

М. Ф. БУГАЕВСКИЙ

**ДИНАМИКА ГИБЕЛИ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ ОТ НИЗКИХ  
ТЕМПЕРАТУР**

*(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 11 XI 1938)*

Несмотря на то, что изучению причин вымерзания озимых культур уделяется большое внимание, все же до настоящего времени не изучена природа тех процессов, которые происходят при гибели растения от низкой температуры. Незнание природы этих процессов тормозит разработку рациональных способов борьбы с вымерзанием наших озимых культур, а также других полезных сельскохозяйственных растений.

По вопросу о причинах вымерзания имеется ряд теорий, но ни одна из них не является убедительной, скорее они противоречат, и в значительной степени, одна другой. В настоящее время господствующей является теория, выдвинутая Мюллер-Тургау. Его теория настолько укоренилась, что в учебниках для сельскохозяйственных вузов приводится только она одна. По этой теории причиной гибели клетки в условиях низких температур является обезвоживание протоплазмы вследствие оттягивания воды из клетки в межклетники разрастающимися кристаллами льда.

Такое объяснение мы считаем односторонним и недостаточным. Если явление гибели растения от обезвоживания протоплазмы и имеет место при замерзании растений, то оно бывает не во всех случаях гибели их и не для всех растительных объектов обязательно.

Исходя из важности данного вопроса для сельского хозяйства и учитывая литературные данные по вышеуказанному вопросу, мы поставили себе целью проследить за динамикой тех изменений, которые происходят при гибели растительной клетки от низкой температуры.

Объектом исследования была раскустившаяся озимая пшеница осеннего посева. Для замораживания применялся холодильник и микрохолодильная камера к микроскопу, где можно было замораживать исследуемые объекты при стабильных или переменных температурах. Температура холодильника снижалась до  $-20^{\circ}$ , а температура «микроскопического» холодильника могла снижаться до  $-18^{\circ}$ .

Наблюдение при замерзании озими велось под микроскопом в основном над подземной частью бесхлорофильной ткани, так как в этой ткани видимость в глубину лучше, чем у затененной хлорофиллом надземной части.

Замораживание ткани производилось при медленном снижении и повышении температуры. Сначала замораживали срезы ткани, потом отдельные участки тканей (без среза бритвой) и наконец целые растения, соответствующим образом приспособленные для микроскопического наблюдения

во время замерзания, что с нашим объектом—молодыми растениями озимой пшеницы—не представляло большой трудности. Эти растения после промораживания под микроскопом высаживались для определения их жизнеспособности.

Обычно под микроскопом поле зрения клетки гладкое. При снижении температуры, начиная с температуры выше  $0^{\circ}$ , мы при температурах от  $-3^{\circ}$  до  $-7^{\circ}$  замечали на поверхности клеток ледяную наморозь, которая при дальнейшем снижении температуры увеличивалась как на препарате в воздухе, так и при помещении объекта исследования в жидкое парафиновое масло.

Содержимое клеток как эпидермальных, так и лежащих под эпидермисом имело под микроскопом вид гладкой поверхности. При температуре приблизительно около  $-15^{\circ}$ ,  $-18^{\circ}$  содержимое клеток мгновенно изменяло свой вид. При этом указанная температура, при которой содержимое клеток меняет свой вид, изменяется в зависимости от степени закалки растения.

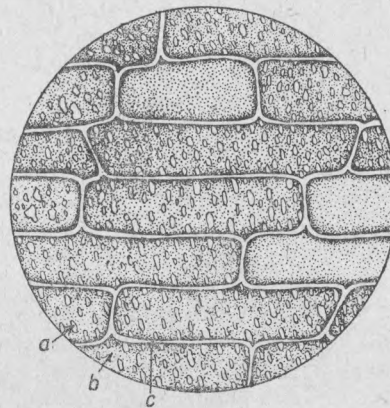
В одно мгновение по всему полю зрения содержимого клетки появляются хорошо видимые маленькие (относительно поля клетки) кристаллики льда. Все поле как бы усеяно кристалликами. Это—первый этап льдообразования (фиг. 1).

Образование кристалликов льда происходило не одновременно во всех клетках, оно происходило последовательно во времени то по группам, то по отдельным клеткам в различных местах, пока во всех клетках в поле зрения ткани под микроскопом не образуются ледяные кристаллики. Иногда попадались группы клеток, которые долго не замерзали, в то время как в окружающих их клетках уже имелся лед.

Содержимое клетки хорошо было видно между кристаллами льда в виде прослоек различной толщины и формы. Кристаллы льда, разрастаясь, не только деформировали нежную протоплазму, сдавливая ее и обезживая, но кристаллы льда, по мере увеличения их размера, разали протоплазму в различных направлениях, а прослойки протоплазмы делались все тоньше и тоньше.

Так идет разрастание льда до тех пор, пока вся клетка заполнится кристаллами льда, между которыми видны тонкие прослойки протоплазмы, сжатой ими. Такая клетка непрозрачна, так как в ней разбросаны среды с различной световой преломляемостью. Следовательно вода для разрастания кристаллов льда поступает из протоплазмы. Это—третий этап льдообразования\* (фиг. 2).

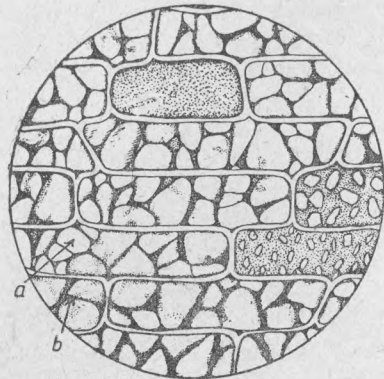
Если такие заполненные льдом клетки подвергнуть постепенному оттаиванию, то по мере таяния льда видимость в полости клетки увеличивается. Когда растает в клетке последний кристалл льда, что отчетливо видно, содержимое клетки представляет любопытную картину: протоплазма



Фиг. 1.—Первый этап льдообразования: *a*—кристаллы льда, *b*—протоплазма, *c*—клеточная оболочка.

\* Процесс замерзания клетки со времени образования в ней льда мы делим на три этапа: первый этап—момент образования кристалликов льда, второй этап, когда лед заполнит приблизительно половину клетки, третий этап, когда кристаллы льда разрастутся настолько, что заполнят почти всю полость клетки и дальше уже не растут.

всей клетки видна в виде неправильной сетки в пространстве полости клетки. Эта сетка образована из порезанной льдом в различных направлениях протоплазмы. После оттаивания льда сетка из протоплазмы падает на нижнюю (относительно положения препарата под микроскопом) стенку клетки. Такая порванная порезанная протоплазма видна в виде отдельных сгустков или группы их, разбросанных по основанию (относительно положения препарата под микроскопом) клетки.



Фиг. 2.—Третий этап льдообразования: *a*—кристаллы льда, *b*—протоплазма.

Участки ткани у высаженного растения после 3-го этапа льдообразования всегда отмирали (фиг. 3). Поэтому утверждение Ильина о том, что распад протоплазмы происходит только при оттаивании, по нашему мнению является ошибочным. Если разрастание льда остановить раньше, не дав сильно разрастись образовавшимся уже в клетках мелким кристалликам льда (на втором этапе), то порвание протоплазмы льдом будет меньше: часть протоплазмы будет в виде менее изрезанных протоплазменных участков. Если же клетку разморозить сейчас же после указанного выше момента внезапного появления льда (на первом этапе), то протоплазма хотя и не порезана глубоко, но не имеет уже того вида, какой она имела до замерзания: заметна очень слабая ячеистость различной степени, в отдельных клетках местами можно видеть как бы плазмолиз аномальной формы. У некоторых клеток небольшая часть протоплазмы была разбита на правильные шарики различной величины.

Когда растительная ткань подвергалась охлаждению до предела льдообразования (до образования кристалликов льда в клетке), то в этом случае в протоплазме мы никакого изменения не замечали. Протоплазма такой растаявшей ткани имела нормальный вид, и только у весьма малого количества клеток частично протоплазма была разбита на шарики разной величины. Это говорит за то, что изменения и в этом случае имеются, но они настолько незначительны, что не отражаются на жизнеспособности растения. Как мы убедились потом, такие растения, будучи высажены, дружно вегетировали, омертвения тканей не наблюдалось у них.

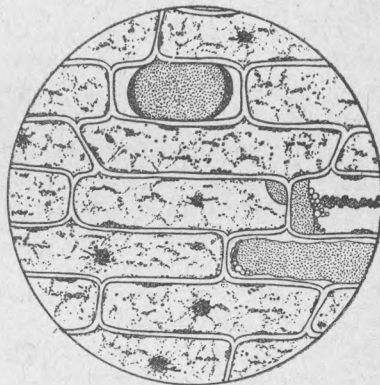
Характерно то, что перед самым образованием льда в клетке протоплазма меняет свои свойства: в частности, увеличивается проницаемость. При замораживании плазмолизированной (в калийной селитре усредненной  $\text{CaCl}_2$ ) ткани нам удавалось иногда наблюдать такое явление: при снижении температуры плазмолиз протоплазмой удерживался, а как раз перед образованием льда в клетке протоплазма на глазах заметно деплазмолизировала полностью, как бы распрямлялась, и после этого наступал момент льдообразования.

Перед замерзанием клетка находится в состоянии переохлаждения,

Поэтому утверждение Ильина о том, что распад протоплазмы происходит только при оттаивании, по нашему мнению является ошибочным.

Если разрастание льда остановить раньше, не дав сильно разрастись образовавшимся уже в клетках мелким кристалликам льда (на втором этапе), то порвание протоплазмы льдом будет меньше: часть протоплазмы будет в виде менее изрезанных протоплазменных участков.

Если же клетку разморозить сейчас же после указанного выше момента внезапного появления льда (на первом этапе), то протоплазма хотя и не порезана глубоко, но не имеет уже того вида, какой она имела до замерзания: заметна очень слабая ячеистость различной степени, в отдельных клетках местами можно видеть как бы плазмолиз аномальной формы. У некоторых клеток небольшая часть протоплазмы была разбита на правильные шарики различной величины.



Фиг. 3.—Протоплазма порвана во всех клетках (темные сгустки), кроме двух клеток, где процесс замерзания отстал.

о чем говорит ряд работ различных авторов. Известно, что вода принимает наименьший объем при  $+4^{\circ}$ , а при дальнейшем снижении температуры расширяется и наибольший объем приобретает при переходе в лед. При этом вода расширяется почти на 10%. Это расширение воды при замерзании создает большую силу давления.

С другой стороны, оболочка клетки хотя и эластична, но сжимается при снижении температуры. Таким образом создается два противоположных давления—сжатие содержимого клетки клеточной оболочкой и расширение воды в клетке при температуре ниже  $4^{\circ}$ , и особенно при замерзании. В результате такого давления вода из клетки начинает выступать еще до замерзания клетки и замерзает вне клетки неравномерными слоями наморозь. При дальнейшем снижении температуры клеточное содержимое доходит до состояния переохлаждения, и после того, как перейден температурный порог переохлаждения, в клетке начинается мгновенное льдообразование.

С ходом льдообразования в клетке создается заметное давление; нам удавалось видеть оболочку клетки как бы гофрированной, т. е. видны были поперечные складки, которые при замерзании расправлялись.

На основании наших многочисленных опытов мы убедились, что лед при известных условиях разрастается в клетке и рвет протоплазму. Дальнейшие исследования должны выяснить процесс гибели клетки от низкой температуры в ряде других условий, а также и для других объектов.

Украинский научно-исследовательский институт  
соцземледелия.

Поступило  
26 X 1938.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> И. И. Туманов, Труды по прикл. бот., ген. и сел., **25**, 3 (1931).  
<sup>2</sup> М. Ф. Бугаевский и К. С. Житникова, Соц. агротехника, **1** (1936).  
<sup>3</sup> Н. M o l i s c h, Untersuchungen über das Erfrieren d. Pflanzen (1897). <sup>4</sup> L. M a t r u -  
c h o t et M. M o l l i a r d, Revue gén. de botanique, **14** (1902). <sup>5</sup> W. S. I l j i n,  
Protoplasma, **20** (1933). <sup>6</sup> R. C h a m b e r s a. H. P. H a l e, Proceeding of the  
Royal Society, **110**, 43 (1932).