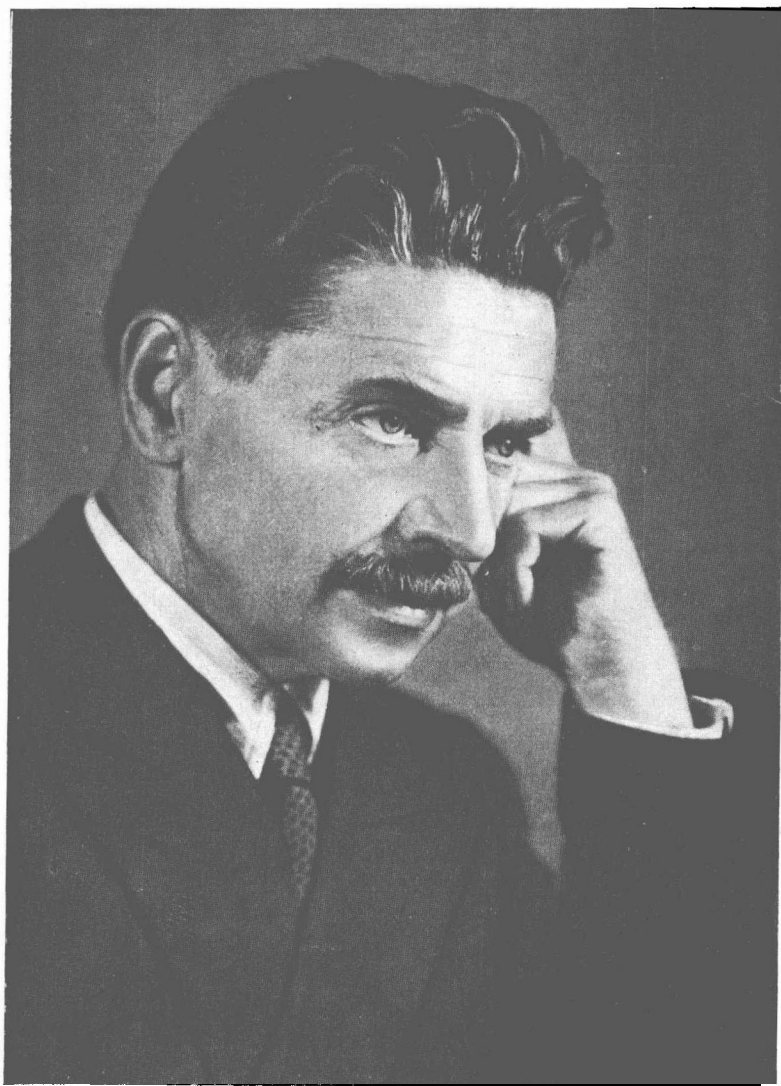


Д. А. САБИНИН

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ ПИТАНИЯ
РАСТЕНИЙ

ИЗДАТЕЛЬСТВО С.-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА



Д. А. САБИНИН
1889 — 1951

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ им. К. А. ТИМИРЯЗЕВА

12093

Д.А. САБИНИН

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ ПИТАНИЯ
РАСТЕНИЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва · 1955

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

проф. П. А. ГЕНКЕЛЬ

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

академик А. Л. КУРСАНОВ, проф. А. А. НИЧИПОРОВИЧ,

доктор биол. наук И. И. КОЛОСОВ

и канд. биол. наук О. М. ТРУБЕЦКОВА

ПРЕДИСЛОВИЕ

Впервые публикуемая монография покойного профессора Д. А. Сабина является итогом многолетней научной и педагогической деятельности автора и руководимого им коллектива сотрудников.

В книге дается глубокое освещение основных процессов корневого и воздушного питания растений. Сложный процесс питания рассматривается в связи с условиями существования растений. Написана книга увлекательно, она будит мысль и, несомненно, принесет большую пользу биологам и агрономам, а особенно физиологам растений.

Д. А. Сабинин не ставил себе задачей дать исчерпывающую сводку по тому или иному вопросу. Он выбирал лишь те факты, которые считал наиболее трудными и интересными, и творчески их освещал. Огромная эрудиция автора в самых разнообразных вопросах физиологии растений и соприкасающихся с ней областей позволила ему дать весьма содержательное, а подчас и блестящее изложение рассматриваемых проблем. Подобной монографии нет ни в русской, ни в зарубежной литературе.

Как оригинальный мыслитель, Д. А. Сабинин стремился дать не только факты, но и освещение определенных вопросов, глубоко им продуманных. К сожалению, ряд вопросов он осветил несколько субъективно.

Вся приводимая литература излагается им очень подробно и критически. При чтении книги мы присутствуем при анализе научных фактов этим выдающимся физиологом растений, видим, как он пришел к определенной системе взглядов. Поэтому книга его очень полезна для всех работающих в области физиологии растений, биохимии, агрохимии, а также для агрономов, особенно же для начинающих научных работников, аспирантов и студентов. Одним из достоинств книги является также то, что она не преуменьшает трудностей и часто трактует об очень сложных вопросах, показывая, что познание их требует больших усилий и труда. Книга приучает очень серьезно подходить к изучаемому предмету.

Таковы основные достоинства этой оригинальной, своеобразной книги.

Перейдем теперь к краткой характеристике ее отдельных глав. Значительный интерес, несомненно, представляет первая глава — об организации протопласта растительной клетки.

Д. А. Сабинин очень много сделал для развития у нас исследований в области физиологии растительной клетки. Так, еще в 1939 г. под его редакцией и с его примечаниями вышел перевод практикума Штруггера с первого немецкого издания. В книге «Минеральное питание растений»

(Изд. АН СССР, 1940 г.) он дал большую и интересную главу по физиологии растительной клетки. Наконец, и некоторые из учеников Д. А. Сабина выполнили под его руководством ряд работ по этому разделу физиологии растений.

Главное достоинство первой главы в том, что автор рассматривает структуру протопласта как динамическое явление, как процесс, и отвергает распространенное механистическое представление Фрей-Висслинга о постоянной, субмикроскопической скелетной структуре протоплазмы (Фрей-Висслинг исходил из аналогии со строением клетчатки и крахмальных зерен). Д. А. Сабинин приводит факты, доказывающие, что характер структуры протоплазмы изменяется под влиянием изменений окружающих условий.

Следует отметить исключительно логичное изложение основ учения о коацервации. Автор очень ясно систематизирует явления коацервации, выделяя три ее типа соответственно трем видам взаимодействий между молекулами в коллоидных средах: процессу гидратации молекул коллоидов, электростатическому притяжению между заряженными коллоидными частицами или группировками атомов — носителями зарядов и, наконец, притяжению за счет сил Ван-дер-Ваальса (стр. 41).

Автор ясно показывает, что явление коацервации имеет исключительно важное значение в структурообразовании и жизни растительной клетки. Изложение основ структурообразования проливает свет на многие не вполне ясные ранее явления и открывает пути для дальнейших исследований. Так, известно, что действие обезвоживания может быть различно в зависимости от скорости потери воды. Интересное объяснение этому Д. А. Сабинин дает на стр. 62 и во второй главе.

Электростатическое притяжение между заряженными коллоидными частицами как фактор структурообразования помогает понять исключительную роль кальция в поддержании структур плазмы, объяснить колпачковый плазмолиз, антагонизм ионов и другие процессы, рассматриваемые в третьей главе.

Интересным заключением изложения вопросов структурообразования является оригинальное освещение процессов вакуолизации плазмы (стр. 63—66). Известно, что одним из признаков старения растительного организма является накопление аминокислот и некоторых органических кислот. Как показывает автор, эти вещества являются структурообразователями, и их накопление может привести к сближению макромолекул биокolloидов. В результате должны уменьшиться гидратационные оболочки последних. Часть воды, которая уже не удерживается коллоидами, вследствие поляризованности пограничных образований, выделяется в вакуоль, приводя к увеличению ее размеров. С другой стороны, падение гидрофильности плазмы приводит к дальнейшему уменьшению ее синтетической способности и накоплению аминокислот и других продуктов обмена, способных быть структурообразователями. Отсюда ясна взаимообусловленность структуры плазмы и обмена веществ.

Малейшие изменения в жизнедеятельности растительной клетки приводят к изменению строения и свойств структуры протоплазмы. Поэтому структура живого протопласта является исключительно изменчивой и лабильной.

В свою очередь состояние структуры протоплазмы влияет на процессы жизнедеятельности клетки. Отсюда — взаимозависимость и взаимообусловленность структуры протоплазмы растительной клетки и ее жизнедеятельности. Вместе с тем автор показывает, как внешние условия влияют на состояние и свойства структуры протоплазмы.

Развиваемые Д. А. Сабининым представления о структуре живых протопластов в отличие от представлений иностранных исследователей полностью учитывают исключительную динамичность и изменчивость тех свойств, которыми характеризуется плазма как носитель жизненных функций организма.

Из некоторых упущений этой главы следует здесь отметить, что биохимические изменения, происходящие в клетке, не получили должного отражения. В частности, совсем не учтены работы русских биохимиков школы А. И. Опарина о значении клеточных структур для прохождения и направления биохимических процессов. Не подчеркнуто также значение современных оптических методов исследования для изучения живой клетки (флюоресцентная и фазово-контрастная микроскопия).

Недостатком первой главы является и неполное использование русских работ. Объясняется это тем, что русских работ по этому вопросу почти не было, когда Д. А. Сабинин писал первую главу. В настоящее время в советской литературе уже есть довольно много работ по физиологии растительных клеток и тканей (см. перечень, приложенный к русскому переводу практикума З. Штруггера)¹.

Вторая глава (Обмен воды в растениях) посвящена трем основным вопросам: поглощению воды растением, проведению воды по растению и расходованию им воды. Автор дополнил ее изложением работ по водному дефициту и завяданию, а также по экологии обмена воды в растениях.

Первые три вопроса разобраны подробно, последние же два имеют фрагментарный характер. Жаль, что при изложении отечественной литературы автор упустил некоторые важные работы. Недостаточно подробно разобраны проблемы, связанные с водным режимом и засухоустойчивостью культурных растений в засушливой зоне. Такие вопросы, как критические периоды растений в отношении водного режима и остаточный водный дефицит, остались не рассмотренными.

Д. А. Сабинин, не работавший специально по водному режиму растений, тем не менее в этой главе дал интересную трактовку ряда явлений. Нельзя, например, не согласиться с ним в том, что в русской литературе были сильно переоценены работы Бриггса и Шантца. Много внимания уделено поглощению воды корневой системой растения, изложению работ по теории сцепления и вопросам набухания коллоидов. Наиболее ценны во второй главе развиваемые Д. А. Сабининым представления о поступлении воды в зависимости от жизнедеятельности организма и о роли коллоидов протоплазмы в поглощении воды. Интересна схема полярного передвижения воды по живой клетке вследствие неодинакового направления физиологических процессов на различных сторонах клетки.

Третья глава посвящена минеральному питанию растений, в основном процессу поглощения минеральных веществ, круговороту их в корневых системах и надземных органах растений и превращению соединений азота, фосфора и серы в этом круговороте. В заключение автор кратко касается физиологической роли отдельных микроэлементов.

В этой главе использованы классические работы Д. Н. Прянишникова, а также самого Д. А. Сабинина и ряда его учеников, например И. И. Колосова, О. М. Трубецковой и других, которые оригинально, по-новому освещают корневое питание растений. Глава написана очень интересно, однако не дает полного представления о всех проблемах этого раздела физиологии растений. Ее особое значение мы видим в другом:

¹ З. Штруггер. Практикум по физиологии растительных клеток и тканей. Перевод с немецкого А. Н. Бояркина. Изд-во И. Л., 1953 г.

она знакомит с одним из самых существенных вопросов — с поглощением и усвоением минеральных веществ, заставляет читателей как бы присутствовать при его решении и при рождении новых исследовательских задач.

Особое внимание в этой главе автор уделяет поглощению ионов минеральных солей растением в тесной связи с процессами обмена веществ и, в частности, с дыханием корней.

Подробно выясняется зависимость поглощения ионов от их соотношения в среде. Эта зависимость, по мнению автора, основана на физико-химическом антагонизме ионов, который особенно хорошо проявляется при поглощении катионов. Большую роль в физико-химическом антагонизме ионов автор приписывает катиону водорода.

На основании исследований ряда авторов Д. А. Сабинин приходит к заключению, что «калькофобность» многих растений обусловлена нарушением соотношения в среде катионов кальция и водорода, что здесь перед нами один из случаев проявления в естественных условиях антагонизма ионов кальция и водорода.

Весьма интересен раздел главы о круговороте элементов минерального питания в растениях. Ранее считали, что круговорот веществ происходит только между надземными и подземными органами и в надземных частях растения; автор показывает, что круговорот минеральных веществ происходит и в корневых системах. В процессе круговорота ионов минеральных солей в корневых системах и совершается их превращение в сложные органические соединения. Корневая система, по мнению автора, является не только органом поглощения, но также и органом превращения и синтеза новых органических соединений, играющих важную роль в общем обмене веществ в растении. Эти представления автора находят все новые подтверждения в работах других исследователей (О. Ф. Туева, И. И. Колосов, А. Л. Курсанов, А. М. Кузин и др.).

Большой заслугой Д. А. Сабинина является правильная оценка значения меченых атомов для решения ряда трудных вопросов минерального питания растений. Целый раздел главы о минеральном питании он посвящает этому вопросу. Особенное значение он придает меченым атомам при изучении круговорота и превращений минеральных веществ в растении. В современной физиологии растений эти методы начинают приобретать все большее применение¹.

Из недостатков главы о минеральном питании особенно существенны следующие. Прежде всего Д. А. Сабинин переоценивает роль контактного обмена в снабжении растения минеральными веществами и полностью присоединяется к мнению Иенни и Оверстрита о перескоке ионов, подвергнутому справедливой критике Е. И. Ратнером (1950).

Подробно разбирая роль активной реакции среды, автор недостаточно уделяет внимания косвенному значению концентрации водородных ионов.

В книге совершенно правильно отмечается отсутствие непосредственной зависимости между поглощением воды и минеральных веществ растением в связи с разной природой этих процессов; однако следовало бы указать, что в ряде случаев известная связь между поступлением ионов и интенсивностью транспирации все же наблюдается.

Необходимо отметить, что автор не касается некоторых весьма важных вопросов минерального питания, — таких, как влияние элементов минерального питания на процесс фотосинтеза, связь развития всего рас-

¹ А. Л. Курсанов. Применение изотопов в биологии для решения вопросов сельского хозяйства. Вестн. АН СССР, 1953 г.

тительного организма, формирования репродуктивных органов и урожая с процессом поглощения ионов минеральных солей. Остается неосвещенной роль К, Fe, Mg и других элементов в жизнедеятельности растений. Правда, некоторые из этих вопросов освещены в остальных главах, другие же разбирались автором в его монографии «Минеральное питание растений», изданной в 1940 г.

Одним из недостатков главы является также недостаточная увязка физиологии растений с основами сельского хозяйства. Д. А. Сабинин сделал ряд весьма интересных работ, тесно связанных с запросами сельского хозяйства (см. очерк его научной деятельности), но в этой книге не получивших достаточного отражения.

Отмеченные упущения не умаляют основного достоинства главы, которое состоит в совершенно правильном физиологическом подходе к изучению корневого питания — одной из основных функций организма.

Интересно написана четвертая глава — о фотосинтезе растений. Знания в этой области развиваются за последнее время особенно быстро, и если бы автор писал главу сейчас, можно было бы привести более новые сведения по таким вопросам, как состояние пигментов в пластидах, механизм фотохимической реакции фотосинтеза, первые, промежуточные и конечные продукты фотосинтеза и т. д. Однако эти сведения не внесли бы принципиальных изменений ни в структуру главы, ни в основные представления о природе процесса фотосинтеза по сравнению с тем, как они изложены Д. А. Сабининым.

Глава была написана в то время, когда работы по некоторым вопросам и использование некоторых новых методов только что начинались; это можно сказать, например, об изучении фотосинтеза как окислительно-восстановительного процесса, где вода служит восстановителем и сама окисляется, а CO_2 служит окислителем и восстанавливается; об изучении продуктов фотосинтеза с применением метода меченых атомов и др.

Однако, хотя путь к решению этих вопросов только намечался, Д. А. Сабинин хорошо учел перспективы их развития и дал им правильное истолкование; по всем основным вопросам проблема фотосинтеза оказалась освещенной в книге на вполне современном уровне.

Имея в виду большое значение вопроса, можно пожалеть, что Д. А. Сабинин слишком кратко осветил связь между фотосинтезом и урожаем. Однако и здесь он сформулировал плодотворное положение о том, что изменение любого из внешних условий, влияющих на фотосинтез, может сказываться на величине урожая не только вследствие изменения скорости этого процесса, но в большей мере в результате перемен в характере продуктов фотосинтеза и в их расходовании. При этом Д. А. Сабинин отмечает еще малую изученность фотосинтетической деятельности листа как органа, играющего важную роль в процессе роста и развития растений.

Работы последних лет показывают, что эти соображения, высказанные Д. А. Сабининым, когда по этому вопросу еще не было вполне достоверных материалов, глубоко правильны. Несомненно, в изучении этой стороны фотосинтеза кроется возможность решить многие важные вопросы управления фотосинтезом, чтобы получать большие и лучшие по качеству урожаи.

К достоинствам главы надо отнести использование и освещение Д. А. Сабининым работ крупных русских ученых: К. А. Тимирязева, А. Н. Баха, М. С. Цвета, Ф. Н. Крашенинникова, К. А. Пуриевича, А. А. Рихтера, Н. М. Гайдукова, С. П. Костычева, В. Н. Любименко и др.

Последняя, пятая глава монографии посвящена дыханию растений. Д. А. Сабинин был не только очевидцем, но и участником разработки В. И. Палладиным теории дыхания, лежащей в основе современных представлений в этой области. Поэтому он смог очень ясно изложить историю вопроса и его современное состояние. Начиная с первых, критикуемых автором, взглядов на дыхание как на процесс горения, Д. А. Сабинин развертывает картину развития представлений о превращениях веществ при дыхании и о связи анаэробного распада дыхательного материала с аэробным дыханием. Он последовательно освещает гипотезы, которые руководили исследованиями ряда авторов, экспериментальный материал, подтверждающий или опровергающий теоретические построения. Выявляя большие трудности исследований и построения теорий, автор отчетливо показывает приоритет русских ученых в создании теории дыхания. Работы не только А. Н. Баха, В. И. Палладина, С. П. Костычева, но и других русских исследователей — К. А. Пуриевича, В. В. Половцева, Л. А. Иванова — хорошо освещены в этой главе.

Дыхание излагается здесь не как сумма ферментативных реакций, за изложением деталей которых у других авторов ускользает их связь, а как сложный физиологический процесс, отдельные звенья которого тесно взаимосвязаны.

Д. А. Сабинин дает логичное, обоснованное фактами представление о последовательности реакций, происходящих в процессе дыхания, начиная с передачи водорода от одного акцептора к другому и кончая заключительной реакцией окисления этого водорода активированным кислородом воздуха.

Как физиолог, Д. А. Сабинин не ограничивается изложением химизма дыхания, а уделяет много внимания значению этого процесса для обеспечения энергией эндотермических реакций в организме, а также выясняет его связь с процессами роста и зависимость от внешних условий. Как и в других разделах книги, в этой главе есть несколько мест, нуждающихся в более современном освещении. В частности, все более ясно становится теперь, что цикл ди- и трикарбоновых кислот играет важную роль и в растительных организмах. Когда автор писал свою книгу, это было только предположением.

Книга Д. А. Сабинина принесет большую пользу развитию нашей советской науки в области физиологии растений.

В подготовке книги к печати большую помощь редакционной коллегии оказали ученики и бывшие сотрудники автора — С. С. Баславская, М. Г. Зайцева, М. М. Тюрина, Ю. Л. Цельникер и М. Б. Штернберг. Большое содействие изданию монографии Д. А. Сабинина оказал доктор географических наук И. Д. Папанин.

Редакционная коллегия

Глава первая

ОРГАНИЗАЦИЯ ПРОТОПЛАСТА РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Настоящий раздел является самой молодой отраслью физиологии растений. Фитофизиология недавнего прошлого не знала учения об организации протопласта, о протоплазматических структурах, а сейчас это учение является основой важнейших отраслей физиологии. Долгое время при изучении жизненных процессов приходилось довольствоваться только теми сведениями о живом субстрате, которые доставляли микроскопические наблюдения. Но именно в области вопросов структуры протоплазмы микроскопическое наблюдение оказывалось очень мало пригодным средством исследования. Это нашло свое выражение в том, что выдающийся французский цитолог Гильермон писал о ней в 1932 г. почти так же, как и за 100 лет до него Дюжарден, установивший понятие протоплазмы. Подводя итоги 100-летнего изучения протоплазмы, Гильермон говорил: «Цитоплазма коллоидна, гомогенна, прозрачна, оптически пуста» (Guilliermond, 1932, стр. 463).

Это высказывание может быть выражено так: для микроскопического наблюдения протоплазма морфологически пуста. Она остается морфологически пустой, лишенной видимых структурных образований и при наблюдениях в темном поле зрения, при ультрамикроскопическом изучении¹. Оптические методы исследования делают доступным нашему наблюдению лишь сравнительно крупные структурные компоненты клетки, как ядра, хромосомы, пластыды, митохондрии. Сейчас мы знаем, что существует

¹ Пионером ультрамикроскопического изучения протоплазмы был Н. М. Гайдуков. Начав свои исследования в 1906 г., он изложил результаты своих работ в статье, опубликованной в 1912 г. Он первый приложил понятия и представления коллоидной химии к изучению свойств протоплазмы. Ему удалось установить гетерогенность плазмы растительных клеток.

Противоречивость результатов многих работ и основанных на них представлений о строении плазмы Н. М. Гайдуков (1929) объяснял большой сложностью и изменчивостью состояния плазмы не только у разных, но даже у одного и того же объекта.

Несмотря на большое значение исследований плазмы в темном поле зрения, как Н. М. Гайдукову, так и всем, работавшим этим методом позднее, удалось установить существование лишь сравнительно крупных образований в плазме. Большая гидрофильность коллоидов плазмы не позволяет обнаружить как более мелких структурных компонентов ее, так и изменений структуры, происходящих в живой клетке.

[Гайдуков Н. М.] Gaidukov N. 1906. Weitere Untersuchungen mit Hilfe des Ultramikroskopes nach Siedentopf. Ber. deutsch. bot. Ges., B. XXIV; Гайдуков Н. М. 1912. Ультрамикроскопические исследования. Тр. Имп. СПб. Об-ва естествоисп., т. 43, № 3; [Гайдуков Н. М.] Gaidukov N. 1929. Das Protoplasma als dynamischer Begriff. Protoplasma, B. 6. *Прим. ред.*

целый мир протоплазматических структурных образований, лежащих по своей величине между отдельными молекулами веществ, входящих в состав протоплазмы, и микроскопическими форменными образованиями клетки. Это мир субмикроскопических структурных элементов живых клеток, лишь недавно ставший доступным нашему исследованию.

Среди субмикроскопических структурных образований клетки мы находим системы сравнительно устойчивые по величине, свойствам и химическому составу. Но, быть может, особенно характерными и важными для жизнедеятельности клетки являются субмикроскопические структуры, отличающиеся лабильностью, непостоянством состава и эфемерностью. Именно этими чертами субмикроскопических структур протоплазмы определяются фундаментальные свойства живого организма — его раздражимость, чувствительность к внешним воздействиям, быстрые и глубокие изменения при прохождении жизненного цикла. Изучение организации протопласта растительной клетки ознакомит нас с основными чертами этих структур, их возникновением и изменениями в процессе жизнедеятельности организма.

Это изучение протоплазматических структур и сейчас еще представляет немалые трудности. Они обусловлены не только специфическими затруднениями, возникающими вообще при работах с живыми организмами, но и неразработанностью вопросов, связанных с проблемой структурообразования в неживых коллоидных средах. Классические представления коллоидной химии складывались на основе изучения коллоидных растворов лиофобных и, в частности, гидрофобных коллоидов. Эти представления нуждаются в весьма существенных изменениях при перенесении их на гидрофильные коллоиды. Но коллоидные системы, изучаемые физиологами, — это системы гидрофильных коллоидов при высоких концентрациях коллоидно-растворенных веществ. Коллоидная химия нашего времени лишь намечает пути для изучения систем подобного рода точными физико-химическими методами.

Поэтому биолог, берясь за решение вопросов, возникающих при изучении протоплазматических структур, не может опираться на надежную основу коллоидно-химических закономерностей, установленных применительно к неживой среде. В данном случае, как это имело и имеет место при разработке ряда физиологических проблем, биологу приходится самому освещать себе путь в неразработанных еще областях физики и химии. Так было почти сто лет назад, когда ботаник Негели создал понятие «мицелла», вошедшее через полвека в коллоидную химию и сохранившееся до наших дней. Так было и при разработке фитофизиологом Дево учения о пограничных мономолекулярных пленках, ставшего сейчас одним из важных разделов коллоидной химии. Так и в настоящее время ряд представлений, создаваемых биологами при изучении протоплазматических структур, быть может, намечает пути развития коллоидной химии будущего.

1. РАСЧЛЕНЕНИЕ ТОЛЩИ ПРОТОПЛАСТА

Основой учения об организации протопласта растительной клетки является представление о расчленении протоплазматической толщи на образования, различные по своим свойствам. Для некоторых организмов уже простое микроскопическое наблюдение позволяет заключить о наличии различных зон в протоплазме: периферической, свободной от включений — эктоплазмы и внутренней, содержащей включения — эндоплазмы. Толща протоплазмы типичной вакуолизированной расти-

тельной клетки представляется при микроскопическом наблюдении однородной. Однако различными способами мы можем убедиться в возможности расчленить внешне однообразную толщу протоплазмы на три части: наружную — плазмалемму, внутреннюю — тонопласт и залегающую между ними — мезоплазму.

Самым простым и исторически первым способом, позволившим установить наличие особых зон в протоплазме, было применение методов изоляции протоплазматических образований. Оно было впервые осуществ-

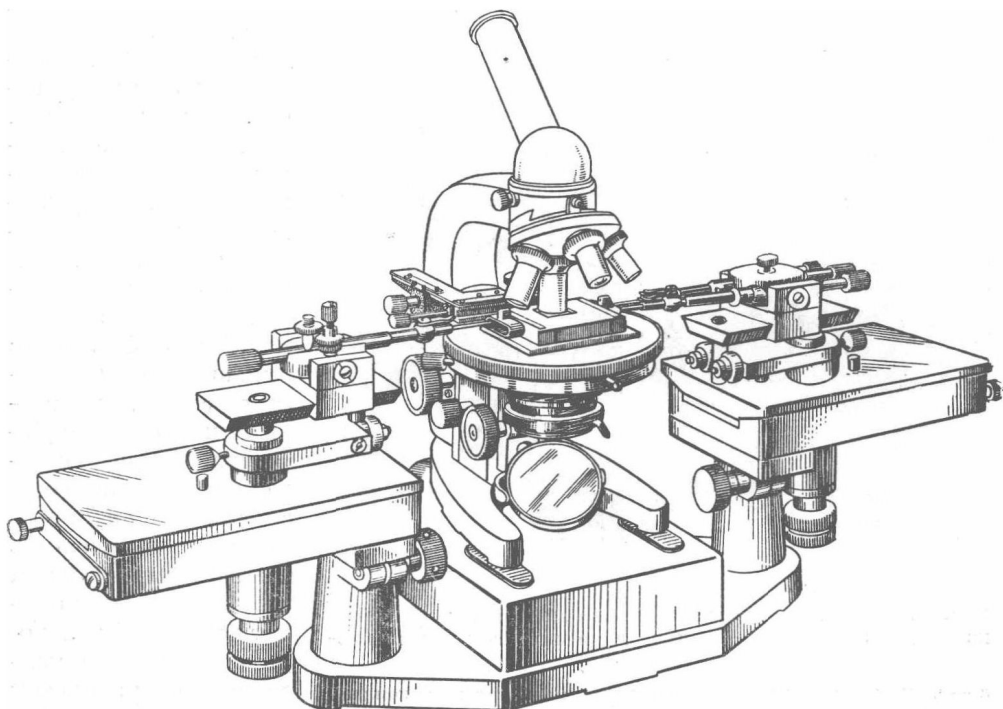


Рис. 1. Микроманипулятор системы ММ-1.

влено Де-Фризом (De Vries, 1885) путем плазмолиза клеток эпидермиса чешуй лука в крепком растворе KNO_3 с добавлением эозина. В этой среде происходило быстрое разрушение плазмолизированного протопласта за исключением плазматического слоя, одевающего центральную вакуоль. Это образование, названное Де-Фризом «тонопласт», сохранялось днями и даже неделями. При изменении осмотического давления наружного раствора тонопласт изменял свой объем, подобно тому как это происходит с целым протопластом¹.

Значительно позже, когда в двадцатых годах нашего века развилась техника микроургических операций, т. е. клеточной хирургии, открылась возможность более полно изучить свойства тонопласта, а также установить наличие плазмалеммы и мезоплазмы. Прибором, позволившим осуществить ряд изумительных по тонкости операций, строго локализованных воздействий на протопласт, явился микроманипулятор (рис. 1). Это

¹ Н. М. Гайдуков (1929) указывает, что, благодаря различию в структуре и дифференциации, вся толща плазмы и ее наружный слой кажутся окрашенными в разные цвета. *Прим. ред.*

дополнительное приспособление к столику обыкновенного микроскопа, позволяющее в поле зрения микроскопа даже при большом увеличении делать точные микрометрические движения инструментами, укрепляемыми в соответствующих держателях. В качестве таких инструментов экспериментатор пользуется нужными ему орудиями — тонкими стеклянными иглами, капиллярами, небольшими острыми пластинками, прикрепленными к стеклянным иглам и т. п. Характер операции определяет размер и тонкость таких орудий. Нетрудно заключить, что для таких опытов, как, например, удаление хромосом из ядер материнских клеток

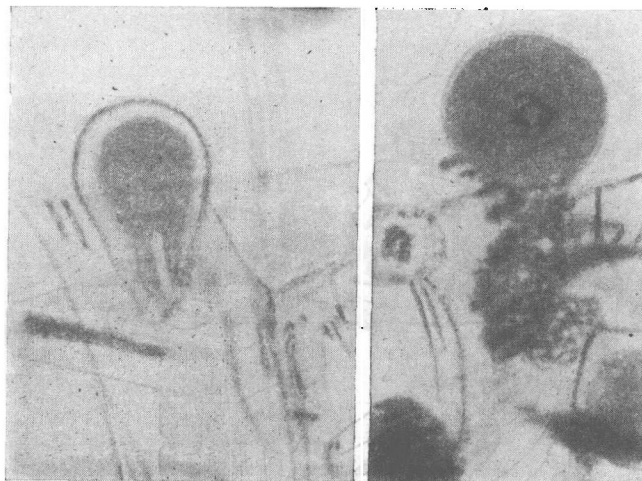


Рис. 2. Выталкивание плазмолизированного тонопласта из клетки эпидермиса чешуи лука при помощи микропипетки (слева)

а — часть тонопласта вышла из клетки; б — тот же тонопласт, вытолкнутый полностью и лежащий у края среза.

Видна разрушенная мезоплазма
(из Чемберса и Гефлера)

живыми образованиями, быстро подвергавшимися разрушению при неосторожном резком прикосновении к ним иглой микроманипулятора.

Стенка тонопласта обладает растяжимостью, она эластична, и при осторожном нажатии на тонопласт иглой микроманипулятора образуется углубление, расправляющееся после удаления иглы. При осторожном медленном нажатии иглы микроманипулятора на тонопласт с окрашенным содержимым стенка тонопласта следует за острием иглы. В конце своего движения через вакуоль игла оказывается одетой как бы трубчатым футляром и проходит через вакуоль насквозь, не вызывая вытекания окрашенного клеточного сока. Ниже дана иллюстрация из работы Плауэ (Plowe, 1931), позволяющая составить представление о замечательных особенностях тонопласта (рис. 3). Очевидно возможность проткнуть насквозь вакуоль без видимого нарушения целостности тонопласта свидетельствует не только о высокой эластичности, но и о способности новообразования стенки тонопласта в месте медленной деформации.

¹ Здесь под тонопластом понимается вакуоль с окружающим ее пограничным слоем плазмы. *Прим. ред.*

пыльцы, необходима достаточная миниатюрность микрохирургических инструментов.

Применение микроманипулятора позволило непосредственно изучить свойства тонопласта. Для этого были использованы клетки эпидермиса чешуи лука с окрашенным клеточным соком, в которых по способу Де-Фриза после разрушения наружного и средних слоев протопласта изолировались тонопласты¹. Затем при помощи микропипетки стружкой воды тонопласты выталкивались из клеток с перерезанными оболочками (рис. 2). Тонопласты оказались

Иллюстрируемое приведенным рисунком поразительное явление пронизывания вакуоли иглой микроманипулятора без образования отверстия в тонопласте находит себе объяснение в свойствах пограничных слоев несмешивающихся жидкостей. Ниже мы остановимся подробнее на рассмотрении этих пограничных образований, а сейчас ознакомимся с фактами, доказывающими реальное существование границы между тонопластом и мезоплазмой в неповрежденной клетке. Оно устанавливается путем наблюдений над распространением веществ, искусственно вводимых в мезоплазму.

Так, пользуясь микроманипулятором, при помощи микропипетки

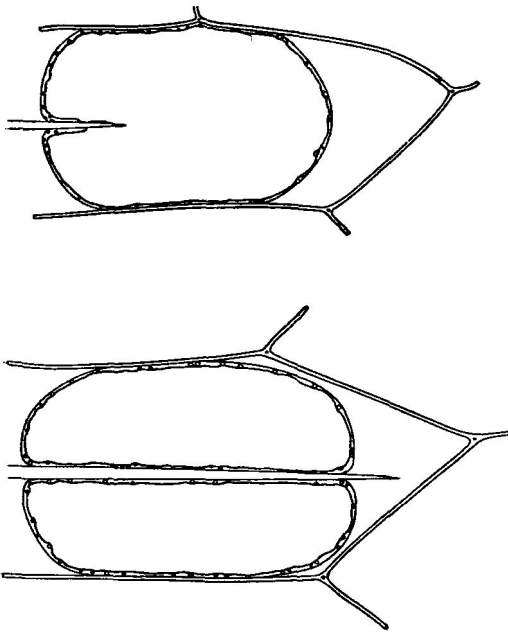


Рис. 3. Пронизывание вакуоли иглой микроманипулятора (из Плауе)

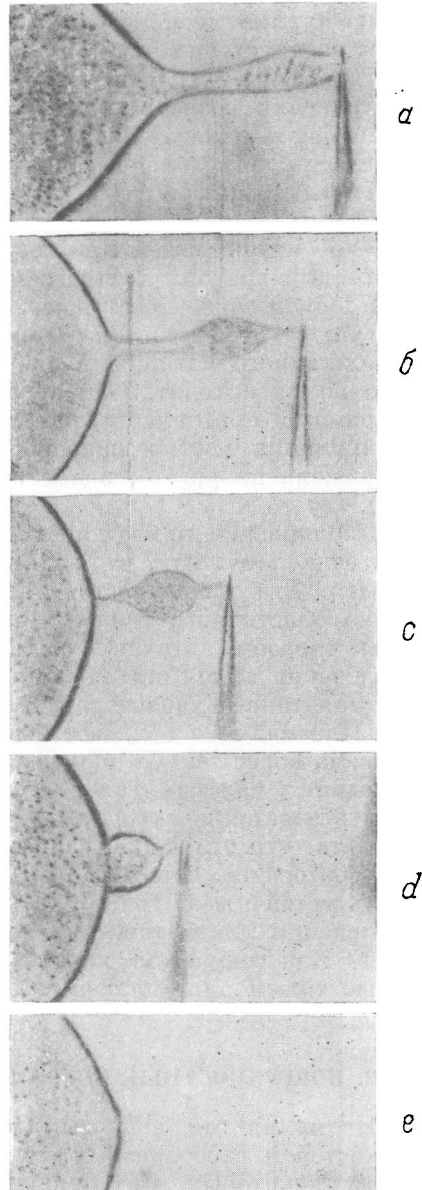


Рис. 4. Растягивание тяжей протоплазмы иглой микроманипулятора
а — тяж протоплазмы, оттянутый иглой микроманипулятора с поверхности яйца морской звезды; б, с — местное утолщение тяжа, образующееся при приближении иглы к поверхности протопласта; d и e — слияние вытянутого тяжа с плазмой яйца (из Чемберса)

можно вводить растворы неядовитых красок в мезоплазму. Они быстро растекаются в толще мезоплазмы, но не проникают ни в клеточный сок, ни в наружный раствор, окружающий клетку. Наблюдение за клетками,

подвергнутыми подобного рода воздействию, позволяет отметить, как в своем распространении по мезоплазме краска наталкивается на невидимые преграды. С внутренней стороны мезоплазмы такую границу пространства создает тонопласт, с наружной — плазмалемма.

Хорошим доказательством наличия заметных различий субмикроскопически тонкого периферического слоя протопласта и внутренних слоев плазмы служат опыты по искусственной деформации протопластов. Если прикоснуться тонкой иглой микроманипулятора к поверхности протопласта, то можно затем при осторожном отодвигании иглы оттянуть за ней тонкий протоплазматический тяж. Диаметр этого тяжа столь мал, что такое образование, состоящее из какой-либо обыкновенной жидкости, было бы неустойчиво. Оно неминуемо распалось бы под действием сил поверхностного натяжения на отдельные капельки. Но в данном случае этого не происходит. Однако стоит вновь немного приблизить иглу к поверхности протопласта, как возникает неравномерное утолщение тяжа и появляется местное шарообразное вздутие. Картина подобного рода изображена на рис. 4, заимствованном из работы Чемберса (Chambers, 1938).

Истолкование приведенных наблюдений оказывается совершенно ясным, если допустить, что оттягиваемый протоплазматический тяж неоднороден. Его толща состоит из двух слоев — наружного, устойчивого, сильно эластичного и внутреннего — подвижного и мало эластичного. Таким образом, этот опыт Чемберса не только позволяет заключить о расчленении толщи плазмы на плазмалемму и мезоплазму, но и составить представление о характере различий физических свойств этих образований. Плазмалемма обладает большей связностью и эластичностью, а мезоплазма более текуча и менее эластична. Делая эти заключения на основании простых опытов, позволяющих экспериментатору почти осязать эластичность протоплазматических образований, мы не должны забывать, что эти образования являются жидкими. Это заставляет поставить совершенно естественный вопрос: как могут в жидкой среде существовать устойчивые границы слоев, подобные допускаемым нами при расчленении плазматической толщи на плазмалемму, мезоплазму и тонопласт? Как совместимо жидкое состояние протоплазмы с высокой эластичностью тяжей протоплазмы?

2. ПОВЕРХНОСТНЫЕ ПОГРАНИЧНЫЕ ПЛЕНКИ В НЕЖИВЫХ СРЕДАХ

Ответы на эти вопросы дает изучение свойств пограничных слоев жидкостей и своеобразных структур, возникающих в коллоидных растворах некоторых высокомолекулярных соединений. Объяснение некоторых особенностей, встречаемых нами у тонопласта и плазмалеммы, мы найдем в представлениях об особом состоянии вещества, свойственном пограничным слоям жидкостей. Выдающаяся роль в создании учения о пограничных пленках на поверхности жидкостей, в разработке методов изучения этих образований принадлежит французскому ботанику Дево (Devaux, 1932).

Методика его экспериментов отличалась простотой и остроумием, а выводы — последовательностью и смелостью. Дево начал с наблюдения за движением по поверхности воды игрушечного кораблика из фольги с помещенным на него кусочком камфоры (рис. 5). Камфора легко сублимируется и осаждается затем на поверхности воды. Поверхностное натяжение участков водной поверхности, покрытых молекулами камфоры,

меньше, чем чистой водной поверхности. Поэтому кораблик, несущий кусочек камфоры, приходит в движение и движется до тех пор, пока не израсходуется запас камфоры или пока его не остановит какая-нибудь преграда.

Оказалось, что такую преграду могут создавать многие вещества, распространяющиеся по поверхности воды в виде совершенно незаметных тончайших пленок. Для обнаружения границы этих пленок Дево в качестве индикатора, помимо кораблика с камфорой, пользовался спорами плауна, перемещавшимися по поверхности под влиянием легкого дуновения, или тонким порошком талька. Эти мелкие легкие тела скользили по поверхности и останавливались у невидимой границы, создаваемой веществом, образующим поверхностную пограничную пленку.

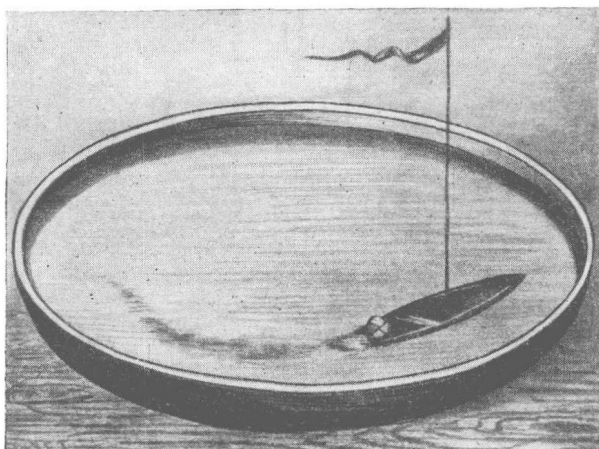


Рис. 5. Движение кораблика из фольги с помещенным на него кусочком камфоры
(из Дево)

Для получения тончайших пленок, покрывавших большую поверхность, Дево пользовался, например, слабым раствором олеиновой кислоты в бензине. Капля этого раствора, падая на воду, быстро растекалась по поверхности, бензин испарялся, а олеиновая кислота оставалась на поверхности воды, образуя невидимый тонкий слой. У границы этого слоя останавливался кораблик с камфорой, скоплялись двигавшиеся кристаллики талька или споры плауна.

Зная вес олеиновой кислоты, находившейся в капле бензина, и величину поверхности, занятую этим веществом после испарения бензина, Дево мог легко рассчитать толщину образовавшейся пленки. Оказалось, что для олеиновой кислоты и ряда других соединений толщина пленок составляла всего 10—20 Å, т. е. равнялась размерам молекул этих веществ. Отсюда был сделан важный вывод о способности разнообразных веществ существовать в виде мономолекулярных пленок. Эти пленки оказались устойчивыми эластичными образованиями, характеризовавшимися определенной ориентировкой молекул и довольно узкими пределами, в которых могло изменяться расстояние между молекулами. Так биологом Дево было положено начало учению об особом двухмерном состоянии материи.