

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Н. А. МАКСИМОВ, член-корреспондент Академии Наук СССР

О ПОВЫШЕНИИ ПРОНИЦАЕМОСТИ ПРОТОПЛАЗМЫ ПРИ ЗАВЯДАНИИ РАСТЕНИЙ

Наши сведения о том, в чем именно заключается вредное действие завядания на клетки растения, до сих пор еще остаются недостаточными. Мы знаем, что обезвоживание клеток влечет за собой целый ряд изменений в нормальном ходе физиологических процессов: процессы гидролиза и вообще распада получают преобладание над процессом синтеза, ростовые процессы и фотосинтез задерживаются, происходит ускоренное старение всех клеток и тканей растения и т. п. Все эти вопросы недавно получили детальное рассмотрение в обстоятельной работе проф. А. М. Алексеева (1), а потому нам нет необходимости на них останавливаться. Особенно важным с нашей точки зрения представляется явление последствия от завядания: именно и после возобновления нормального водоснабжения растения не сразу возвращаются в первоначальное состояние, растение, раз перенесшее завядание, уже всегда отстает и в росте и в конечном урожае от неподвергнувшегося завяданию.

Вопрос о природе этого глубокого воздействия завядания на все физиологические функции растения давно уже занимал меня, и у меня сложилось убеждение, что одну из основных причин нарушения хода физиологических процессов при завядании нужно искать в нарушении нормального состояния коллоидов плазмы. Такое нарушение особенно ясно должно проявляться в изменении осмотических свойств плазмы, в увеличении ее проницаемости. Еще в своей основной работе по вымерзанию и холодостойкости растений (2) я высказал убеждение, что изменение состояния коллоидов плазмы является одним из первых проявлений страдания клетки от действия мороза, и это убеждение позднее нашло себе подтверждение в работах С. М. Иванова (3) и Б. М. Голуш (4). Исходя из также давно уже проводимого мною взгляда, что в воздействии мороза и засухи на клетку имеется весьма значительное сходство, я пришел к заключению, что и при завядании одним из первых проявлений повреждения протоплазмы должно являться повышение ее проницаемости. Для проверки этого предположения мною и было предпринято настоящее исследование, причем в проведении экспериментальной части опытов деятельное участие принимала студентка Ташкентского гос. университета Г. С. Сойкина.

Методика, которой мы пользовались, была чрезвычайно проста. Мы резали листья различных растений, давали им подвянуть до различной

степени просто на лабораторном столе, а затем определяли количество электролитов, которое вымывалось из них при погружении их в определенный объем воды на 3 часа. Для облегчения диффузии мы инфильтрировали межклетники листьев водой при помощи повторного откачивания воздуха.

Для оправления от завядания мы опускали листья черешками в воду и помещали их во влажную камеру. Количество вымываемых из листьев электролитов мы определяли обычным методом электропроводности растворов по Кольраушу. Для некоторых опытов мы пользовались также листьями растений, находившихся в состоянии довольно глубокого завядания под влиянием длительной засухи, стоявшей в Саратове в конце лета 1938 г. Наши опыты нам пришлось вести в конце лета, в июле и августе, а потому выбор материала для опытов был крайне ограничен и носил несколько случайный характер. Мы исследовали листья дикого винограда (*Ampelopsis quinquefolia*), хлопчатника и сирени. Во всех опытах мы брали 1 г свежего веса листьев на 10 см³ воды.

В настоящем кратком сообщении мы приводим часть полученных нами результатов, причем даем только относительные цифры убыли воды при завядании или прибыли при оправлении в процентах от исходного содержания воды в свежесрезанных листьях. Электропроводность растворов даем в условных величинах, принимая за единицу электропроводность вытяжки из свежесрезанных листьев.

Таблица 1

Опыты с листьями дикого винограда

№ опыта	Продолжительность завядания	Продолжительность оправления	Потеря или прибыль воды в %	Электропроводность
1	Контроль	—	—	1.0
	3 часа	—	-13	2.6
	3 »	2 ч. 40 м.	+ 2.4	1.7
2	Контроль	—	—	1.0
	17 час. 17 »	— 50 час.	-17 - 2.8	2.0 1.0
3	Контроль	—	—	1.0
	23 часа	—	-61	12.5
	23 »	23 часа	- 4.6	12.5

Опыты с диким виноградом показали, что даже незначительная потеря воды, всего в 13—17% первоначального содержания, приводит уже к повышению проницаемости более чем в 2 раза. Сильное же обезвоживание, потеря до 60—80% воды, влечет за собой повышение проницаемости почти в 13 раз. Кратковременное оправление в течение 3 часов, даже после незначительного завядания, еще недостаточно для того, чтобы восстановился первоначальный низкий уровень проницаемости (опыт 1), но после длительного оправления в течение 2 суток (опыт 2) листья возвращались к исходному состоянию. Но если завядание было доведено до потери 60% воды (опыт 3), то даже в результате продолжительного оправления не наблюдалось никакого уменьшения проницаемости. У таких листьев во время оправления мы наблюдали побурение, указывавшее на отмирание их тканей.

Опыты с листьями хлопчатника

Таблица 2

№ опыта	Продолжительность завядания	Продолжительность оправления	Потеря или прибыль воды в %	Электропроводность
4	Контроль	—	—	1
	3 часа	—	-29	1.2
	3 »	3 часа	+21	0.45
5	Контроль	—	—	1
	17 час.	—	-45	5.7
	17 »	26 час.	+17*	1.7*
	17 »	26 »	-11**	7.2**

* Оправившийся лист.

** Отмерший во время оправления лист.

Опыты с хлопчатником вполне подтвердили результаты, полученные с диким виноградом. Более слабое завядание лишь незначительно и притом обратимо повышало проницаемость тканей листа, более глубокое завядание приводило к более значительному и долго не исчезающему повышению проницаемости. Интересно отметить (опыт 4), что в результате оправления после кратковременного завядания проницаемость оказалась даже почти вдвое ниже, чем в исходном материале. Возможно, что это связано с более высоким содержанием воды в оправившихся листьях по сравнению с только что срезанными контрольными. А это в свою очередь указывает на то, что растения, с которых мы срезали листья, уже испытывали довольно значительный недостаток в воде, а потому обладали и несколько повышенной против нормы проницаемостью клеток.

В опыте 5 после 17-часового завядания часть листьев сохранила свою жизнеспособность, часть же отмерла за время оправления. Мы исследовали те и другие отдельно и обнаружили, что у вторых за время оправления проницаемость не только не понизилась, но еще более повысилась, тогда как первые почти восстановили первоначальную степень проницаемости.

Повышающее проницаемость воздействие продолжительной засухи, которой наши растения подвергались в естественных условиях своего местообитания, еще более отчетливо было обнаружено нами в опытах с сиренью. Для опытов мы брали листья с кустов, находившихся в различной степени завядания, и определяли выход электролитов из них как непосредственно после срезания листьев с куста, так и после продолжительного оправления во влажной камере, а также после дополнительного завядания срезанных листьев в комнате.

Опыты с сиренью показали, что длительное завядание всего куста в полевых условиях вызывает такое же повышение проницаемости протоплазмы в тканях листа, как и завядание срезанных листьев в комнате. Достаточно же продолжительное оправление во влажной камере приводит и у таких листьев к восстановлению нормальной проницаемости.

Наши опыты, несмотря на их предварительный характер, с полной несомненностью устанавливают тот, по моему мнению, чрезвычайно важный факт, что завядание растений всегда имеет своим последствием повышение проницаемости протоплазмы составляющих их клеток. При этом незначительное и кратковременное завядание приводит и к незначительному повышению проницаемости, легко и быстро исчезающему при

Опыты с листьями сирени

Таблица 3

№ опыта	Состояние растений	Обработка листьев	Продолжительность	Содержание воды в % абс. сух. веса	Электропроводность
6	Слабое завядание	Свежесрезанные	—	134	1
	Сильное завядание	Те же	—	80	2.5
7	Сильное завядание	Свежесрезанные	—	87	4
		Оправившиеся	18 час.	161	1
8	Слабое завядание	Свежесрезанные	—	142	4
		Дополнительное завядание	14 час.	72	6
		Оправившиеся	47 »	184	1

оправлении, а глубокое и длительное завядание приводит и к более значительному и устойчивому повышению проницаемости, лишь очень медленно возвращающейся к первоначальной величине.

Это повышение проницаемости представляет собой, по моему мнению, один из самых первых признаков изменения состояния коллоидов протоплазмы при ее обезвоживании, и многие другие последствия завядания я склонен считать уже его результатами. Остановка ростовых процессов, ослабление способности восстанавливать тургор, быть может, и смена синтетических процессов процессами распада—все это представляется мне последствиями потери клеткой ее осмотических свойств. Дальнейшие исследования, предпринимаемые нами в настоящее время, должны показать, насколько эти предположения правильны. Так как изменения проницаемости клеток для находящихся в клеточном соке электролитов сравнительно легко поддаются точному количественному определению, то я предполагаю, что, пользуясь этим признаком, можно выработать простой и быстрый метод определения устойчивости растений по отношению к обезвоживанию. А основываясь на давно уже установленном мною положении⁽⁵⁾, что засухоустойчивость растений в первую очередь (хотя конечно и не исключительно) обуславливается их способностью без вреда или с наименьшим вредом переносить длительное обезвоживание своих клеток, я уверен, что разработка такого метода окажет существенную помощь при разрешении трудной задачи сравнительного определения засухоустойчивости различных сортов сельскохозяйственных растений.

Кафедра физиологии растений
Саратовского университета.

Поступило
23 IX 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ А. М. Алексеев, Уч. зап. Каз. ун-та, 97, кн. 5/6 (1937). ² Н. А. Максимов, О вымерзании и холодостойкости растений (1913). ³ С. М. Иванов, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., XXVII, вып. 5 (1931). ⁴ Б. М. Голуш, Тр. Ин-та физиол. раст., 1, вып. 2 (1937). ⁵ Н. А. Максимов, Журн. Рус. бот. об-ва, 1 (1916).