

PLANT MOVEMENTS

V. V. POLEVOI

Plant movements are based on the functioning of contractible proteins, like it commences in animals, or occur due to cell extension growth and the changes in cell hydrostatic (turgor) pressure, which are specific for plants. The evolution of plant movements is discussed.

Растениям присущи разнообразные способы движений, в основе которых лежат как функционирование сократительных белков, подобно тому, как это происходит у животных, так и свойственные только растениям движения на основе роста растяжением и изменений гидростатического давления в клетках. Рассмотрена эволюция способов движения у растений.

СПОСОБЫ ДВИЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ

В. В. ПОЛЕВОЙ

Санкт-Петербургский государственный университет

ВВЕДЕНИЕ

Способность к активному движению организма или его частей в пространстве, то есть к движению с затратой энергии, является характерным свойством всех живых организмов. Двигательная активность необходима для питания, защиты и размножения. Однако вплоть до начала XIX века считалось, что растение не обладает ни чувствительностью, ни двигательной активностью. Так, Ж.Б. Ламарк в 1909 году в труде “Философия зоологии” писал, что растения никогда и ни в одной из своих частей не обладают чувствительностью, не имеют способности переваривать пищу и не совершают движений под влиянием раздражений. Действительно, у растений нет нервной и мышечной систем, растения, как правило, являются прикрепленными формами, но все они обладают способностью к движению [1, 2]. Эти движения обычно не удастся увидеть непосредственно, так как происходят они очень медленно. Но внимательный наблюдатель может заметить, что верхушки побегов совершают круговые движения (нутации), растущие побеги и листовые пластинки поворачиваются в направлении односторонне падающего света (тропизмы), при смене дня и ночи открываются и закрываются цветки (настии). Это можно наблюдать с помощью цейтраферной (покадровой) киносъемки с показом в ускоренном темпе. Некоторые растения обладают быстрыми двигательными реакциями (сейсмонастии), сходными по скорости с движениями животных: захлопывание листа-ловушки у мухоловки, складывание листьев при ударе у мимозы стыдливой, движение тычинок василька и барбариса. Близки по скоростям у растений и животных также внутриклеточные движения (движения цитоплазмы и органоидов), а также локомоторные движения одноклеточных растений (таксисы), которые осуществляются с помощью жгутиков.

Существующие способы движения у растений можно классифицировать следующим образом [3]:

- 1) внутриклеточные движения (движение цитоплазмы и органоидов);
- 2) локомоторные движения клеток с помощью жгутиков (таксисы);
- 3) ростовые движения на основе роста клеток растяжением (удлинение осевых органов-побегов и корней, рост листьев, круговые нутации, тропизмы, ростовые настии);

4) верхушечный рост (рост пыльцевых трубок, корневых волосков, протонемы мхов);

5) обратимые тургорные движения: движения устьиц, настии, сейсмонастии.

Очевидно, что лишь движение цитоплазмы и локомоторные движения являются общими для растительных и животных клеток. Остальные типы движений свойственны только растениям. Рассмотрим кратко механизмы основных типов движений у растений.

Внутриклеточные движения. Цитоплазма в растительных клетках находится в постоянном движении. Внешние и внутренние воздействия изменяют скорость этого движения вплоть до его остановки [4]. Средняя скорость движения цитоплазмы варьирует от 2–5 мкм/с в пыльцевых трубках и корневых волосках до 50–80 мкм/с в междоузлиях харовых водорослей, в которых движение цитоплазмы изучается наиболее активно. Цитоплазма в клетках харовых располагается вдоль клеточных стенок и состоит из двух слоев. Периферический (кортикальный слой, эктоплазма) содержит микротрубочки и малоподвижен. Вдоль его внутренней поверхности перемещается подвижный слой цитоплазмы – эндоплазма с плотностью 1,015 г/см³.

В цитоплазме клеток растений обнаружены сократительные белки – актин и миозин. Количество миозина в растительных клетках невелико по сравнению с его содержанием в клетках животных, но он также обладает АТФазной активностью, которая возрастает при взаимодействии с актином. Движущая сила тока цитоплазмы возникает на границе раздела фаз между эктоплазмой, в которой, очевидно, вместе с микротрубочками локализован миозин, и эндоплазмой. С помощью электронной микроскопии в этой зоне эндоплазмы обнаружены пучки из 50–100 микрофиламентов актина, направленные в сторону движения цитоплазмы. Предполагается, что взаимодействие головок молекул миозина эктоплазмы и актиновых микрофиламентов эндоплазмы и создает движущую силу, обеспечивающую направленное перемещение цитоплазмы.

Движение цитоплазмы осуществляется с затратой энергии АТФ и нуждается в присутствии ионов Ca^{2+} в концентрации не менее 0,1 мкМ; при концентрации 1 мкМ Ca^{2+} останавливает движение цитоплазмы. Так повышение уровня Ca^{2+} в цитоплазме при прохождении потенциала действия (ПД) по междоузлию харовых приводит к образованию сети микрофиламентов актина и временной остановке движения цитоплазмы.

Такие крупные органоиды растительных клеток, как хлоропласты, способны к автономным движениям. Их удобно наблюдать в каплях цитоплазмы из клеток харовых водорослей. В таких каплях хлоропласты сохраняют вращательные движения со скоростью 1 оборот/с. Движение это также обеспе-

чивается деятельностью сократительных белков – актина и миозина, о чем увлекательно рассказано в статье Ю.М. Васильева [5]. По-видимому, сходным образом перемещаются цистерны эндоплазматической сети. Возможно, в движениях разных органоидов участвуют миозины с различной длиной хвостовой части молекулы.

В растительных клетках, как и в клетках животных, функционирует еще одна система белков, обеспечивающая перемещение органоидов и секреторных везикул по микротрубочкам к плазмалемме и от нее, – это кинезины и цитоплазматический динеин [5].

Локомоторные движения клеток. В основе локомоторных движений лежит функционирование системы сократительных белков, тубулина и динеина, входящих в состав микротрубочек жгутиков. Скользящее движение периферических микротрубочек (9 пар) относительно центральной пары происходит с затратой энергии АТФ [4]. Этот тип движений присущ клеткам, перемещающимся с помощью жгутиков (таксисы). Он характерен для одноклеточных и колониальных форм многих классов зеленых водорослей, зооспор и гамет, для зооспор бурых водорослей, а также для сперматозоидов мхов, плаунов, хвощей и папоротников. Таким образом, движение цитоплазмы и локомоторные движения у растений принципиально не отличаются от животных организмов.

Ростовые движения на основе роста клеток растяжением. У растений в процессе эволюции возник специфический способ движения за счет необратимого растяжения клеток. Он лежит в основе удлинения осевых органов, увеличения площади листовых пластинок и других ростовых движений.

Рост растяжением включает в себя образование в клетке центральной вакуоли, накопление в ней осмотически активных веществ (ионов, сахаров, органических кислот и др.), поглощение воды и размягчение и растяжение клеточных стенок [3, 6]. Гидростатическое (тургорное) давление является основной силой, растягивающей клеточную стенку. Растяжение клеточных стенок поддерживается включением в них новых молекул полисахаридов. Клеточная стенка оказывает на содержимое клетки противодействие, равное тургорному давлению, что определяет тонус клетки и ткани. Одновременно с растяжением клетки происходит синтез компонентов цитоплазмы – возрастает число митохондрий, рибосом и других внутриклеточных структур. Регуляция растяжения осуществляется гормональной системой. Основную роль в регуляции роста растяжением выполняет индолил-3-уксусная кислота (ИУК). Ауксин вырабатывается в верхушке побега и, перемещаясь в зону растяжения, индуцирует рост клеток, готовых перейти к растяжению. В растягивающихся клетках ИУК взаимодействует с рецепторами, которые, по-видимому, локализованы в

плазмалемме, эндоплазматической сети и цитоплазме. Одним из результатов этого взаимодействия являются активация выделения ионов H^+ из клеток и подкисление пространства клеточных стенок, одновременно развивается гиперполяризация мембранного потенциала. Таким образом, активация ауксином H^+ -помпы плазмалеммы — это одно из ранних событий в индукции роста растяжением. Подкислением пространства клеточных стенок создаются условия для их разрыхления: вытеснение Ca^{2+} из клеточных стенок, ослабление части водородных связей, создание pH (5,0 и ниже), благоприятного для деятельности в стенках кислых гидролаз — модификаторов полимеров стенки, — все это увеличивает растяжимость стенок. В то же время ИУК в комплексе с рецептором достигает ядра и активирует в нем синтез РНК. Активация синтеза РНК и белков необходима для поддержания начавшегося роста растяжением. Энергетические затраты на все эти процессы обеспечиваются усилением дыхания [6].

Если тот или иной фактор среды действует на растение или его орган однонаправленно, то в зависимости от силы (градиента концентрации вещества, света и т.д.) и длительности действия фактора возникает ростовой изгиб (тропизм) либо от действующего фактора (отрицательный), либо в его сторону (положительный). Тропические изгибы происходят вследствие изменения транспорта ауксина и, возможно, других фитогормонов. Различают фото-, термо-, электро-, травмо-, грави-, гидро- и автотропизмы. С помощью тропизмов осуществляется такая ориентация органов в пространстве, которая обеспечивает наиболее эффективное использование растением факторов питания, а также служит для защиты от вредных воздействий.

Рассмотрим хорошо известные ростовые изгибы органов растений под влиянием одностороннего освещения — фототропизмы. При положительном фототропизме зеленые части растения реагируют на разность в количестве света между теневой и освещенной сторонами органа (рис. 1). У корней часто наблюдается отрицательный фототропизм, а листья могут занимать положение, перпендикулярное к падающему свету. Фототропические изгибы обусловлены различием в скорости роста клеток на двух сторонах органа: затененная сторона, как правило, растет более интенсивно, так как на освещенной стороне тормозится полярный транспорт ИУК, которая перемещается на затененную сторону. Кроме того, на освещенной стороне синтезируется абсцизовая кислота, которая, в свою очередь, тормозит рост. Фототропическая реакция регистрируется у злаков через 20–25 мин при благоприятной температуре, а через 1–3 ч после начала одностороннего освещения проявляется как ростовой изгиб, так и поперечная электрическая поляризация тканей. Сигнальную функцию в запуске фототропической

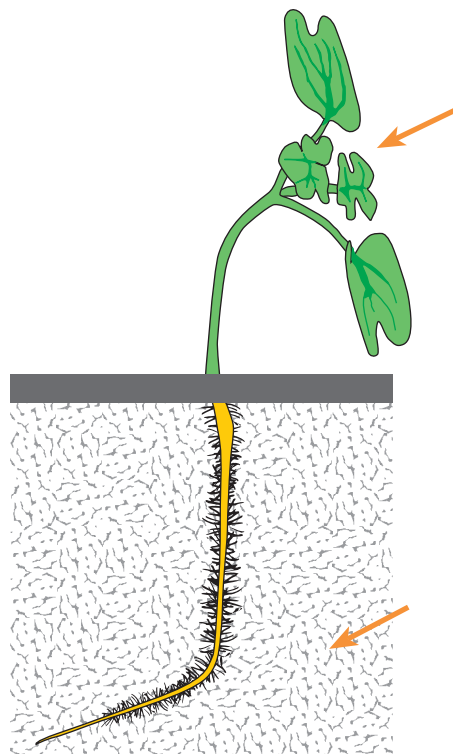


Рис. 1. Положительный фототропизм побега и отрицательный фототропизм корня у проростка горчицы. Стрелкой указано направление света

реакции выполняет свет синей части спектра (370, 425, 445 и 474 нм).

Ростовые изгибы органов растений под действием вектора гравитационного поля Земли называют гравитропизмом. У наземных растений корни растут по направлению действия силы тяжести (положительный гравитропизм), а надземные органы — против нее (отрицательный гравитропизм). Как и в случае других тропизмов, в гравитропической реакции можно различить место рецепции стимула, его передачу и зону реакции — как правило, зону клеток, растущих растяжением. Полагают, что восприятие силы тяжести осуществляется в клетках в результате направленного давления на мембраны эндоплазматического ретикулула и плазмалемму находящихся в цитоплазме чувствительных к гравитации клеток (статоцитов) тяжелых частиц (статолитов), функцию которых могут выполнять крупные внутриклеточные органоиды — амилопласты, хлоропласты. Одновременно со смещением органоидов отмечено увеличение поперечного электрического потенциала (положительного снизу), связанного с изменениями в натяжении мембран и с изменением вследствие этого транспорта ионов, в частности ионов Ca^{2+} . При гравистимуляции обнаружено также изменение транспорта ауксина:

увеличение его концентрации не менее чем в два раза в нижних клетках по сравнению с верхними. В зависимости от чувствительности клеток разных тканей к ауксину изменяется рост верхней или нижней стороны органа. В результате наблюдается изгиб корня вниз (рис. 2), а побега вверх. Местом рецепции гравитропического стимула в корне служат клетки центральной части корневого чехлика, в побеге — клетки верхушки.

Органы растений отвечают изменением роста также на градиенты различных химических соединений (хемотропизм), в частности на градиент воды (гидротропизм), на прикосновение, давление (тигмотропизм), на одностороннее действие теплового излучения (термотропизм) или поранение (травмотропизм). Все двигательные реакции растений, которые относят к тропизмам, осуществляются с использованием механизмов роста растяжением.

Концы побегов молодых растущих растений и кончики корней совершают круговые или колебательные движения относительно продольной оси — круговые нутации. Они осуществляются за счет идущих по кругу местных ускорений роста клеток в зоне роста растяжением органа. Хорошо известными примерами этого типа движений служат движения стеблей вьющихся растений (лиан). Длительность одного оборота у них составляет от 2 до 12 ч. Большинство лиан завиваются влево, а стебель хме-

ля — вправо. При этом меняется рост не верхней и нижней, а боковых сторон стебля. У вьющихся растений нет чувствительности стебля к прикосновению. Интересно отметить, что движения стеблей вьющихся растений зависят от гиббереллинов, которыми они особенно богаты.

Постоянные круговые нутации совершают также усики или даже вся верхняя часть побега у лазающих растений, что необходимо для поиска опоры при движении стебля к свету [1, 2]. В отличие от вьющихся растений усики (особенно кончики) лазающих растений очень чувствительны к прикосновению шершавой опоры (но не стеклянной палочки). Усики гороха отвечают ростовым движением на прикосновение шерстяной нити массой 0,25 мг. В эффекте закручивания усика важно наличие света (в темноте не происходит). Обработкой усиков ауксином или этиленом можно вызвать их закручивание даже без механического стимула.

Обратимые тургорные движения. Примером медленных тургорных движений могут служить движения замыкающих клеток устьиц, открывающих или закрывающих устьичную щель. Степень открытия устьиц зависит от освещенности, уровня CO_2 в тканях листа и их оводненности. Это важный механизм регуляции газового и водного режимов растения и процесса фотосинтеза, осуществляемого листом. С восходом солнца устьица открываются

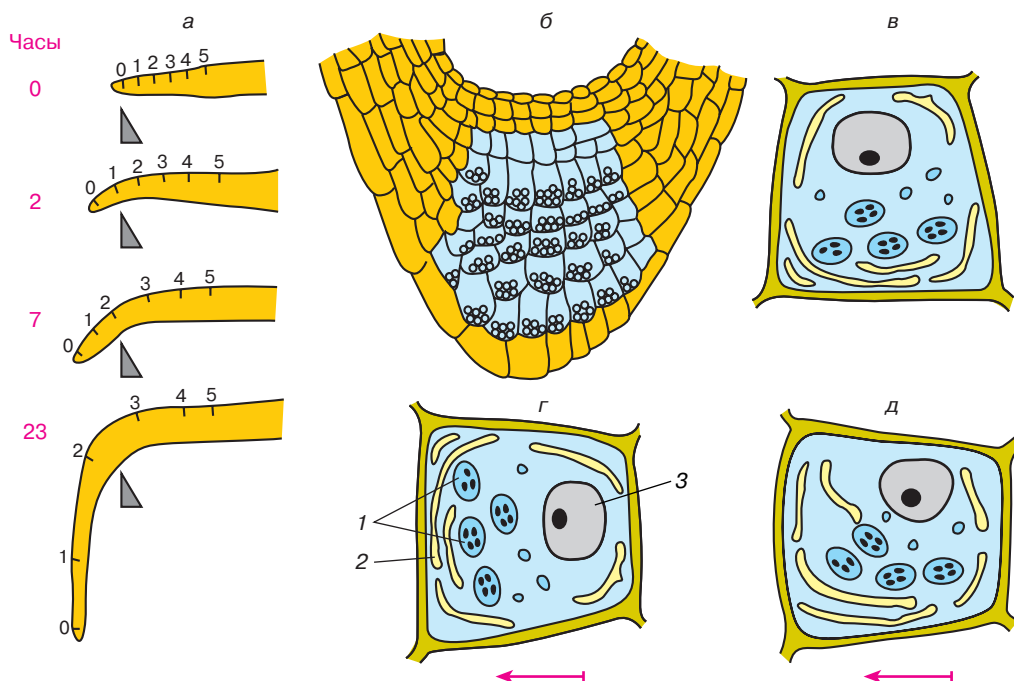


Рис. 2. Гравитропическая реакция корня: а — гравитропический изгиб корня во времени; б — статолиты в корневом чехлике; в — статолит при вертикальном положении корня; г, д — статолит при горизонтальном положении корня (г — нулевое время, д — через 3 мин): 1 — статолиты (крахмальные зерна), 2 — эндоплазматический ретикулум, 3 — ядро. Стрелками указано положение корня

при небольшой интенсивности света. Они особенно чувствительны к синим лучам. Выяснение молекулярных механизмов показало, что освещение растения, адаптированного к темноте, активирует работу H^+ -насосов плазмалеммы замыкающих клеток устьиц (рис. 3), в результате чего происходит гиперполяризация их мембранного потенциала. Выход ионов H^+ из замыкающей клетки в клеточную стенку сопровождается одновременным входом ионов K^+ и анионов Cl^- из стенок в цитоплазму и затем в вакуоль. Анионы яблочной кислоты (малата) транспортируются в вакуоль из цитоплазмы. Вслед за этими ионами усиливается поступление воды в вакуоль, что увеличивает гидростатическое (тургорное) давление и эластичные стенки замыкающих клеток, растягиваясь, открывают устьичную щель. В регуляции открывания устьиц участвуют фитогормоны — ауксины и цитокинины, активирующие деятельность H^+ , K^+ -АТФазы плазмалеммы, а абсцизовая кислота способствует закрыванию устьиц в условиях недостаточной освещенности тканей листа.

Сходные механизмы лежат в основе всех тургорных движений органов растений в ответ на смену диффузно действующих факторов внешней среды: свет—темнота, тепло—холод (настии). Примером могут служить движения листьев многих бобовых (фасоли, клевера, арахиса, акации шелковой) и некоторых растений других семейств (например, кислицы) в ответ на смену дня и ночи. Эти движения называют никтинастическими, или движениями “сна”. Движение листьев у этих растений обеспечивается деятельностью специализированных образований — подушечек в сочленениях между стеблем и черешком, между черешком и пластинкой листа и между листочками сложного листа (рис. 4). По центру подушечки проходит сосудистый пучок, а вокруг него сверху и снизу располагаются клетки коры, ко-

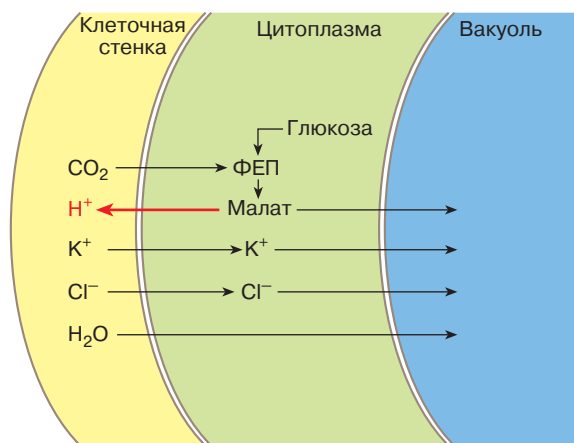


Рис. 3. Механизм движений замыкающих клеток устьиц с участием H^+ -помпы плазмалеммы. ФЕП — фосфоенолпируват, малат — яблочная кислота

торые и выполняют функцию моторных клеток. Одни из них при складывании листьев способны терять тургор (экстензоры), тогда как в других при этом он возрастает (флексоры). Верхние и нижние моторные клетки взаимодействуют между собой. Как и в устьицах, при изменении режима освещенности меняется активность H^+ -насосов, выводящих ионы H^+ из моторных клеток, и начинается транспорт K^+ , Cl^- и других ионов. При движении взаимодействуют H^+ -помпы моторных клеток верхних и нижних частей подушечек, работающие в противоположных фазах: с наступлением темноты в экстензорных клетках снижается активность H^+ -насосов,

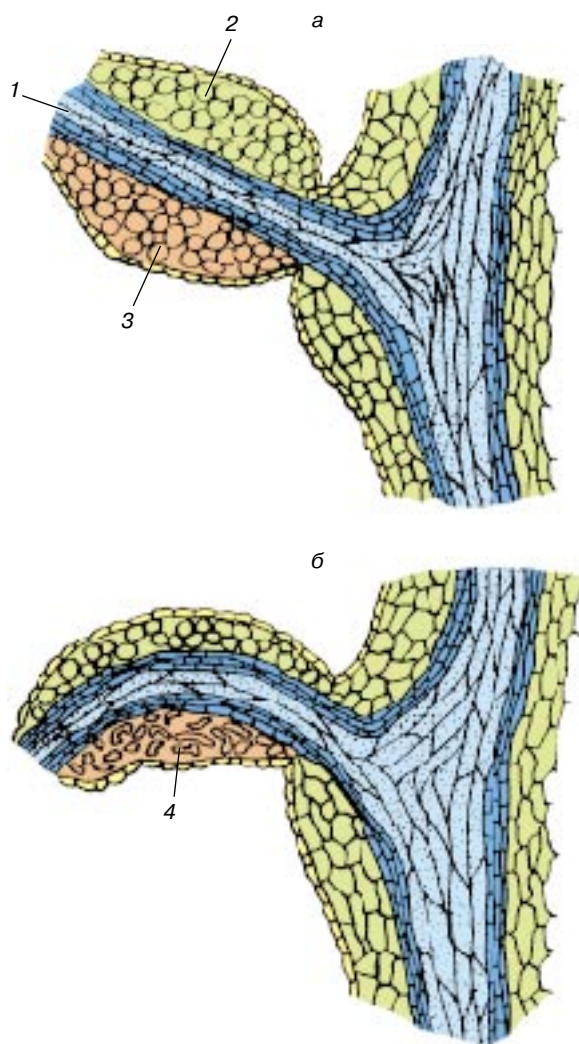


Рис. 4. Сочленение (подушечка) сложного листа мимозы при поднятом листе (а) и после его опускания в результате сотрясения: нижние клетки (экстензоры) потеряли тургор (б): 1 — сосудистый пучок, 2 — моторные клетки коры (флексоры), 3 — моторные клетки коры (экстензоры), 4 — потеря ионов и воды экстензорами при сотрясении

а у флексорных клеток их активность возрастает. Поэтому от локализации экстензоров и флексоров зависит характер складывания листьев: если экстензорные клетки находятся снизу подушечки, то листья при затенении опускаются; если экстензоры локализованы вверх подушечки (как у листочков сложного листа мимозы стыдливой), то листья будут складываться вверх.

К типу быстрых тургорных движений относятся сейсмонастические движения, индуцируемые сотрясением, ударом сложных листьев некоторых бобовых (мимозы), венериной мухоловки. Наиболее детально изучена сейсмонастическая реакция листьев мимозы стыдливой. Механический удар (встряхивание) вызывает в листе возникновение потенциала действия с амплитудой 50–100 мВ, который распространяется по черешку со скоростью 0,5–4 см/с. В месте перехода черешка в подушечку первоначальный ПД индуцирует в подушечке другой потенциал действия. Через 0,05–0,1 с после возникновения ПД в подушечке начинается выход K^+ и Cl^- и вслед за ними воды из экстензорных клеток, что приводит к снижению тургора в них. В результате сложный лист быстро опускается (см. рис. 4), а маленькие листочки поднимаются и складываются вверх (экстензоры сверху). Весь лист поднимается значительно медленнее (30–60 мин). Такие быстрые двигательные реакции способствуют предотвращению повреждений от сильных ветров и ливней.

Эволюция способов движения. Возникает вопрос: каким образом формировались у растений такие разнообразные типы движений? Принято считать, что высшие растения произошли от зеленых водорослей: хламидомонадные → хлорококковые → улотриковые → хетофоровые → первые наземные высшие растения (риниофиты) → папоротниковидные → голосеменные и цветковые. Проследим, как при этом изменялась двигательная активность растительных организмов [3, 6, 7].

Монадные формы зеленых водорослей, живущие в основном в пресных водах, передвигаются с помощью жгутиков. Поскольку жгутики являются цитоплазматическими выростами, то клеточные стенки у монад не полностью замкнуты и избыток воды выделяется из клеток с помощью пульсирующих вакуолей. Клеточная оболочка полностью замыкается у хлорококковых водорослей, но при этом они теряют жгутики и способность к самостоятельному передвижению. Многоклеточные нитчатые водоросли (произошли от хлорококковых) типа улотрикса являются прикрепленными организмами, и их движение к падающему сверху свету осуществляется медленно — за счет деления клеток. Появление у нитчатых водорослей иного, быстрого типа роста путем образования большой центральной вакуоли и растяжения клеточной стенки — роста растяжением давало существенные преимущества в освоении лучше освещенных верхних слоев водоема. Удлине-

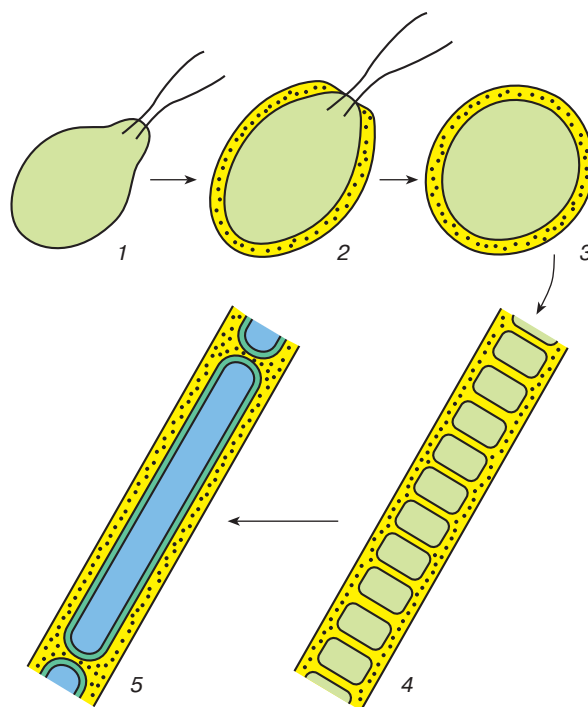


Рис. 5. Предполагаемая последовательность этапов эволюции способов движения растений: 1 – жгутиковая водоросль без клеточной стенки; 2 – жгутиковая водоросль с незамкнутой клеточной стенкой (подобная хламидомонаде); 3 – хлорококковая водоросль с замкнутой стенкой без жгутиков; 4 – многоклеточная нитчатая водоросль (например, улотрикс); 5 – нитчатая водоросль с клетками, растущими растяжением

ние клеток за счет роста растяжением оказалось настолько удачной формой движения, что наряду с фотосинтезом стало основой развития растительного мира. Другие формы движений у растений также включают в себя рост растяжением.

В ходе дальнейшей эволюции у растений все в большей степени развивается способность к обратимым движениям на основе изменяющегося тургорного давления. Такой механизм возник прежде всего у первых высших наземных растений при формировании устьиц. Затем медленные тургорные движения (настии) начинают использоваться для движения листьев, закрывания и открывания цветков. Наконец, появляются быстрые обратимые тургорные движения — сейсмонастии. Если регуляция движений, связанных с ростом растяжением, осуществлялась с помощью фитогормонов, то для регуляции тургорных движений скорость передачи гормонального сигнала уже недостаточна и управление двигательной активностью начинает осуществляться с участием электрических импульсов (потенциалов действия). Важно отметить, что у растений эволюционно продвинутых таксонов сохраняются в

различных комбинациях и все ранее возникшие формы движения.

Из сказанного очевидно, что для мира растений характерно большое разнообразие способов движения. Все имеющиеся данные подтверждают правоту Ч. Дарвина: “В настоящий момент мы знаем, что движение происходит постоянно и что только его размах или направление или то и другое вместе должны видоизменяться для пользы растения соответственно внутренним и внешним стимулам”.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дарвин Ч. Лазящие растения. Движения растений // Соч. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Т. 8. С. 35–152, 153–524.
2. Вайнар Р. Движения у растений. М.: Знание, 1987. 176 с.
3. Полевой В.В. Физиология растений. М.: Высш. шк., 1989. 464 с.
4. Камия Н. Движение протоплазмы. М.: Изд-во иностр. лит., 1962. 306 с.
5. Васильев Ю.М. Клетка как архитектурное чудо. Часть 1. Живые нити // Соросовский Образовательный Журнал. 1996. № 2. С. 36–43.
6. Полевой В.В. Роль ауксина в системах регуляции у растений // 44-е Тимирязевское чтение. Л.: Наука, 1986. 80 с.
7. Полевой В.В., Саламатова Т.С. Эволюция функций в растительном мире. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. С. 188–200.

* * *

Всеволод Владимирович Полевой, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой физиологии и биохимии растений Санкт-Петербургского государственного университета, руководитель отдела физиологии и биохимии растений и лаборатории функциональной активности мембран Биологического НИИ СПбГУ, вице-президент Общества физиологов растений РАН. Основные научные интересы: мембранная, гормональная и электрофизиологическая системы регуляции у растений, механизмы морфогенеза, эволюционная физиология растений. Автор более 260 научных работ, в том числе двух монографий, учебника и двух учебных пособий.