

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Л. П. БРЕСЛАВЕЦ

**ИЗМЕНЕНИЕ ФОРМЫ И ВЕЛИЧИНЫ ПЛАСТИД В ЗАРОСТКАХ
ПАПОРОТНИКОВ И ХВОЩЕЙ ПОД ВЛИЯНИЕМ
РЕНТГЕНОВСКИХ ЛУЧЕЙ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 16 IV 1951)

В настоящей работе мы ставили себе целью изучить прямое действие рентгеновских лучей на пластиды в заростках папоротников и хвощей. Вызывая появление необычайных форм, мы получаем ценный материал для изучения отношений между величиной, формой, структурой и поведением пластид.

В литературе мы находим немного данных о действии лучистой энергии на пластиды. Г. А. Надсон и Э. Я. Рохлина (1) описали действие рентгеновских лучей на клетки эпидермиса чешуек лука и установили, что хондриосомы (среди которых, по крайней мере, часть является пластидами) более чувствительны, чем ядра. В хондриосомах, так же как и в плазме, происходит распад комплекса протеннов и липоидов, и последние выделяются в виде капелек (липофанероз).

Исследования Хруби (2) явились непосредственным продолжением опытов Броцека, которому самому не удалось довести их до конца. Хруби подвергал действию рентгеновских лучей споры хвоща и наблюдал при действии 2355 г образование амебовидных пластид у 21,6% заростков, и при действии 6800 г у 46,5%. Образование амебовидных пластид Хруби скорее был склонен приписать остановившемуся делению, чем слиянию отдельных пластид между собою.

Исследования Кнудсона (3) с облучением спор *Polypodium augeum* (*P. glaucum*) показали, что облучение меньше 30 000 г не вызывает появления заметных изменений формы пластид, но облучение дозами от 30 000 до 50 000 г приводит к появлению самых разнообразных форм, которые автор сводит к 11 типам. Прежде всего бросается в глаза необычайное увеличение размеров пластид. Оба диаметра (продольный и поперечный) у пластид в контрольных заростках равны 4 μ . При некоторых же дозах один диаметр становится равен 90, другой 18 μ . Форма таких пластид изменяется от обычной шаровидной до тонких или толстых пластинок, прямоугольных или квадратных. Иногда в пластидах появляются такие крупные вакуоли, что их пигментная часть сводится к тонкому слою, лежащему по периферии пластиды. В основном образование таких пластидных пластинок Кнудсон приписывает слиянию отдельных пластид. Эти новые пластидные типы существовали в культурах Кнудсона более 6 лет, но добиться образования антеридиев на таких пластинчатых пластидах ему не удалось.

Библ (4) облучал споры *Vegum sarillare* рентгеновскими лучами и наблюдал агглютинацию и разрушение пластид при прорастании спор. Но за это время пластиды проходят ряд изменений: они сперва увеличиваются, затем уменьшаются в размерах, деления их останавливаются, в них появляются многочисленные крахмальные зерна. За этим следует соединение хлоропластов в цепи или группы. Наблюдается постепенный

переход зеленой окраски пластид в коричнево-зеленую. Последний признак указывает, что в это время плазма уже мертва.

Кроме Надсона и Рохлиной, все остальные исследователи изучали sobretudo последствие лучей на пластиды, так как они облучали споры, а изменения пластид наблюдали в клетках заростков, развивающихся из облученных спор. Нам же представлялось более интересным проследить непосредственное действие облучения на пластиды в клетках развивающихся заростков.

Заростки *Pteris longifolia*. Мы подвергали облучению заростки, состоящие из 2—3 клеток, доступные наблюдению без нанесения повреждений срезами или срывами тканей. Споры сеялись в колбочки Эрленмейера, наполненные на одну треть раствором Кнопа. Когда начинали появляться заростки, мы набирали их при помощи пипетки в маленькие стеклянные пробирочки, в которых и подвергали их облучению различными дозами рентгеновских лучей.

Исследование под микроскопом показало, что изменение формы пластид наступает только через сутки после облучения. За 4 мес. нами было поставлено 5 опытов с облучением заростков *Pteris longifolia* различными дозами рентгеновских лучей. Несмотря на то, что мы имели дело не со спорами, а с заростками, применение дозы ниже 7500 г не изменяло формы пластид. Применяя более высокие дозы, мы пришли к заключению, что каждой дозе свойствен определенный характер изменений формы и поведения пластид (см. табл. 1).

Таблица 1

Дозы в г	Ф о р м а п л а с т и д
Контроль	Овальные светлозеленые с крупными гранями (рис. 1, а)
15 000	Удлиненные (если бисквитообразные, то часто асимметричные), иногда соединенные в цепочку (рис. 1, б)
30 000	Очень длинные, иногда разветвленные (рис. 1, в)
60 000	Характерно слипание пластид (большой частью меньшего размера, чем у контроля) (рис. 1, г)
90 000	Округлые или угловатые с большим числом крахмальных зерен (рис. 1, д)
120 000	Пузыревидные с поверхностным расположением пигментного слоя (рис. 1, е)

Особенно характерны пузыревидные формы, которые появляются не только при дозе 120 000 г, но и при более высоких — 150 000 и 180 000 г. За исключением заростков, получивших 120 000 г и выше, т. е. имевших пузыревидные пластиды, все остальные заростки способны развиваться дальше, сохраняя измененные формы пластид. Через 3 мес. после облучения мы имели в наших колбочках зеленый покров, состоящий из заростков с пластидами измененной формы.

Помимо применения названных доз лучей, мы имели возможность подвергнуть заростки *P. longifolia* действию еще более высоких доз (500 000 и 1 000 000 г). В результате подобного воздействия все содержимое клетки, в том числе и пластиды, как бы зафиксировалось, и к дальнейшему развитию заростки оказались неспособны.

Заростки *Equisetum arvense*. В нормальном одноклеточном заростке хвоща мы видим много зеленых овально-округлых хлоропластов (мы насчитывали около 200 хлоропластов в клетке). При действии повышающихся доз рентгеновских лучей наблюдаются определенные изменения формы и поведения пластид (см. табл. 2).

Следовательно, наблюдения над облучением заростков хвоща полностью подтверждают наблюдения, сделанные над облученными заростка-

Дозы в г	Форма и поведение пластид
Контроль	Овально-шаровидные пластиды рассеяны по всей клетке (рис. 2, а)
7 500	Пластиды собираются группами (рис. 2, б)
15 000	Удлиненные и более крупные пластиды (рис. 2, в)
60 000	Еще более вытянутые (рис. 2, г)
90 000	Большая часть разрушена, оставшиеся немногочисленные пластиды собраны группами. Некоторые пластиды достигают больших размеров (рис. 2, д)
100 000	Кроме небольшой группы пластид, все остальные разрушены (рис. 2, е)

ми папоротников, и приводят к выводу, что определенные дозы рентгеновских лучей приводят к определенным изменениям пластид. Но эти изменения носят несколько иной характер.

Процессы, в результате которых появляются крайне длинные или пластинчатые формы пластид, мы объясняем тем же явлением, которое описали для пластид, измененных при развитии заростков в условиях лаборатории (7). Начавшееся деление пластиды не доходит до конца, хотя перетяжка, намечившаяся между частями пластид, делается иногда очень тонкой и длинной. Затем обе части, не вполне разошедшиеся, вновь образуют перетяжки и снова не претерпевают деления. Величина пластид зависит от числа таких процессов. В заключение процесса перетяжки между частями втягиваются, и увеличившиеся в объеме пластиды принимают форму лент или пластинок.

Можно ли приписать изменение формы пластид результату прямого воздействия лучей на пластиды или же это вторичные изменения, появляющиеся в результате физико-химических изменений цитоплазмы, которые обуславливают изменения пластид?

В данном случае нас интересовал прежде всего вопрос об изменении осмотического давления, которое могло бы, как мы знаем из литературы, оказать влияние на форму пластид. Для измерения осмотического давления мы прибегали к методу пограничного плазмолиза к клеткам заростков, получившим различные дозы рентгеновских лучей (см. табл. 3).

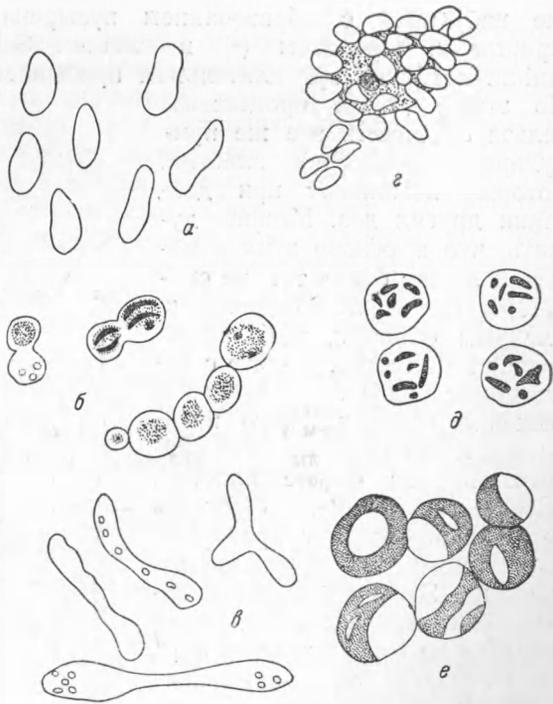


Рис. 1. Заростки *Pteris longifolia*. а — пластиды нормального заростка в покое и начале деления, б — при действии 7500 г, в — 30 000 г, г — 60 000 г, д — 90 000 г, е — 120 000 г. Зарисовка при помощи аппарата Аббе. Ок. 15, об. 90. Репрод. 1 : 2

Анализируя табл. 3, мы видим, что через 30 мин. после облучения осмотическое давление в клетках заростка падает, причем тем больше, чем выше доза облучения. Но через 24 часа после облучения давление поднимается — тем больше, чем

Таблица 3

Изменение осмотического давления в клетках заростков папоротника при действии рентгеновских лучей (в атм.)

Дозы в г	Через 30 мин. после облучения	Через 24 часа после облучения
Контроль	7,2	7,2
500	5,7	7,7
1000	5,3	8,2
2000	—	8,6

более высокая доза лучей действовала на заростки. Для 2000 г разница доходит почти до 1,5 атм. Такие значительные колебания в осмотическом давлении могут обусловить некоторые изменения формы пластид. Эти данные находят себе подтверждение и в работах Кюстера⁽⁵⁾. Появление пузыревидных пластид в заростках папоротника можно объяснить прорывыванием пластидных коллоидов водой. Такие набухания с образованием пузыревидных пластид наблюдались Пристли и Ирвингом⁽⁶⁾ в клетках *Selaginella* и нами в клетках *Mnium* и *Elodea* при длительном пребывании в дистиллированной воде. Но этими двумя процессами нельзя объяснить все же причудливые изменения пластид, которые возникают при действии других доз. Можно думать, что в основе этих изменений лежат более тонкие субмикроскопические изменения и, главным образом, в белковом веществе пластид. Вместе с изменением белка происходят изменения поверхностного натяжения и вязкости, которые сказываются на форме пластид. Новое состояние, однажды установившееся, сохраняется, повидимому, и при делении пластид. Этим объясняется сохранение изменившихся форм пластид во взрослых заростках, развившихся из облученных одно- и двухклеточных заростков.

Облучение производилось на трубке Т-162 при 150 кВ, 5 ма, без фильтра, на расстоянии 14 см при 900 г в минуту для папоротников и 750 г для хвоща.

через 24 часа после облучения давление поднимается — тем больше, чем более высокая доза лучей действовала на заростки. Для 2000 г разница доходит почти до 1,5 атм. Такие значительные колебания в осмотическом давлении могут обусловить некоторые изменения формы пластид. Эти данные находят себе подтверждение и в работах Кюстера⁽⁵⁾. Появление пузыревидных пластид в заростках папоротника можно объяснить прорывыванием пластидных коллоидов водой. Такие набухания с образованием пузыревидных пластид наблюдались

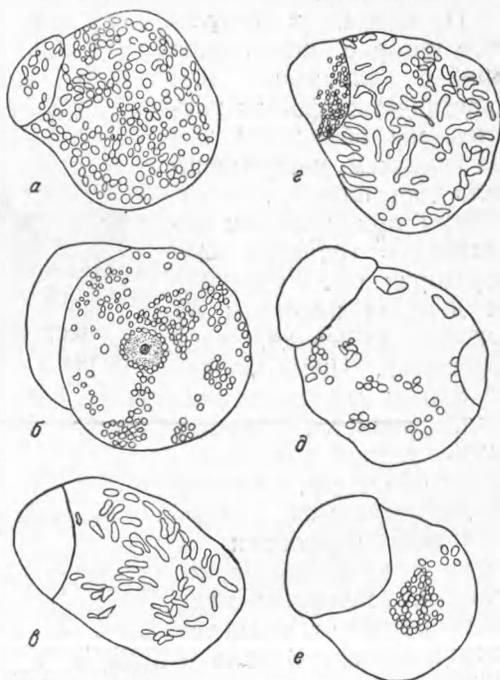


Рис. 2. Заростки *Equisetum arvense*. а — нормальный заросток, б — при действии 7500 г, в — 15 000 г, г — 60 000 г, д — 90 000 г, е — 120 000 г. Зарисовка аппаратом Аббе. Ок. 15, об. 40. Репрод. 1 : 2

Поступило
14 IV 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Г. А. Надсон и Э. Я. Рохлина, Вестн. радиол. и рентгенол., 13, в. 1—2 (1934). ² К. Hruby, Vestnik Kralovske celsk. Spol. Nauk, 15 (1935). ³ L. Knudson, Bot. Gaz., 101, No. 4 (1940). ⁴ R. Biebl, Protoplasma, 35, No. 1—2 (1941). ⁵ E. Küster, Pathologie der Pflanzenzelle, 1937. ⁶ J. Priestley and A. Irving, Ann. of Bot., 21 (1907). ⁷ Л. П. Бреславец, ДАН, 76, № 3 (1951).