

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

М. Ф. БУГАЕВСКИЙ

**К ИЗУЧЕНИЮ ПРИЧИН ГИБЕЛИ КОРНЕПЛОДОВ ОТ НИЗКОЙ  
ТЕМПЕРАТУРЫ**

*(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 21 IX 1939)*

Известно, что у замерзших сочных корнеплодов (морковь, свекла и др.) при разломе или разрезывании их легко даже невооруженным глазом видеть плотно сидящие в тканях ледяные образования различной величины и формы. Эти ледяные образования, происшедшие от замерзания тканевой воды, похожи часто на линзы. После оттаивания такой корнеплод становится мягким, легко отдает воду и неспособен образовывать побеги. Если оттаивание замерзшего корнеплода провести в этиловом спирте (как фиксаторе), то при разрезании его хорошо видны различной величины полости, где был лед.

Для объяснения причины гибели замерзших корнеплодов Мюллер-Тургау выдвинул теорию, которая это явление объясняет следующим образом.

Первоначально в межклетниках появляются маленькие кристаллики льда, затем они разрастаются за счет воды, отсасываемой не только из окружающих межклетник клеток, но и из более отдаленных. Протоплазма клетки в результате обедняется водой, коагулирует, гибнет. Разрастающиеся в межклетниках за счет отсосанной из клеток воды ледяные кристаллики раздвигают стенки клеток как клином, увеличивая межклетники. В результате замерзания ряда корнеплодов можно наблюдать весьма длинные полости, образованные подобными скоплениями льда.

Для иллюстрации описанного явления замерзания корнеплодов приводим рисунок из работы Мюллер-Тургау (фиг. 1) <sup>(1,2)</sup>.

До настоящего времени как в монографиях по зимостойкости растений, так и в сельскохозяйственных учебниках для вузов именно так излагается процесс замерзания сочных корнеплодов.

«Причину смерти растения от мороза нужно видеть... в изменении протоплазмы, именно в ее коагуляции. Коагуляция же эта является результатом того, что разрастающиеся в межклетниках кристаллы льда оттягивают воду из клеток, клеточный сок становится все более и более концентрированным, и одновременно, все более и более обезвоживается протоплазма.» <sup>(4)</sup>, стр. 400].

Аналогичное объяснение дает и Г. Молиш, который добавляет: «Вместе с тем вполне возможно, что иногда вымерзание растений обуславливается и другими обстоятельствами. Более точного анализа этих факторов пока еще нет» <sup>(5)</sup>, стр. 221].

На основании же наших микроскопических исследований по изучению причин гибели озимой пшеницы от низких температур нам казалось,

что к объяснению явлений, происходящих при замерзании сочных корнеплодов, следует подходить иначе, а в связи с этим должно измениться и представление о процессе замерзания и причинах гибели сочных корнеплодов от низких температур.

То, что кристаллы льда могут разделять стенки клеток, можно объяснить физическим свойством воды расширяться при замерзании. Но невыясненным остается, какие силы притягивают воду из клеток к образовавшемуся в межклетниках кристаллику льда, который разрастается настолько, что сам начинает давить на окружающие его стенки клеток, и почему именно разрастающиеся кристаллы льда так правильно разделяют клеточные стенки. Для изучения этого явления мы провели ряд опытов.

Объектом исследования служили свежие корнеплоды: *Daucus carota*, *Beta vulgaris*, *Raphanus sativus*, клубни *Solanum tuberosum*.

При изучении под микроскопом (7) процесса замерзания среза из ткани свежего корнеплода моркови мы наблюдали картину, почти аналогичную с процессом замерзания ткани озимой пшеницы: на поверхности плоскости среза, еще до образования льда в клетке, появлялась наледь. Клетки ткани моркови проходили период переохлаждения, после которого при дальнейшем снижении температуры наступал момент образования льда, в результате чего протоплазма клеток разрывалась ледяными кристалликами на части различной величины.

Так же, как и в опытах с озимой пшеницей (7), удавалось наблюдать складки, образовавшиеся на клеточных оболочках вследствие давления разросшихся в клетке кристалликов льда при температуре около  $-10^{\circ}$ . Поскольку эти наблюдения проводились на срезах, что не давало полного отражения действительного процесса замерзания корнеплодов, мы перешли к изучению процесса замерзания в целых свежих корнеплодах, где в зависимости от массивности тканей процесс замерзания тканей проходит своеобразно по сравнению с замерзанием тканей тонколистных растений (озимой пшеницы).

Для наших опытов мы замораживали корнеплоды указанных выше растений и в целом виде до температуры около  $-5$ ,  $-7.8$ ,  $-9$ ,  $-12.5^{\circ}$ . В одних случаях мы снижали температуру постепенно, а в других быстро, отбирая при этом пробы для анализа.

При снижении температуры в клетке после перехода порога переохлаждения наступает образование льда; так начинается замерзание тканей. При замораживании сочных корнеплодов надо учитывать и физические свойства воды.

Вода, являющаяся необходимой составной частью живой клетки, наполняет все живые ткани свежего корнеплода за исключением межклетников. С началом образования льда объем каждой замерзающей клетки увеличивается за счет замерзающей в ней воды, вследствие чего в замерзающих тканях увеличивается давление, так как вместимость межклетников недостаточна для размещения дополнительного объема замерзшей воды. В тканях тонких листьев, например, озимой пшеницы, подобного напряжения сил мы не имели, потому что толщина ткани их по сравнению с тканью сочного корнеплода очень мала, и при этом имеются сравнительно большие полости межклетников (7).

Замерзание тканей корнеплода моркови начинается от периферии. При этом еще не замерзшая внутренняя часть ткани корнеплода как бы герметически заключена со всех сторон в плотно охватывающую оболочку из мерзлой ткани. Этот замерзающий слой утолщается, проникая последовательно все глубже и глубже к центру корнеплода. С утолщением замерзающей ткани, при котором все большее и большее количество воды корнеплода переходит в лед, незамерзшая ткань внутри корнеплода оказывается

под давлением замерзающей воды. Когда при дальнейшем замерзании воды величина давления перейдет предел упругости мерзлой ткани, тогда мерзлая ткань начинает давать трещины. В эти трещины с самого начала их образования фильтруется вода из прилежащего внутреннего, еще не замерзшего участка ткани. Если трещина начинает образовываться довольно далеко от замерзающего слоя, куда вода быстро не пройдет, то такие полости могут постепенно зарастать кристалликами и получается как бы линза в полости, состоящая из сросшихся кристалликов. Форму подобных кристалликов отметил еще Мюллер-Тургау (1). Вследствие разрыва промерзшей ткани в некоторой области еще не замерзшего участка ткани создавшееся давление на момент разрезается. Разрывы происходят не мгновенно.

Что разрыв ткани происходит во многих местах, объясняется тем, что замерзающий объект представляет собой тканевую структуру, где путь передвижения жидкости несвободен. В зависимости от этого при разрыве ткани в одном месте уменьшается давление только в близлежащем тканевом объеме, а не во всем объеме, где имеется большое давление. В остальном объеме, где имеется тоже большое давление, происходят такие же местные разрывы. Так последовательно в различных местах уже замерзшей ткани происходят разрывы, пока не промерзнет весь корнеплод. При этом не вся вода в клетке замерзает сразу. Замерзание воды в живой растительной клетке зависит от времени, температуры, качества и количества содержимого клетки. Чем ниже падает температура, тем больше вымерзает в клетке воды и тем большей величины могут образоваться трещины.

Трещины внутри ткани корнеплода моркови не разбросаны беспорядочно, а замечается закономерное расположение их относительно формы корнеплода. В периферийной ткани замерзшего корнеплода трещины располагаются по концентрическим кругам, а дальше от периферии щели полостей переходят в радиальное расположение и так идут до центра корнеплода. В ряде других объектов такого правильного расположения трещин-полостей в ткани мы не наблюдали по нижеуказанной причине.

Давление от замерзающей в тканях воды внутри корнеплода моркови, свеклы и др. может развиваться настолько сильное, что на свежем сочном корнеплоде, наряду с трещинами внутри ткани, а также мелкими трещинами на периферийной ткани, может образоваться большая глубокая наружная трещина, направленная вдоль корнеплода.

Помимо видимых невооруженным глазом полостей, где скопился лед, имеются полости микроскопических размеров. При этом обнаруживается очень характерная картина для всех полостей. Почти все стенки полостей под микроскопом представляют неровную рыхлую изорванную поверхность. На стенках полостей выступают различной величины и формы явно разорванные части ткани или рваные клеточные оболочки. Из таких разорванных клеток часто внутреннее содержимое клеток выпадает в полость. В неразорванных клетках уже мертвое содержимое клетки видно в виде одного или нескольких свободных сгустков. Такой вид полостей наблюдался, как правило (фиг. 2).

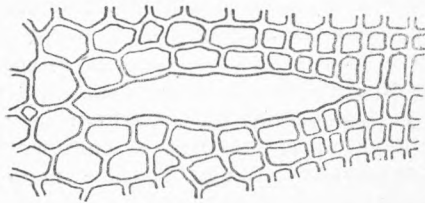
Указанные Мюллером-Тургау полости, где стенки клеток были льдом разделены без разрыва самих стенок клетки (фиг. 1), мы встречали редко, и это явление относим к частным случаям.

Мы замораживали корнеплоды, разрезанные предварительно бритвой на секторы различной величины как по длине, так и по толщине. Чем тоньше брался сектор, тем меньше были полости. При этом были секторы настолько тонкие, что полостей не образовывалось, потому что в тонком срезе при его замерзании не могло создаться давление, которое могло бы деформировать мерзлую ткань корнеплода, так как часть воды взятого

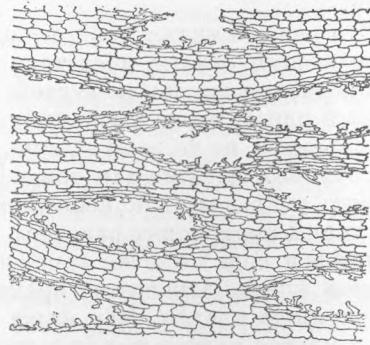
среза, сравнительно с целым корнеплодом, выступала на поверхности его и замерзала, а остальная часть воды начинала замерзать в самих клетках.

При промораживании убитых (алкоголем, горячим паром, хлороформом) корнеплодов мы имели такую же закономерность в расположении образовавшихся полостей, как и при промораживании живого корнеплода.

Замораживание проявленных корнеплодов моркови и других сочных растений отличается тем, что наружной глубокой трещины уже совсем не встречалось, не было совсем и наружных трещин в периферийной ткани с направлением по касательной, что мы имели у свежего корнеплода. Чем больше завялен был корнеплод, тем меньше полостей образовывалось внутри. В зависимости от степени вялости имелись участки тканей, где полостей совсем не было. Замораживание свежего клубня картофеля не давало такого большого количества полостей,



Фиг. 1.—Полость в корнеплоде моркови, образованная в результате отрывания клеток друг от друга скопившимся льдом (по Мюллеру-Тургау, 1880 г.).



Фиг. 2.—Полости в корнеплоде моркови, образованные вследствие разрыва тканей от давления, которое возникает при замерзании корнеплода.

тей, сравнительно со свежим корнеплодом моркови. Были такие клубни картофеля, что при замерзании не давали полостей. Большие участки тканей клубня картофеля не имели полостей потому, что клетки, заполненные крахмальными зернами, имели мало воды, а потому в этих участках не могло создаться большого давления, разрывающего мерзлую ткань.

Замерзание свежего сочного корнеплода проходит не так просто, как в какой-нибудь гомогенной среде. На направление и величину давления, а отсюда и на направление и величину полостей в ткани корнеплода, оказывает влияние не только количество содержащейся в корнеплодах воды, но также структура ткани и прочность клеточных стенок, которые в зависимости от жизненных функций тканей корнеплода будут различны, не говоря уже о содержимом клетки, качественный и количественный состав которого имеет первостепенное значение при замерзании ткани.

Объяснение причин гибели протоплазмы при замерзании сочных корнеплодов (морковь, свекла и др.) обезвоживанием ее вследствие оттягивания воды из клеток в межклетники—классический пример—водоросль спиригира<sup>(2)</sup>, неверно, а отсюда неправильно объяснялось и образование внутри мерзлого корнеплода полостей.

Украинский институт социалистического земледелия  
Харьков

Поступило  
19 III 1939

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Müller-Thurgau, Landwirtsch. Jahrb., 9 (1880); Landwirtsch. Jahrb., 15 (1886). <sup>2</sup> H. Molisch, Untersuchungen über Erfrieren der Pflanzen (1897). <sup>3</sup> A. Akerman, Studien über den Kaltetod und die Kälterexistenz der Pflanzen (1927). <sup>4</sup> Н. А. Максимов, Краткий курс физиологии растений (1938). <sup>5</sup> Ганс Молиш, Физиология растений, как теория садоводства (1933). <sup>6</sup> И. И. Туманов, Зимостойкость растений (1931). <sup>7</sup> М. Ф. Бугаевский, ДАН, XXII, № 3 (1939).