

Г. А. САМЫГИН, З. Г. РАКИТИНА, А. З. ЛИВШИН

**УСТОЙЧИВОСТЬ ТКАНЕЙ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ  
К ЗАМОРАЖИВАНИЮ И ВЫСУШИВАНИЮ  
ПРИ НАБЛАГОПРИЯТНЫХ ГАЗОВЫХ РЕЖИМАХ**

*(Представлено академиком А. Л. Курсановым 19 VI 1970)*

В работах (<sup>1-3</sup>) было показано, что на морозостойкость растений сильно влияет состав окружающей их атмосферы во время замораживания. Снижение содержания кислорода и увеличение содержания углекислоты ведет к более сильным повреждениям и даже к гибели растений при тех же температурах, которые в условиях нормального газового режима совершенно безвредны. В то же время при положительных температурах, близких к 0°, измененный состав газовой среды не вызывает повреждений за такие сроки.

Как известно, гибель клеток от мороза вызывается образованием льда в клетках или же внеклеточным льдом. Следовательно, неблагоприятный газовый режим во время замораживания мог либо способствовать образованию льда в клетках, либо уменьшать их устойчивость к вредному действию внеклеточного льда.

Внеклеточный лед, как известно, действует на клетки аналогично высушиванию, отнимая от них воду (<sup>6</sup>). Следовательно, устойчивость клеток к высушиванию и внеклеточному льду должна быть основана на стойкости их к потере воды. Это было подтверждено и в наших работах, где показано, что устойчивость клеток ряда растений к медленному замораживанию и высушиванию практически одинакова (<sup>7, 8</sup>). Поэтому, если состав окружающей растения атмосферы влияет на устойчивость клеток к действию внеклеточного льда, то он должен влиять на их устойчивость к высушиванию, и клетки должны обладать примерно одинаковой устойчивостью к обоим воздействиям. Наоборот, этого нельзя было бы ожидать, если бы при неблагоприятном газовом составе окружающей атмосферы замораживание вызывало гибель клеток от образования в них льда, так как механизм губительного действия внутриклеточного льда иной, чем внеклеточного и высушивания.

В данной работе мы хотели выяснить, влияет ли неблагоприятный состав атмосферы на устойчивость клеток к вредному действию внеклеточного льда или способствует образованию льда в клетках.

Для этого мы определяли устойчивость к медленному замораживанию и высушиванию в воздухе и в условиях различных газовых режимов листьев и узлов кущения озимой пшеницы. При высушивании вырезки из листьев или узлы кущения незакаленных или закаленных растений озимой пшеницы помещали в закрытые колбочки объемом 100 мл. Колбочки заполняли водой, которая затем вытеснялась заранее приготовленной смесью азота, кислорода и углекислоты в определенном соотношении; после этого в каждую колбочку вводили по 20 мл раствора NaCl определенной концентрации. Высушивание над этими растворами продолжалось 7 суток при 2°; при окончании высушивания вырезки из листьев и узлы кущения постепенно насыщали водой в течение 3—4 час. сперва во влажной камере, а потом во влажной фильтровальной бумаге, затем их переносили в воду, где оставляли до следующего дня при 2°.



Таблица 1

Состояние вырезок из листьев после замораживания и высушивания в различных газовых режимах

Газовый режим, %	Водоотнимающие силы среды, °С							
	0   3   5   7				10   15   20   25			
	незакаленные растения				закаленные растения			
Воздух	$\frac{-}{\text{БЖ}}$	$\frac{\text{БЖ}}{\text{БЖ}}$	$\frac{\text{БЖ}}{\text{БЖ}}$	$\frac{\text{БУ}}{\text{БУ}}$	—	$\frac{\text{БЖ}}{\text{БЖ}}$	$\frac{\text{БЖ}}{\text{БЖ}}$	$\frac{\text{БУ}}{\text{БУ}}$
96,4 N <sub>2</sub> ; 3,6 O <sub>2</sub> ; 0,1 CO <sub>2</sub>	—	$\frac{\text{БЖ}}{\text{БЖ}}$	$\frac{\text{БЖ}}{\text{БЖ}}$	—	—	$\frac{\text{БЖ}}{\text{БЖ}}$	$\frac{\text{БЖ}}{\text{БЖ}}$	—
83,8 N <sub>2</sub> ; 4,6 O <sub>2</sub> ; 11,6 CO <sub>2</sub>	—	$\frac{\text{БЖ}}{\text{БЖ}}$	$\frac{\text{БУ}}{\text{БУ}}$	—	—	$\frac{\text{БЖ}}{\text{БЖ}}$	$\frac{\text{БЖ}}{\text{БЖ}}$	—
73,4 N <sub>2</sub> ; 5,6 O <sub>2</sub> ; 21 CO <sub>2</sub>	—	$\frac{\text{БУ}}{\text{БУ}}$	$\frac{\text{БУ}}{\text{БУ}}$	—	—	$\frac{\text{БЖ}}{\text{БЖ}}$	$\frac{\text{БУ}}{\text{БУ}}$	—
65,6 N <sub>2</sub> ; 3,8 O <sub>2</sub> ; 30,6 CO <sub>2</sub>	$\frac{\text{БЖ}}{\text{БЖ}}$	$\frac{\text{БУ}}{\text{БУ}}$	$\frac{\text{БУ}}{\text{БУ}}$	—	$\frac{\text{БЖ}}{\text{БЖ}}$	$\frac{\text{БУ}}{\text{БУ}}$	$\frac{\text{БУ}}{\text{БУ}}$	—

Примечание. Над чертой — высушивание, под чертой — замораживание; БЖ — большинство живых, БУ — большинство убитых.

На следующий день вырезки из листьев инфильтрировали водой и просматривали под микроскопом; живые клетки паренхимы ясно отличались от убитых, содержимое которых было собрано в отставший от стенок комок, а хлоропласты разбухали. Узлы кущения отращивали 3 суток на влажной фильтровальной бумаге при 20°; отрастание новых корней и побегов у живых позволяло отличить их от убитых.

Одновременно для замораживания вырезки из листьев и узлы кущения помещали в такие же колбочки, в которых создавали определенный газовый режим таким же способом, как и при высушивании. Колбочки помещали в холодильные шкафы при 0°, а затем температуру постепенно снижали со скоростью 1° в 15 мин. до требуемой; вырезки из листьев и узлы кущения были завернуты во влажную фильтровальную бумагу, благодаря чему исключалась возможность их переохлаждения. Через 7 суток начинали постепенно повышать температуру до 2° со скоростью 1° в 15 мин. После оттаивания колбочки открывали и вырезки из листьев и узлы кущения переносили в воду, где они оставались до следующего дня при 2°. Затем вырезки из листьев инфильтрировали водой и просматривали под микроскопом, а узлы кущения отращивали.

Мы сравнивали состояние объектов, замороженных и высушенных, при одинаковой водоотнимающей силе внешней среды, которая выражалась в °С: при замораживании — отрицательными температурами, при высушивании — точками замерзания растворов NaCl. Результаты некоторых таких опытов с вырезками из листьев приведены в табл. 1.

Из табл. 1 видно, что состав окружающей атмосферы влияет на устойчивость клеток листовой паренхимы не только к замораживанию, но и к высушиванию. Более того, устойчивость клеток к замораживанию и высушиванию оказалась одинаковой не только в воздухе, что было показано нами ранее (7, 8), но и в различных газовых режимах. Эти результаты нельзя объяснить тем, что гибель клеток при замораживании в неблагоприятном газовом режиме происходила вследствие образования внутриклеточного льда. Следовательно, она вызывалась внеклеточным льдом, а неблагоприятный газовый режим снижал устойчивость клеток к отнятию от них воды как путем высушивания, так и в результате образо-



вания внеклеточного льда. Закаливание растений повышало их устойчивость при неблагоприятных газовых режимах не только к замораживанию (3), но и к высушиванию.

В табл. 1 совпадение устойчивости к высушиванию и замораживанию в разных газовых режимах было показано с точностью до 2° для незакаленных растений и 5° для хорошо закаленных. В специальном опыте с вырезками из листьев слабо закаленной пшеницы мы сравнивали степень повреждений их при водоотнимающих силах внешней среды, отличающихся на 1°:

	Воздух					77,4% N <sub>2</sub> ; 5,6% O <sub>2</sub> ; 17,0% CO <sub>2</sub>		
	12°	13°	14°	15°	5°	6°	7°	8°
Высушивание	БЖ	Ж > 50%	Ж < 50%	БУ	БЖ	БЖ	Ж < 50%	БУ
Замораживание	БЖ	Ж > 50%	БУ	БУ	БЖ	Ж < 50%	Ж < 50%	БУ

Из приведенных данных видно, что устойчивость клеток слабо закаленных растений к замораживанию и высушиванию почти одинакова как в воздухе, так и в

Таблица 2

Состояние узлов кущения закаленных растений озимой пшеницы после высушивания и замораживания при разных газовых режимах

Газовый состав атмосферы, %	Водоотнимающие силы среды, °С			
	10	15	20	25
Воздух	—	Ж Ж	Ж Ж	У У
83,8 N <sub>2</sub> ; 4,6 O <sub>2</sub> ; 11,6 CO <sub>2</sub>	—	Ж Ж	Ж Ж	—
77,4 N <sub>2</sub> ; 5,6 O <sub>2</sub> ; 17,0 CO <sub>2</sub>	—	Ж Ж	У У	—
65,6 N <sub>2</sub> ; 3,8 O <sub>2</sub> ; 30,6 CO <sub>2</sub>	Ж Ж	У У	У У	—

Примечание. Ж — живые, У — убитые; над чертой — высушивание, под чертой — замораживание.

отличались на 2°, был получен аналогичный результат. Так, например, при замораживании в условиях измененного газового режима (N<sub>2</sub> 65,6%,

как в воздухе, так и в неблагоприятном газовом режиме; тем самым подтверждается вывод, сделанный ранее.

В табл. 2 приведены результаты, полученные нами в аналогичных опытах с узлами кущения закаленных растений. Видно, что неблагоприятный газовый состав атмосферы в одинаковой степени снижает устойчивость узлов кущения как к замораживанию, так и к высушиванию. В другом опыте, где величины водоотнимающих факторов внешней среды

Таблица 3

Минимальная напряженность водоотнимающих факторов внешней среды (°С), вызывающая гибель листьев и узлов кущения озимой пшеницы при замораживании или высушивании в условиях неблагоприятных газовых режимов,

Газовый состав атмосферы, %	Вырезки из листьев растений			Узлы кущения закаленных растений
	незакаленных	слабо закаленных	закаленных	
Воздух	7	15	25	25
83,8 N <sub>2</sub> ; 4,6 O <sub>2</sub> ; 11,6 CO <sub>2</sub>	5	10	25	25
73,4 N <sub>2</sub> ; 5,6 O <sub>2</sub> ; 21 CO <sub>2</sub>	3	7	20	20
65,6 N <sub>2</sub> ; 3,8 O <sub>2</sub> ; 30,6 CO <sub>2</sub>	>0—<3	4	15	15

O<sub>2</sub> 3,8%, CO<sub>2</sub> 30,6%) после -10° остались живы все узлы кущения, после -12° — около 50%, а после -14° все были убиты; такие же результаты были получены и при высушивании над раствором NaCl с точками замер-



зания —10, —12 и —14°. Эти результаты позволяют сделать вывод, что клетки узлов кущения, как и клетки листьев озимой пшеницы, погибали от замораживания при неблагоприятных газовых режимах от внеклеточного льда.

Влияние изменения состава наружной атмосферы на устойчивость наших объектов к замораживанию и высушиванию в разных опытах суммировано в табл. 3. Видно, что в неблагоприятных газовых режимах гибель клеток происходит в обоих случаях при значительно меньшей напряженности водоотнимающих факторов внешней среды, чем в воздухе. При этом чем меньше содержание кислорода и больше  $\text{CO}_2$  в наружной атмосфере, тем при меньшей напряженности водоотнимающих факторов происходит полная гибель листьев и узлов кущения. Закаливание растений повышает их устойчивость к совместному действию обезвоживания (замораживание или высушивание) и неблагоприятных газовых режимов.

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

Поступило  
16 VI 1970

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> З. Г. Ракитина, Физиол. раст., 12, 909 (1965). <sup>2</sup> З. Г. Ракитина, Физиол. раст., 14, 97 (1967). <sup>3</sup> З. Г. Ракитина, Физиол. раст., 14, 328 (1967). <sup>4</sup> З. Г. Ракитина, Физиол., раст., 15, 235 (1968). <sup>5</sup> З. Г. Ракитина, Приемы и методы повышения зимостойкости озимых зерновых культур, М., 1968. <sup>6</sup> W. S. Iluyin, Protoplasma, 20, Н. 1, 105 (1933). <sup>7</sup> Г. А. Самыгин, И. П. Матвеева, Физиол. раст., 8, в. 4 (1961). <sup>8</sup> Г. А. Самыгин, А. З. Лившин, Физиол. раст., 17, в. 1 (1970).