

П. А. ГЕНКЕЛЬ и К. П. МАРГОЛИНА

**ОБ ЭЛАСТИЧЕСКИХ СВОЙСТВАХ ПРОТОПЛАЗМЫ
РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 9 IV 1949)

Эластические свойства протоплазмы неоднократно привлекали внимание исследователей. Тем не менее, вопрос этот ни в коей мере, как правильно отмечает П. В. Макаров (2), не может считаться достаточно изученным. Ряд исследователей указывал на возвращение различных включений в протоплазме к исходному положению после прекращения деформации; кроме того, было установлено, что при увеличении давления вязкость протоплазмы понижается, т. е. она ведет себя как эластическая жидкость, отклоняясь от закона Пуазейля.

В то же время нельзя не отметить и наличия противоположных экспериментальных данных, говорящих против эластичности протоплазмы. Так например, Гейльброн (цит. по (3)) не наблюдал возвращения смещенных электромагнитом железных опилок в исходное положение у плазмодиев, слизевиков после прекращения действия электромагнита. С нашей точки зрения данные Гейльброна неубедительны, так как в его опытах могли проявляться тиксотропические свойства протоплазмы под влиянием давления на нее железных опилок. Так же мало убедительны и опыты по влиянию давления на скорость движения протоплазмы, так как известно отсутствие прямой зависимости между вязкостью протоплазмы и скоростью ее движения. Во всяком случае большинство авторов считает доказанным наличие эластических свойств поверхностных слоев протоплазмы, которые, по гипотезе Фрей-Висслинга (7), резко отличаются от мезоплазмы по своему субмикроскопическому строению, характеризуясь правильным расположением субмикронных.

Нам кажется, что все многочисленные работы по изучению эластических свойств протоплазмы грешат одним весьма существенным дефектом, а именно, слишком статическим подходом к изучению живого организма. Авторы забывают о том, что протоплазма является не просто жидкостью, а организованной материей, прошедшей длительную эволюцию, способной к активному приспособлению к условиям окружающей среды. С позиций теории стадийного развития совершенно ясна вся неправильность подобного мнения. Для стоящего на материалистических позициях исследователя совершенно понятно, что при прохождении растением стадий и фаз своего развития, представляющих единство с условиями существования, происходят значительные сдвиги в ряде свойств живого организма. Очевидно, в нем должны происходить изменения эластичности, вязкости и других важнейших свойств протоплазмы.

Весьма вероятно, что некоторое противоречие в результатах ряда исследователей и объясняется вышеуказанными обстоятельствами. Возможно значительное падение эластических свойств протоплазмы после

прохождения той или иной стадии или фазы развития. Если к этому добавить еще и несовершенство, неточность, а подчас и малую чувствительность применяемых методов, то вполне понятно, что при резком падении эластичности протоплазмы исследователь может притти к выводу о полном ее отсутствии. Во всяком случае нам ⁽²⁾ удалось показать значительное изменение вязкости протоплазмы в онтогенезе растений. Закономерное увеличение вязкости по мере развития растений резко падает при образовании репродуктивных органов, в фазу бутонизации и цветения, с тем, чтобы опять увеличиться к моменту плодообразования. Данная закономерность была обнаружена нами у представителей самых разнообразных экологических групп и видов растений.

Подводя итоги вышеизложенному, мы естественно приходим к выводу о наличии эластических свойств у протоплазмы. В то же время мы не можем не отметить крайнюю неудовлетворительность самой методики определения эластичности протоплазмы. До сего времени большинство методов, описанных рядом иностранных авторов, носит чисто качественный характер. К ним относятся такие методы, как смещение железных частиц под влиянием электромагнита, сокращение нитей Гехта при плазмолизе, вытягивание протоплазмы микроиглой, обрыв протоплазматических нитей при деплазмолизе и т. д. (см. литературу в ⁽³⁾). Почти все эти методы применимы лишь к определенным объектам (слизевики, спирогира и др.) и не могут быть использованы для большинства высших и, в частности, культурных растений, наиболее нас интересующих. Эластические свойства плазмы должны особенно привлекать наше внимание при исследовании вопросов засухоустойчивости растения, так как при обезвоживании растения в нем могут происходить явления циторриза, приводящие к гибели клетки за счет отрыва протоплазмы от стенок клетки или ее механического повреждения сжимающейся клеточной оболочкой.

С нашей точки зрения, теоретически можно себе представить, что чем эластичнее протоплазма клетки, тем более она может противостоять обезвоживанию. Таким образом, исходя из представления о значении эластичности протоплазмы в явлениях засухоустойчивости, мы и считали необходимым разработать метод, который позволил бы определять относительную эластичность протоплазмы в тканях любого высшего растения. Такой сравнительный метод определения эластичности протоплазмы и был разработан нами в лаборатории физиологии растительной клетки.

При выборе принципа для изучения эластических свойств протоплазмы мы остановились на применении центробежной силы, т. е. на методе центрифугирования, считая, что деформирующее действие давления может быть заменено действием центрифугирования. Однако, если мы применим просто центрифугирование, мы получим лишь представление о вязкости клетки по смещению хлоропластов или крахмальных зерен. Поэтому мы считаем правильным несколько ослабить связь плазмы с клеточной оболочкой. Для указанной цели ткани растений подвергались воздействию гипотонического раствора сахарозы, приближающегося по своей концентрации к изотоническому, а затем в этом же растворе центрифугировались. Время, необходимое для того, чтобы нарушить связь между протоплазмой и стенкой клетки, и служит мерилом эластичности протоплазмы.

Практически метод сводится к следующему. В определенной ткани растения, обычно в эпидермисе листа, определяется изосмотическая концентрация по сахарозе, а затем срезы этого же растения центрифугируются в растворе сахарозы на 0,1 и 0,2 молярности ниже изосмотической концентрации. Число оборотов центрифуги дается не выше 1000 в минуту. Срезы обычно перед опытом окрашиваются раствором нейтрального красного 1 : 10 000 или 1 : 5000. В опыте устанавливается вре-

мя, необходимое для того, чтобы произошел обрыв протоплазмы от стенок клетки. Обычно обрыв протоплазмы имеет вид выпуклого плазмолыза, но часто при этом можно видеть оборванные протоплазматические нити у стенок клетки, а также частичную коагуляцию протоплазмы. Конечно, обрыв протоплазмы происходит не сразу, так что в большинстве случаев вполне возможно отметить начало обрыва в одиночных клетках и полный обрыв почти во всех или во всех без исключения клетках. Иногда определение несколько затрудняется неодинаковостью осмотического давления клеток в ткани. В этом случае приходится ориентироваться на основную массу клеток, не принимая во внимание единичные клетки. Успех определения в значительной мере зависит от точности установления изосмотической концентрации, так как в случае допущения здесь ошибки определение эластичности протоплазмы будет неверным.

Наше заключение о роли эластичности протоплазмы при обезвоживании мы прежде всего проверили на некоторых экологических группах растений. В работе (2) мы установили, что причиной высокой жароустойчивости суккулентов является высокая вязкость протоплазмы и значительное содержание (до 70%) связанной воды. В то же время известна неспособность суккулентов выносить обезвоживание, почему и эволюция этой группы растений пошла по линии накопления значительных запасов воды в теле. Очевидно, что суккуленты, с указанной точки зрения, должны отличаться невысокой эластичностью своей плазмы. Проведенный нами опыт вполне подтвердил сделанное предположение. В табл. 1 приведено время, необходимое для обрыва плазмы по применяемому нами методу. Как видно из данных табл. 1, эластичность протоплазмы у суккулентов по большей части значительно ниже, чем у ряда мезофитных растений. В то время как у суккулентов она составляет 3—6 мин., у мезофитов она колеблется от 5 до 10 мин.

Таблица 1

Эластичность протоплазмы в клетках эпидермиса у суккулентов и мезофитов (среднее из 5 определений)

Вид растения	Время обрыва протоплазмы в мин.	Вид растения	Время обрыва протоплазмы в мин.
Суккуленты		Мезофиты	
Aloe sp.	3	Fagopyrum esculentum	5
Cereus sp.	3	Vicia Faba	6
Mamillaria Wildii	3	Calendula officinalis	7
Opuntia sp.	5	Lactuca sativa	8
Cotyledon sp.	6	Cucumis sativa	10
		Beta vulgaris	10

Таким образом, приведенные данные показывают не только различие в этом свойстве у различных видов растений, но и объясняют причину слабой устойчивости суккулентов к обезвоживанию. Изучая эластичность протоплазмы, ее вязкость и содержание связанной воды, очевидно, можно легко расчленить способность растения переносить обезвоживание и перегрев, т. е. глубже понять явление засухоустойчивости. Становится вполне понятным и характер суккулентов как растений, способных выносить значительное повышение температуры своего тела, благодаря высокой вязкости протоплазмы и малому количеству свободной воды, и в то же время плохо выносящих обезвоживание из-за низкой эластичности протоплазмы своих клеток.

Мезофиты как растения, могущие в той или иной степени переносить обезвоживание, должны обладать гораздо более эластичной протоплазмой по сравнению с суккулентами. В работе (1) мы подчеркивали неоднородность группы мезофитов как группы, обладающей ограниченной способностью приспосабливаться к действию засухи. Из табл. 1 хорошо видны эти различия между растениями более мезофитного типа (гречихи) и растениями менее мезофитными (сахарная свекла). Сравнительно высокая эластичность протоплазмы огурца нас не должна удивлять, если мы вспомним способность ряда тыквенных легко завянуть днем и к вечеру восстанавливать свой тургор. Эластические свойства протоплазмы клеток, очевидно, не должны оставаться постоянными в процессе развития растения. Из табл. 2 видно, что в критический период, в фазу цветения, эластичность протоплазмы, так же как и вязкость (2), резко падает, по крайней мере у мезофитных растений.

Таблица 2

Эластичность протоплазмы клеток эпидермиса у цветущих и вегетирующих растений (среднее из 5 определений)

Вид растения	Время обрыва протоплазмы в мин.	
	нецветущее	цветущее
<i>Calendula officinalis</i>	7	3
<i>Fagopyrum esculentum</i>	5	1,5
<i>Fragaria vesca</i> *	5	3
<i>Salvia dumetorum</i> *	8	6

* *Fragaria vesca* и *Salvia dumetorum* центрифугировались на ручной центрифуге при несколько ином числе оборотов, чем все остальные растения.

Падение эластичности и вязкости протоплазмы в период образования репродуктивных органов в значительной мере вскрывает причины уменьшения устойчивости растений в критический период в результате прохождения растением стадий своего развития. Таким образом выдвинутые в свое время Н. А. Максимовым (4, 5) представления о засухоустойчивости как способности растения выносить обезвоживание получают свое дальнейшее развитие.

Заканчивая наше сообщение, нам хотелось бы подчеркнуть, что, выдвигая роль эластичности и вязкости протоплазмы в засухоустойчивости растений, мы ни в коей мере не игнорируем роли биохимических факторов в приспособлении и борьбе растения с засухой, которые так хорошо были вскрыты в монографии Н. М. Сисакяна (6). По нашему мнению, в ряде случаев может иметь большее значение изменение биохимизма, а в других случаях выступают на первый план явления цитотриза, в которых ведущую роль играет эластичность протоплазмы. Основное значение, очевидно, здесь будет иметь быстрота и степень обезвоживания растения.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Академии наук СССР

Поступило
9 IV 1949

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- 1 П. А. Генкель, Тр. Ин-та физиол. раст. им. К. А. Тимирязева АН СССР, 5, в. 1 (1946). 2 П. А. Генкель и К. П. Марголина, Бот. журн., 33, № 1 (1948). 3 П. В. Макаров, Физико-химические свойства клетки и методы их изучения, Л., 1948. 4 Н. А. Максимов, Журн. Русск. бот. об-ва, 1, № 1-2 (1916). 5 Н. А. Максимов, Физиологические основы засухоустойчивости растений, Л., 1926. 6 Н. М. Сисакян, Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений, изд. АН СССР, 1940. 7 A. Frey-Wissling, Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate, Protopl.-Monogr., 15, 1938.