

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

С. М. ИВАНОВ

**АКТИВНОСТЬ РОСТОВЫХ ПРОЦЕССОВ — ОСНОВНОЙ ФАКТОР  
МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТИ ЦИТРУСОВЫХ РАСТЕНИЙ**

*(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 25 XII 1938)*

Основными факторами морозоустойчивости растений принято считать, с одной стороны, наличие в клетках растворимых углеводов и других осмотически активных веществ<sup>(7, 6, 1, 15, 16)</sup> и, с другой, высокую водоудерживающую способность коллоидов плазмы<sup>(1, 10, 9)</sup>.

Накопление растворимых углеводов и повышение водоудерживающей способности коллоидов плазмы происходит в процессе закаливания растений. Со способностью к закаливанию связывается степень морозостойкости различных видов и сортов растений.

В последнее время процесс закаливания представляют состоящим из двух фаз. Первая фаза закаливания проходит на свету при положительных температурах, близких к 0°, и обуславливается накоплением растворимых углеводов; вторая фаза — при отрицательных температурах, не вызывающих повреждения растений. Необходимым условием прохождения второй фазы закаливания является накопление достаточного количества сахаров, т. е. прохождение первой фазы процесса. Предполагают, что под влиянием обезвоживания, вызываемого слабым замерзанием, происходят изменения коллоидов плазмы, способствующие повышению морозоустойчивости растений<sup>(18)</sup>.

Существующее представление о причинах морозоустойчивости растений значительно освещает вопрос, но еще далеко стоит от объективного его объяснения. Вследствие этого многочисленные попытки косвенного определения морозоустойчивости, предпринятые на основе представления о внутренних факторах, обуславливающих ее, оканчивались неудачей<sup>(8, 14, 2)</sup>. По той же причине отсутствуют пути активного управления морозоустойчивостью растений, могущие удовлетворить требования практики.

Поэтому, имея задачей разработку путей повышения морозоустойчивости цитрусовых растений, мы начали исследование с выяснения вопроса о причинах, обуславливающих различную устойчивость растений к низким температурам.

На основе собственных наблюдений и ряда фактов, освещенных в литературе, мы нашли возможным высказать предположение, что основная причина морозоустойчивости растений кроется в способности плазмы клеток противостоять коагулирующему действию низкой температуры, а не в защитной роли специфических веществ и не в количестве и состоянии воды, находящейся в растении. Мы допускаем при этом, что устойчивость плазмы к вредному действию мороза находится в обратной зависимости от

активности роста растений и связанной с ним функциональной деятельности клеток.

Чтобы проверить правильность такого предположения, в 1937/1938 г. был проведен ряд опытов с цитрусовыми культурами. Выяснялась связь морозоустойчивости с активностью ростовых процессов и содержанием сахаров и воды в растениях различных культур и сортов. Изучалась способность цитрусовых растений к закаливанию и выяснялся характер изменения состояния растений в связи с повышением морозоустойчивости в процессе закаливания. Определялась устойчивость коллоидов плазмы к коагулирующему действию низкой температуры в соке листьев, имеющих различную морозоустойчивость. В настоящем сообщении за краткостью места приводим некоторые из этих опытов, подтверждающие основные выводы, сделанные из проведенного исследования.

В этих опытах морозоустойчивость растений определялась замораживанием их в охлаждаемых камерах. Активность ростовых процессов устанавливалась по количеству содержащегося в растениях глутатиона. Исходя из физиологической роли глутатиона, количество его в растении было принято в качестве показателя активности роста и связанной с ним функциональной деятельности клеток. Известно, что глутатион является естественным активатором клеточного деления, дифференциации клеток и роста. Там, где наиболее активно идут ростовые процессы, всегда содержится большее количество глутатиона<sup>(4,5)</sup>. Кроме того физиологическая роль глутатиона заключается в регулировании ряда ферментативных процессов, т. е. в регулировании направления процессов обмена веществ в клетке<sup>(13)</sup>.

Определение количества глутатиона проводилось по методу Woodward and Fry<sup>(12)</sup>, несколько измененному в применении к растительным объектам. Учитывалась только редуцированная, наиболее активная форма его.

В феврале проведено определение морозоустойчивости веток мандарина Уншиу, имеющих заведомо различное состояние роста. Одновременно учитывалось содержание глутатиона и сахаров. Для этой цели были взяты двухлетние и десятилетние растения; первые имели более активный рост, чем вторые. С этих растений брались части веток весеннего прироста, ветки летнего прироста, невозобновившие осенью роста, и ветки осеннего прироста. В зависимости от возраста веток они имели различную активность ростовых процессов. Глутатион определялся в лубе и листьях сравниваемых веток и растений. Полученные результаты показали, что в соответствии с большей активностью ростовых процессов увеличивается и количество редуцированного глутатиона (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Возраст растений	Возраст веток	Восстановленный глутатион в мг на 1 г		% повреждения веток		Количество углеводов в % на абсолютно сухой вес							
		Луб	Листья	при -9°	при -10°	Ветки			Листья				
						моно-сахара	ди-сахара	сумма сахаров	моно-сахара	ди-сахара	сумма сахаров		
10 лет	Весенний прирост . . .	0.1452	0.6819	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Летний прирост . . .	0.1679	0.7666	15	19	2.33	5.27	7.88	3.15	5.67	9.12		
	Осенний прирост . . .	0.1979	0.9747	65	100	4.47	6.25	11.05	5.69	5.24	11.21		
2 года	Весенний прирост . . .	0.1856	0.7626	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Летний прирост . . .	0.1896	0.7949	50	52	2.03	6.95	9.35	2.05	7.39	9.83		
	Осенний прирост . . .	0.2421	1.3234	88	100	4.85	6.28	11.47	6.35	6.03	12.70		

Ветки двухлетнего растения содержали больше глутатиона, чем соответствующие по возрасту ветки десятилетнего растения; ветки осеннего прироста—больше, чем ветки летнего.

Определение морозоустойчивости веток показало наличие связи ее с содержанием глутатиона. Чем больше содержится глутатиона, следовательно, чем активнее идут ростовые процессы, тем меньше морозоустойчивость веток. Связь морозоустойчивости с содержанием сахаров в данном случае не обнаружена.

Опытом, проведенным 4 III 1938 г. с растениями лимона, апельсина и мандарина Уншиу, установлено, что у различных видов цитрусовых растений также отмечена обратная связь морозоустойчивости с количеством редуцированного глутатиона, связь же морозоустойчивости с содержанием сахаров и воды отсутствует (табл. 2).

Таблица 2

Название культуры	% повреждения при $-8^{\circ}$		Восстановленный глутатион				Сумма сахаров в % на абс. сухой вес		% воды в листьях
	ветки	листья	Луб		Листья		ветки	листья	
			мг на 1 г	%	мг на 1 г	%			
Мандарин Уншиу . . . . .	0	18	0.1574	100	0.6537	100	8.36	12.37	56.6
Апельсин . . . . .	8	55	0.1775	113	0.8796	134	8.64	8.73	61.7
Лимон . . . . .	60	100	0.2179	139	1.1540	176	7.27	10.99	60.8

Наиболее морозостойким является мандарин; при  $-8^{\circ}$  ветки его совершенно не были повреждены, листьев погибло 18%. У апельсина ветки повреждены в этих условиях на 8%, а листья—на 55%; у лимона ветки погибли на 60%, а листья на 100%. В соответствии с этим наименьшее количество глутатиона отмечено в лубе (0.1574 мг) и затем в листьях (0.6537 мг) мандарина. У апельсина, имеющего меньшую морозоустойчивость, чем мандарин, глутатиона содержится больше на 13% в лубе и на 34% в листьях. Лимон, имеющий более слабую морозоустойчивость, содержит еще большее количество глутатиона, превышающее таковое у мандарина на 39% в лубе и на 76% в листьях.

Содержание сахаров в ветках и листьях не всегда соответствует морозоустойчивости сравниваемых растений.

В рассмотренном опыте сравниваемые растения имели резкие различия по степени морозоустойчивости. Но и в тех случаях, когда эти различия не столь значительны, также отмечена обратная связь степени морозоустойчивости с количеством содержащегося глутатиона, а следовательно и с активностью ростовых процессов. Связь же морозостойкости с количеством сахаров отмечена не во всех случаях.

В табл. 3 приведены результаты определения количества глутатиона и сахаров, содержащихся в растениях 3 видов мандарина, 3 сортов апельсина и 3 сортов лимона. Характеристика морозоустойчивости этих растений дана по средним результатам испытания в декабре, январе и марте. Данные о морозоустойчивости и содержании углеводов заимствованы из работы Е. С. Мороза и М. В. Котляровой, содержащей результаты исследования этих растений.

Рядом проведенных нами опытов установлено, что цитрусовые растения способны закаливаться, так же как и другие растения, вопреки существующему мнению об отсутствии такой способности у субтропических растений<sup>(11, 17)</sup>. Положительные температуры, близкие к  $0^{\circ}$ , а также и отри-

Таблица 3

Культура	Название сорта	Температура замораживания в °С	Процент повреждения	Восстановленный глутатион в мг на 1 г	Сумма сахаров
Мандарин	Шива-Микан	-10.5	35	0.6375	9.89
	Уншиу	-10.5	49	0.6940	9.35
Апельсин	Клементин	-10.5	71	0.7384	6.61
	Ананасный	-9.5	48	1.6503	9.00
	Парсон-Браун	-9.5	52	1.6987	8.04
Лимон	511	-9.5	61	1.7552	7.52
	Мейер	-7	23	1.9650	10.55
	Чаква	-7	36	2.1587	9.48
	Кузнер	-7	41	2.3968	10.65

цательные, не вызывающие повреждения, действуя на растения в течение нескольких ночей (3—8), вызывают значительное повышение их морозоустойчивости. При выяснении происходящих при этом изменений состояния растений удалось установить, что повышение морозоустойчивости связано в основном с уменьшением количества редуцированного глутатиона. Содержание воды в листьях, количество сахаров, активность каталазы и температурного коэффициента  $Q_{10}$  ее, определяемые в этих опытах, не обнаружили закономерной связи с морозоустойчивостью растений. Следовательно и в процессе закаливания повышение морозоустойчивости растений связано с уменьшением активности ростовых процессов, вернее, с уменьшением активности функциональной деятельности клеток, связанной с процессами роста. В качестве примера в табл. 4 приведены результаты опыта закаливания растений лимона при положительных температурах. Подобные же результаты получены в опытах по закаливанию растений при отрицательных температурах с различной степенью прохождения первой фазы закаливания.

Таблица 4

Условия закаливания	% мертвых веток	% мертвых листьев	Восстановленный глутатион		Сумма сахаров	$Q_{10}$	% воды в листьях
			в мг на 1 г листьев	в %			
Незакаленные . . . . .	86	100	1.2346	100	9.30	2.14	63.2
-6° С в течение 8 ночей	32	98	1.1984	96	8.21	2.21	62.1
+2° С в течение 8 ночей	6	70	0.8402	68	12.03	2.36	63.4

Однородность изменения состояния растений в процессе первой и второй фазы закаливания заставляет допускать, что деление процесса закаливания на два, хотя и связанных, но принципиально различных этапа не является объективным. Повидимому в основном это один и тот же процесс торможения функциональной деятельности клеток, связанный с ростом, различающийся лишь количественно в зависимости от того, проходит он при положительных или отрицательных температурах.

Чтобы убедиться в правильности предположения, что с изменением активности роста меняется и устойчивость плазмы, проведен ряд опытов, в которых определялась устойчивость коллоидов сока, который был выжат из растертых листьев, имеющих различную активность ростовых процессов, а также из листьев закаленных и незакаленных растений. Чтобы избежать влияния различий в содержании защитных веществ на устой-

чивость коллоидов, осмотические свойства сока сравниваемых образцов менялись путем различной степени размельчения листьев перед отжатием сока, подсушиванием и разбавлением сока, а также добавлением осмотически активных веществ. Устойчивость коллоидов определялась путем замораживания сока и действием электролитов.

Установлено, что коллоиды сока из листьев с большей активностью ростовых процессов имеют резко сниженную устойчивость по сравнению с коллоидами из листьев с ослабленным ростом. Так например, сравнивая листья помпельмуса летнего и осеннего прироста отмечено, что первые содержали глутаттон в количестве 0.7868 мг на 1 г, вторые—1.7471. Замораживание сока, полученного из этих листьев, при  $-6^{\circ}$  показало, что независимо от концентрации осмотически активных веществ коллоиды сока из летних листьев не претерпевали заметных изменений, в то время как коллоиды второго образца почти полностью выпадали в осадок.

Таким образом на основании полученных результатов представляется возможным сделать следующие выводы:

1. Основной причиной, определяющей морозостойкость цитрусовых растений, является способность плазмы противостоять коагулирующему действию низкой температуры.

2. Устойчивость плазмы находится в обратной зависимости от активности роста и связанной с ним функциональной деятельности клеток.

3. Количество редуцированного глутатиона, характеризующее активность ростовых процессов, может служить косвенным показателем относительной морозостойкости растений.

Очевидно, вскрытая зависимость морозостойкости цитрусовых от активности ростовых процессов также имеет место и у других растений.

Филиал Всесоюзного научно-исследовательского института чая и субтропических культур.  
Сухуми.

Поступило  
15 XI 1938.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> A. Å s k e r m a n n, Berlingska Boktryckeriet. Lund. 1 (1927). <sup>2</sup> S. D e x t e r, Plant Physiol., 9, № 3—4 (1934); 10, № 1—2 (1935). <sup>3</sup> R. H a r v e y, Journ. of Agric. Res., 15, № 2 (1918). <sup>4</sup> F. H a m m e t t, Protoplasma, VII, H. 3 (1929). <sup>5</sup> D. H a m m e t t and F. H a m m e t t, Protoplasma, 15, H. 1 (1932). <sup>6</sup> B. L i d f o r s s, Lundus Universitäs. Årsskrift, N. F-2, Afd. 2, № 13 (1907). <sup>7</sup> H. M ü l l e r - T h u r g a u, Landw. Jahrb., II (1882). <sup>8</sup> J. M a r t i n, Journ. of Agric. Res., 35, (1927). <sup>9</sup> R. N e w t o n, Journ. of Agric. Sci., 12 (1922), 14 (1924). <sup>10</sup> J. R o s a, Agric. Exp. Sta., Res. Bull., 48 (1921). <sup>11</sup> A. R e i n, ZS. f. Naturwis., 80 (1908). <sup>12</sup> G. W o o d w a r d a. E. F r y, Journ. Biol. Chemistry, XC VII, № 2 (1932). <sup>13</sup> W a l d s c h m i d t - L e i t z, S c h a r i k o v a u. S c h ä f f h e r, Zt. physiol. Chem., 214:75 (1933). <sup>14</sup> С. И в а н о в, Тр. прикл. бот., ген. и сел., XXVII, № 5 (1931). <sup>15</sup> Н. М а к с и м о в, Тр. спб. о-ва естеств., отд. Бот., 37 (1908). <sup>16</sup> Н. М а к с и м о в, Изв. лесн. ин-та, 25 (1913). <sup>17</sup> И. Т у м а н о в, Зимостойкость растений (1931). <sup>18</sup> И. Т у м а н о в, Теор. основы селекции, 1 (1935).