхательном материале, не вникая в отношения белков и углеводов. Перейдя от первого этапа ко второму, сторонники белковой теории сделали шаг вперед, сторонники же углеводного дыхания остались на месте.

В.И. Палладин (1886) установил экономящее действие кислородного дыхания по сравнению с бескислородным на расход дыхательных материалов у высших растений (бобов). Сторонники углеводной теории дыхания объясняли задержку нормального роста при недостатке кислорода (анаэробнозисе) расточительным расходом сахаров недостатком энергии, освобождающейся при дыхании. Сторонники белковой теории полагали, что дыхание дает организмам не только «силу», но и вещество, необходимое для синтеза конституционных веществ. Они утверждали, что при недостатке кислорода складывается неблагоприятный для роста состав продуктов превращения азотистых веществ. Палладин (1886) установил, что в растении действуют две группы белков – конституционные и запасные, при этом интенсивность дыхания определяется первыми. В 1901–1903 гг. публикуется целый ряд работ под его руководством, убедительно доказывающих связь процессов новообразования нуклеиновых соединений в растениях, дыхания и явлений регенерации тканей при заживлении ран у растений.

С.П. Костычев в работе «Физико-химические исследования над дыханием растений» (1911) писал: «Белковая теория дыхания растений Палладина должна быть признана несостоятельной». Учитывая экспериментальные данные Л.А. Иванова (1904), показавших, что количество белков в ходе брожения не меняется, Костычев настаивал, что белки не служат материалом брожения. Впоследствии Н.Н. Иванов в работах 1910–1919 гг. разъяснил результаты анализов Л.А. Иванова и доказал, что и в среде без кислорода белки подвергаются распаду и превращениям, но продукты их превращения плохо используются дрожжами для размножения. Отмечая, что белки не служат материалом для брожения, Костычев забывал, что они, во всяком случае, служат «орудием брожения» и уже потому не могут оставаться неизменными в ходе этого процесса. В 1917 г. Костычев признал все же белковое дыхание, но полагал, что оно не имеет ничего общего с углеводным. Только рассмотрение дыхания в единстве с питанием определило путь к познанию сложных проблем биохимии.

В 1907 г. Палладин определил дыхание как сумму ферментативных процессов. Участие белков протоплазмы в дыхании он объяснил как участие их в образовании ферментов. При помощи этих ферментов в процессе дыхания идет превращение запасных веществ в конституционные, происходит питание и рост организма. Он предполагал, что при недостатке сахаров безазотистые вещества, используемые при дыхании, могут быть отчасти продуктами распада белков. Это было подтверждено в дальнейшем.

Русскими учеными осуществлено много исследований по изучению зависимости брожения и дыхания от концентрации кислорода, температуры, света, хода прорастания семян, количества дыхательного

материала. Их интересовали сложные изменения химического состава растений в связи с их развитием и воздействием различных условий внешней среды. Фаминцын в 1859 г. провел обстоятельное изучение биохимии созревания винограда. Н.Е. Лясковский (1873), а также Д.Н. Прянишников в работах 1873–1894 гг. исследовали превращения безазотистых и белковых веществ: первый при прорастании тыквы, второй при прорастании вики. Прянишников проследил трату углеводов на дыхание; убыль крахмала, белков; прирост клетчатки; изменения гемицеллюлез, жиров, аминокислот, амидов и растворимых углеводов.

6. История исследований в области устойчивости растений

6.1 Засухоустойчивость

Учение о водном режиме и о влиянии засухи на растения всегда интересовало русских ученых, так как Россия часто страдала от засух. Уже в XVIII в. М.В. Ломоносов мечтал о том времени, когда людям удастся «нивы в день палящий жажды дождем прохладным напоить».

П.А. Ильенков (1865) в Петровско-Разумовской академии поставил первые опыты по определению потребности в воде у культурных растений. Сравнивая количество израсходованной воды с количеством накопленного сухого вещества, он впервые подошел к понятию о транспирационном коэффициенте. Ф.И. Шведов (1881), используя годовые кольца спиленных деревьев как «летопись засух», установил зависимость между шириной годового прироста деревьев и метеорологическими условиями года.

Агроном С.М. Богданов (1886) установил понятие о «мертвом запасе» воды в почве. Он определил, что количество недоступной воды в почве соответствует приблизительно двойной величине максимальной гигроскопичности почвы. Эта работа была выполнена на 23 года раньше исследований американских ученых Л.Д. Бригса и Г. Шанца, выдвинувших в 1911–1912 гг. представления о «коэффициенте завядания».

В 1891 г. Россию постигло страшное бедствие, вызванное засухой и как следствие, неурожаем хлебов на значительной территории. К.А. Тимирязев (1892) выступил со знаменитой лекцией «Борьба растения с засухой», в которой разобрал физиологические основы устойчивости и методы их повышения. Он писал: «Засуха способствует выработке целого ряда приспособлений, ограждающих от вредного влияния засухи». Тимирязев отметил важную роль системы приспособлений, которыми располагают листья степных растений в виде различной формы волосков и точно войлок защищающие живые клетки листа от чрезмерной инсоляции и перегрева. Такое же влияние оказывает заглубление устьиц.

В.Р. Заленский (1904) опубликовал исследование об анатомическом строении листьев разных ярусов. Он обнаружил, что верхние листья, находящиеся в условиях более сильного испарения воды и более затрудненного водоснабжения, чем нижнее, имеют более мелкие клетки, большее число устьиц на единицу поверхности и более густую сеть жилок. Связав эти наблюдения с анатомическими особенностями листьев различных ярусов, Заленский показал, что чем выше точка прикрепления листа по стеблю, тем более свойства этого листа приближаются к свойствам листьев растений, обитающих в открытых сухих местах.

Верхние листья имеют большее количество устьиц на единицу поверхности, более развитую систему проводящих воду элементов, у них мельче клетки, более развита палисадная паренхима. Верхние листья обладают большей сосущей силой, более интенсивной транспирацией, но содержание воды в них меньше, они более долговечны при засухе.

Впоследствии эти закономерности были названы «законом Заленского».

Русский агрометеоролог П.И. Броунов (1912) на основе многолетних экспериментов, начатых в 1897 г., установил важное понятие о «критических периодах» у растений. В эти периоды растение наиболее чувствительно к недостатку влаги, например, пшеница особенно чувствительна к засухе в период стеблевания и колошения.

Однако работы Заленского не привлекали к себе должного внимания и в конце XIX и начале XX вв. в Западной Европе получила хождение теория немецкого ботаника-географа А. Шимплера (1891), который считал, что растения засушливых мест обитания должны характеризоваться не только пониженной транспирацией, но и слабой ассимиляцией и медленным ростом. «Образцом» засухоустойчивых растений были признаны кактусы и другие суккуленты. Исследования по водному обмену Шимплер проводил только на суккулентах, и эти закономерности перенес на всю группу ксерофитов в целом.

В.В. Колкунов в работах 1900–1905 гг опубликовал результаты изучения засухоустойчивости культурных растений, показывающие, что к этим растениям, помимо требования экономной транспирации, должно быть предъявлено требование высокой ассимиляции. Он выдвинул идею отбора засухоустойчивых растений на основе изучения анатомических приспособлений их против засухи.

В 1916 г. Н.А. Максимов выступил против теории Шимпера. В условиях Тбилиси он наблюдал, что многие засухоустойчивые растения при достаточном водоснабжении обнаруживают высокую интенсивность транспирации, при этом они быстро растут. Наиболее высокой интенсивностью транспирации из всех обладали густоопушенные ксерофиты типа резака (*Falcaria rivini*), испарявшие воду в среднем в три раза сильнее теневых мезофитов. По мнению Максимова,

засухоустойчивые растения — не «сухолюбые», но они лучше переносят обезвоживание и способны использовать для роста даже малое количество влаги. Он дал новое определение засухоустойчивости, основной способностью растений сухих мест обитания (ксерофитов) является способность «переносить без вреда длительные засушливые периоды, губительные для мезофитов».

6.2 Зимостойкость

В 60-х годах девятнадцатого века в Германии протекала дискуссия о том, когда гибнут растения: в момент замерзания (И. Гепперт, 1838) или при оттаивании (Ю. Сакс, 1862). Однако в стране сильных морозов и длительных зим, в России сама практика больше стимулировала изучение проблемы морозоустойчивости растений. Растениеводы средней и северных частей России ставили перед собой задачу создавать выносливые сорта яблонь, груш и других садовых растений. Русских ученых интересовали сложные процессы приспособления к перенесению неблагоприятных условий внешней среды. Так, Н.И. Железнов изучал поведение почек деревьев в зимний период, отметил увеличение почек, возрастание количества воды и зольности, рост завязей, развитие яйцеклеток, пыльников, образование пыльцы в последних.

А.С. Фаминцын и И.П. Бородин в совместной работе (1867) проследили изменение характера запасных веществ у березы в осенне-зимний период. Многие ученики Бородина изучали биохимические изменения, происходящие у древесных видов в период покоя. Они установили, что некоторые из растений накапливают масла, другие — сахара, и высказали соображения о значении этих веществ для перезимовки растений.

Н.А. Максимов (1908), выявил, что в зимующих органах древесных видов дыхание уменьшается по мере снижения температуры, однако продолжается всю зиму даже при -20°C .

Х. Мюллер-Тургау (1880) считал, что причиной гибели растений при замерзании является обезвоживание протоплазмы, связанное с образованием в межклетниках кристаллов льда.

Немецкий ученый К. Мец (1904–1905), напротив, выдвинул виталистическую теорию «специфического минимума». Согласно этой теории, растения погибают не от обезвоживания и не от льдообразования, а просто в силу потери жизнеспособности при понижении температуры ниже определенного для каждого вида «специфического минимума». Н.А. Максимов (1913) опубликовал большое экспериментальное исследование на тему «О вымерзании и холодостойкости растений», в котором опроверг метафизическое учение Меца. Первоначальной

причиной гибели растений от низких температур является полное нарушение структуры протоплазмы из-за одновременного воздействия обезвоживания и механического давления льда. Если вода в тканях не кристаллизуется, то клетки остаются жизнеспособными и при длительном пребывании в условиях низких температур. Процессы льдообразования связаны с физиологическим состоянием клетки и, особенно, с проницаемостью протоплазмы. От этого свойства зависит скорость прохождения через нее воды, поступления воды в межклетники и скорость замерзания.

Н.А. Максимов наблюдал, что способность растительной ткани сопротивляться вредному действию низких температур может быть повышена путем её погружения в водные растворы различных органических и неорганических соединений. Он разработал учение о сущности действия защитных веществ, которое связано с уменьшением количества образующегося льда и увеличением объема оставшейся незамерзшей воды. Исследования Максимова служат основой для современных представлений относительно физиологических причин, определяющих степень морозостойкости растений.

7. Рост и развитие растений

7.1 Рост растений

Исследование роста привлекало к себе внимание русских ученых. И.П. Бородин (1867) установил, что споры папоротника не прорастают в темноте. А.С. Фаминцын (1872), Я.Я. Вальц (1876) изучали влияние света на рост корней. А.Ф. Баталин (1872) показал, что при кратковременном воздействии (полтора часа в сутки) света на растения, находящиеся все остальное время в темноте, не происходит вытягивание стебля, образуются нормальные по форме и величине листья, хотя и желтые. Он установил связь между процессами роста и явлениями раздражимости, как выражение сложной системы внутренних связей, объединяющих морфофизиологические структуры и биохимические процессы в организме.

О. Баранецкий (1878) изучал суточную периодичность роста. Оказалось, что ритм роста связан с определенным ритмом биохимических процессов в листьях и в конусе нарастания стебля, а сами процессы, в свою очередь, связаны с периодической сменой дня и ночи. Если растение, выросшее в нормальных условиях смены дня и ночи, поместить в темноту с постоянной температурой, то максимум его роста будет некоторое время приходиться на те же часы, как и в нормальных условиях. И только через несколько дней различие в скорости роста в ночные и дневные часы будет

сглаживаться и исчезнет. Например, у земляной груши это различие сохраняется даже через 14 дней пребывания в темноте. Баранецкий обнаружил, что такое влияние может наблюдаться очень долгое время. Так, стебель репы-садовки, росший после предшествовавшего лета в темноте, проявлял периодичность роста, давая наивысший прирост в утренние часы, наименьший – в ранние вечерние.

7.2 Развитие растений

Уже в начале XIX века русские ученые исследовали вещества, стимулирующие или угнетающие рост растений. А.И. Набоких (1908) установил стимуляцию роста растений слабыми кислотами, а также экстрактами самих стимулируемых объектов. Он предположил, что пораненные ткани растений выделяют специальные вещества – «возбудитель роста». Другие авторы получили доказательства усиленного образования при прорастании семян нуклеопротеинов и дыхательных ферментов.

Ботаник Новороссийского (Одесского) университета Г.А. Боровиков (1916) установил зависимость роста от степени набухания коллоидов протоплазмы. По его мнению, органические кислоты это – «стимуляторы роста», а «органические основания» – «угнетатели».

Во второй половине XIX в. исследования в области развития растений проводилось в двух направлениях: 1) прослеживались морфологические изменения, связанные с развитием, начиная с эмбрионального периода; 2) выяснялись внешние факторы, влияющие на скорость развития.

Русские фитофизиологи разрабатывали идеи Гофмейстера о единстве развития у различных представителей мира растений — от мхов и папоротников до цветковых. В начале 70-х гг. XIX в. Леваковский развернул большую серию опытов по изучению изменений формы растений при искусственно создаваемых условиях внешней среды. Он явился одним из основателей экспериментальной морфологии растений. В этом же направлении много работали Баталин и Баранецкий.

Еще в 1838 г. в журнале «Садоводство» был описан практикуемый ростовскими огородниками способ ускорения развития артишоков, состоящий в охлаждении проростков. В 1874 г. Баталин установил необходимость временного действия пониженных температур для цветения луковичных многолетников. Д. Н. Прянишников и И. В. Якушкин в книге «Растения полевой культуры» (1938) отметили, что еще в 1890 г. студент Петровской сельскохозяйственной академии Судзиловский на основании опытов с ивановской озимой рожью пришел к выводу, что для озимых хлебов в ранней фазе развития необходимо влияние низких температур. В. И. Ковалевский (1884) установил

зависимость скорости развития ряда растений от продолжительности «солнечного озарения», т. е. длины дня. В проводимых им опытах и наблюдениях было приближение к предложенному впоследствии Т. Д. Лысенко (1928) приему яровизации и к открытию американцами У. Гарнером и Х. Аллардом (1920) явлений фотопериодизма.

7.3 Движения растений

Известный английский ученый Т. А. Найт (1806) с помощью весьма остроумных опытов доказал, что рост стебля растений вверх, а корней вниз связан с действием силы тяжести. Однако он ошибался, полагая, что отсутствие механических тканей в кончике корня ведет как бы к «стеканию» корня по направлению действия силы тяжести.

Н. Н. Спешнев выступил с докладом «О направлении корней» (1869), в котором опроверг гипотезу Найта. Своими остроумными экспериментами он показал, что корень может «врастать» в ртуть. Если бы была верна теория Найта, то, по его мнению, ртуть должна была бы «выжать», приподнять кончик корня. В действительности корень, направляясь вниз, оказывал большое давление на ртуть.

В 1876 г. О. В. Баранецкий изучил фототропизм у микромицетов, которые служили объектом для опытов Розанова. Плазмодии этих организмов обладали отрицательным фототропизмом в начальном периоде своего развития. В 1886 г. Баранецкий объяснил на опытах с клиноостатом (рис. 7) движения стеблей вьющихся растений и вскрыл причины круговой нутации стеблей, описанной в 1880 г. Ч. Дарвином в книге «О способности растений к движению». Принцип работы данного прибора заключается в следующем. Растение укрепляется на оси, присоединенной к часовому механизму в строго горизонтальном положении. Благодаря непрерывному вращению оси, на которой укреплено растение, сила тяжести действует не односторонне, а равномерно на все части растения. Устраняется причина, вызывающая изгибы корней и стеблей, и они сохраняют горизонтальное положение.

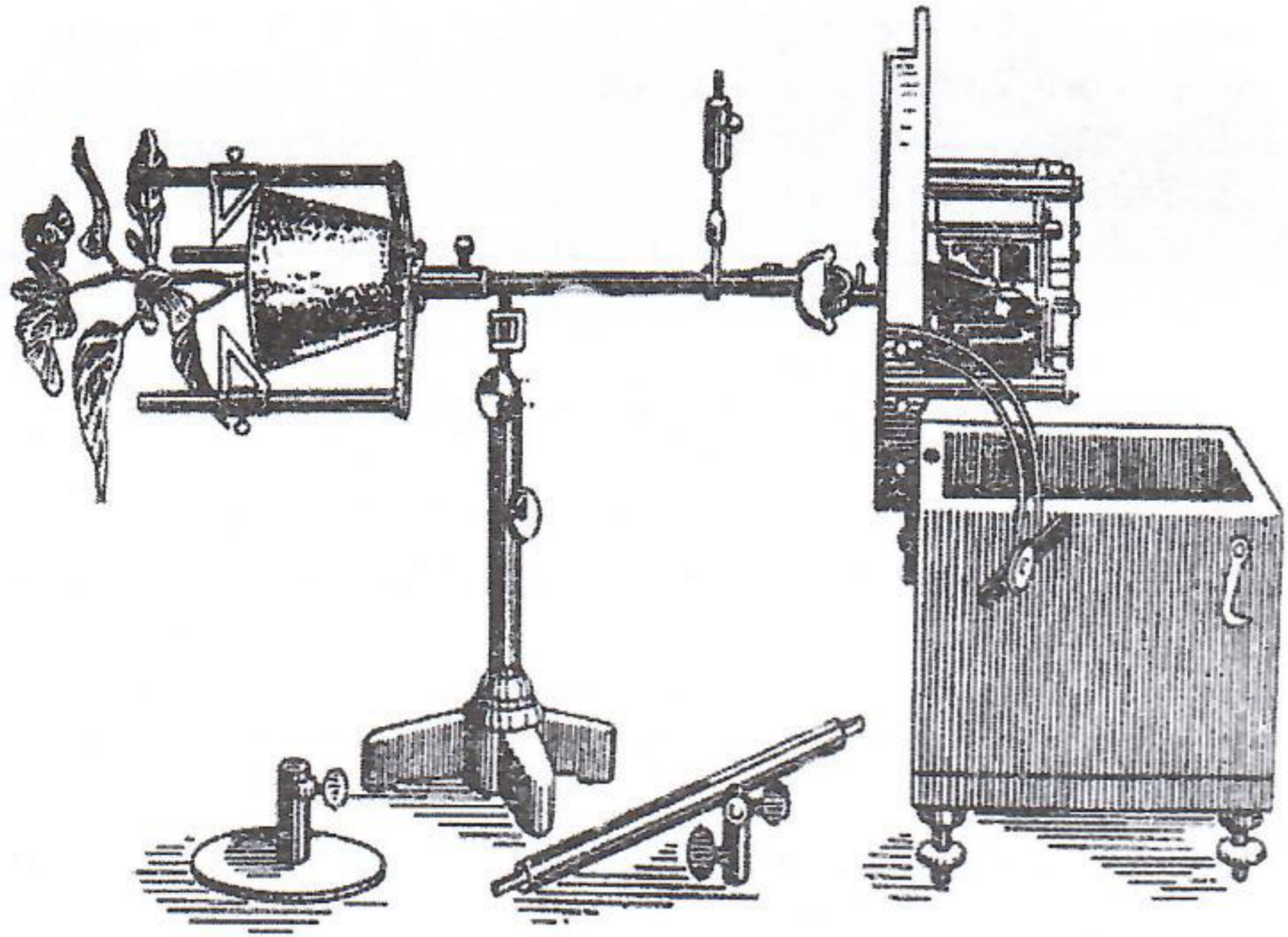


Рис. 7. Клиноостат

Великий натуралист доказал, что тропизмы состоят из двух фаз: первая — восприятие верхушкой стебля или кончиком корня одностороннего действия света или силы тяжести; вторая—изгибание стебля или корня в силу ускоренного роста клеток в зоне растяжения.

Немецкие ученые Сакс и Визнер выступили с отрицанием выводов Дарвина, обвинив его в «неумении ставить физиологические опыты». В. А. Ротерт в 1893 г. показал, что вывод Дарвина о разделении «сенсорной» и «моторной» зон является правильным. Он установил скорость передачи реотропического импульса.

Ф. М. Породко в работах 1910—1916гг изучал хемотропизм — движения растений в ответ на одностороннее влияние химических соединений. С помощью оригинальной методики, помещая корни растений в агаровый студень и действуя растворами солей либо на верхушку, либо на основание корня, он установил роль этих частей в хемотропическом изгибе. Исследуя влияние различных ионов (катионов и анионов), Породко пришел к выводу, что хемотропическое действие состоит в изменении степени гидратации коллоидов плазмы под влиянием поступающих в нее ионов.

Петербургский ботаник Д. Н. Нелюбов начал опыты (1898) по изучению причин изгибов растений, растущих в химических лабораториях.

Он был противником теории австрийского ботаника Ю.Визнера (1878), считавших появление этих изгибов как «автономных», т. е. независимых от условий внешней среды. В результате экспериментов Нелюбов установил, что изгибы растений, растущих в условиях химических лабораторий, обязаны содержанию в воздухе ничтожных количеств таких газов, как этилен и ацетилен. Опираясь на опыты чешского ученого Ф. Чапека (1894–1902), Нелюбов сделал вывод (1913), что обнаруженные им качественные изменения геотропизма вызываются расстройством гормональных регуляций в растениях.

В 1906 г. опубликовал свою первую работу по геотропизму в последующем известный советский ученый Н. Г. Холодный, создавший в 1918—1926 гг. (одновременно с голландским ученым Ф. В. Вентом) гормональную теорию тропизмов.

Влияние изменения освещенности, температуры, сотрясение и другие экологические факторы интересовали многих ученых. Еще М. В. Ломоносов в 1753 г. ставил опыты по изучению влияния электричества на чувствительность мимозы (рис. 8). Он дал первую гипотезу о природе движения растений, возбуждаемых светом, уподобив растения сверхчувствительному электроскопу, который складывает или разводит свои листочки в связи с потерей или приобретением заряда. Этот заряд растения приобретают вследствие того, что в них под действием солнца «рождается днем электрическая сила». Московский физик П. И. Страхов (1806) поставил опыты по раздражению мимозы слабым электрическим током, проходившим через воду. Опыты проводились в оригинальной обстановке, на Москве-реке, близ Крымского моста, с лодки.

Ф. Леваковский проводил опыты на мимозе и других растениях, которые он описал в работах «О движении раздражимых органов растений» и «Исследование об электрических токах мимозы» (работы публиковались в период 1866—1867 гг.). Изучая механизм движений мимозы, проследил интересное явление «установка» растения после многократных раздражений. Он установил, что способность мимозы реагировать на прикосновение теряется после суточного пребывания ее в темноте. Его интересовала реакция мимозы на изменение экологических факторов, например, повышение температуры, уменьшение влажности; воздействие хлороформа.

Предположение Ф. Леваковского о роли сократимости плазмы в осуществлении механизма движения предвосхитило выводы ученых середины XX столетия. Он доказал, что электротоки возникают в непосредственной связи с возбуждением, с передачей его и с процессом самого движения.

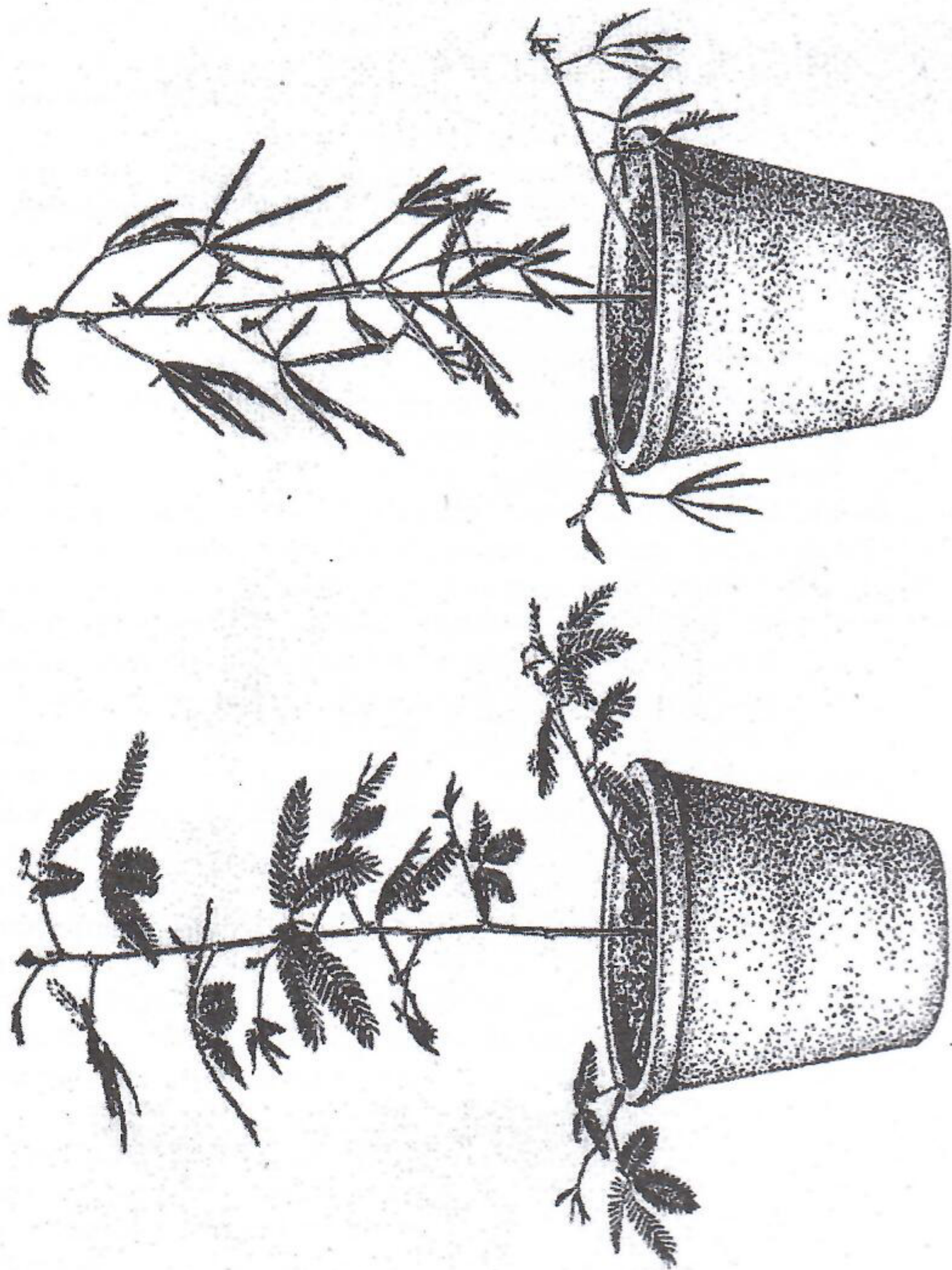


Рис. 8 Сейсмонастические движения листа у мимозы

А. Ф. Баталин (1870) исследовал движение листьев у лесной кислицы. Это растение, которое можно назвать нашей северной мимозой, очень чувствительно к изменениям интенсивности света, к сотрясению, хотя не в такой степени, как мимоза. Баталин открыл у кислицы способность передавать световое раздражение от листовой пластинки к сочленениям сложного листа, производящего движение. Он считал, что первоначальной причиной движения является фотохимическое возбуждение, происходящее под действием света в клетках листовой пластинки.

В 1875 г. Ч. Дарвин опубликовал интереснейшее исследование о насекомоядных растениях и показал, что им свойственны особые «ловчие» движения. Изучением этих движений у росянки, мухоловки и жирянки еще перед выходом в свет книги Дарвина в России занимался А. Ф. Баталин. Изучением «хищных» растений занимались также Ф. М. Каменский (1876), В. И. Талиев (1903) и некоторые другие русские ученые.

Заключение

Зеленые растения являются основной группой организмов, эдифицирующих условия жизни на планете Земля. Знание особенностей функционирования растительного организма важно для любого полноценного члена современного общества. Особенно важны такого рода теоретические знания для людей связанных в своей практической деятельности с разными формами растениеводства, в том числе и для лесоводов и специалистов в области ландшафтного дизайна. Авторы полагают, что самостоятельная проработка изложенного в пособии материала из истории физиологии растений поможет создать у обучаемого надежный базис для последующего усвоения университетского курса данной дисциплины.

Используемая литература

1. Верзилин Н.М. Основы методики преподавания ботаники. — М.: Изд. Академии педагогических наук РСФСР. 1955 — 819с.
2. Медведев С.С. Физиология растений: Учебник. — СПб.: Изд-во С.-Петербур.ун-та, 2004. — 336с.
3. Рубин Б.А. Курс физиологии растений. — М.: Высшая школа, 1971 — 672с.
4. Серебряков К.К. Очерки по истории ботаники. Часть I. — М.: Государственное учебно-педагогическое издательство Наркомпроса РСФСР, 1941 — 246с.

 ИЗДАТЕЛЬСТВО МГУ