

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

П. А. ГЕНКЕЛЬ и Е. З. ОКНИНА

**О СОСТОЯНИИ ПОКОЯ У РАСТЕНИЙ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 22 VII 1948)

Состояние покоя у растений давно уже привлекает к себе внимание исследователей, но до сих пор вопрос не может считаться удовлетворительно разрешенным. В то же время состояние покоя представляет для исследователя не только чисто теоретический интерес, но и большое практическое значение<sup>(7)</sup>. Большинство авторов сосредотачивало свое внимание на вопросах выведения растений из состояния покоя, особенно в садоводстве<sup>(8)</sup>. В последнее время начал проявляться интерес и к способам продления пребывания растения в покое, что имеет особенно большое значение для зимнего хранения картофеля и других овощей. Однако проблема покоя имеет, с нашей точки зрения, еще большее практическое значение, так как с этим состоянием связана способность растения переносить отрицательные температуры зимой, т. е. от состояния покоя в значительной мере зависит и холодостойкость растения.

В своей работе мы обратили главное внимание на состояние протопласта растения во время прохождения покоя. Наше исследование продолжалось в течение нескольких последних лет, в настоящем своем сообщении мы излагаем только краткие результаты работы.

Объектами исследований являлись: семена различных растений, хвоя ряда хвойных, почки, стебли, корни ряда плодовых культур и дикорастущих древесных пород, озимые злаки, луковицы обыкновенного лука и, наконец, корневые каучуконосы и картофель.

Изучение состояния покоя привело нас к выводу о наличии двух процессов в покое растения. Первый из этих процессов мы назвали эмбрионным, а второй — процессом обособления протоплазмы.

Прежде всего познакомимся с тем, что представляет собой эмбрионный процесс. В литературе давно уже имелись указания, что состояние покоя является процессом, биологически необходимым для растения. Растения, не прошедшие покоя при низкой температуре, ведут себя ненормально, отставая в росте. Лучше всего это можно наблюдать при так называемой стратификации семян. Известно, что можно прорастить семена плодовых культур (яблоня, груша, вишня) без стратификации, снявши покровы семян<sup>(9)</sup>, но выросшие растения, как это удалось показать Е. З. Окниной, дают ненормальный карликовый рост.

Таким образом оказывается, что для нормального роста ряда растений совершенно необходимо прохождение покоя (стратификации). Очевидно, во время стратификации происходят весьма активные процессы предэмбрионального роста, так как под эмбриональным ростом понимают фазу деления клеток.

Прохождение активных процессов во время покоя говорит о большой условности самого термина, но, так как он широко уже вошел в научный обиход, мы не считаем целесообразным заменять его ка-

ким-либо иным. В то же время мы хотели бы подчеркнуть, что активное прохождение ряда биохимических процессов во время покоя еще ничего не говорит об интенсивности протекания этих процессов. По имеющимся данным (5), можно, наоборот, констатировать весьма малую интенсивность протекания физиологических процессов во время прохождения покоя.

Специально интересуясь характером эмбрионного процесса в покое, мы могли обнаружить следующие явления. Пользуясь фазово-контрастным микроскопом (3), нам удалось наблюдать в живых клетках эпидермиса чешуи обыкновенного лука, находящегося в покое, тесный контакт ядра и протоплазмы, а также образование в ядре значительного числа зерен, мигрировавших затем в протоплазму (рис. 1).

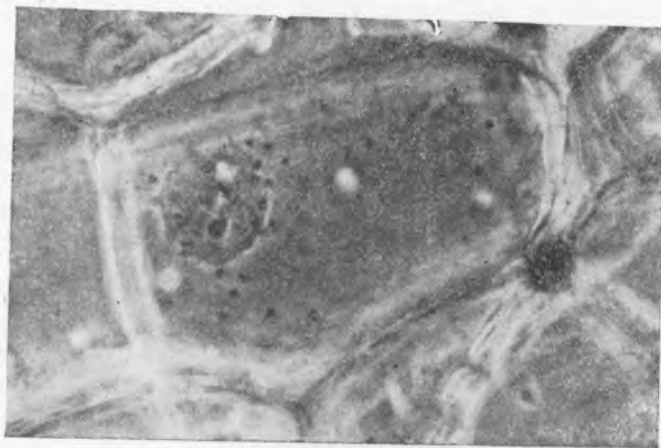


Рис. 1. Клетки эпидермиса лука в состоянии покоя

С другой стороны, Сатаровой было обнаружено, что ядра клеток глазков картофеля в состоянии покоя не дают реакции Фельгена на тимонуклеиновую кислоту. Все вышесказанное заставляет нас считать, что в состоянии покоя проходят сложные процессы, значение которых еще не совсем ясно. По гипотезе А. Н. Белозерского (1), тимонуклеиновая кислота блокирует активные группы белка.

Возникает предположение, не происходит ли в покое известная разблокировка активных групп белка, что и дает возможность клетке производить известную перестройку (омоложение). Тогда становится понятной и приуроченность этого процесса у большинства растений к пониженным температурам, так как при этих температурах все реакции проходят крайне медленно. Во всяком случае мы можем отметить наличие эмбрионного процесса во время покоя и его значение для дальнейшего роста растительного организма.

Более подробно мы изучали явление, названное нами процессом обособления протоплазмы. Оказалось, что у растений, впадающих как в зимний, так и в летний покой, протоплазма клеток претерпевает глубокие изменения. На поверхности протоплазмы начинают появляться липиды, и плазма, которая пронизывает стенки клетки и соединяет две соседние клетки друг с другом, разобщается. Таким образом протоплазма хотя и прилегает к стенкам клетки, но уже не является органически с ними связанной. В середине зимы, когда растение теряет значительные количества воды, у ряда клеток наблюдается картина, внешне напоминающая плазмолиз, т. е. отставание протоплазмы от стенки. Явление это можно наблюдать как на фиксированных, так и на живых препаратах. Вследствие наличия липидного слоя на поверхности, плазма в это время очень слабо набу-

хает в воде (<sup>2,4</sup>). На рис. 2. виден процесс обособления протоплазмы в клетках почек сирени и березы.

Для того, однако, чтобы обнаружить, прошел ли процесс обособления протоплазмы или не прошел, нет необходимости наблюдать само явление обособления. Для этого оказывается вполне достаточно произвести плазмолиз молярным раствором сахарозы. При наличии процесса обособления в клетках всегда сразу же наблюдается выпуклый плазмолиз вместо вогнутого, характерного для непокоящейся клетки. В период впадения в покой и выхода из покоя видна картина смешанного плазмолиза, т. е. в одних клетках наблюдается выпуклый, а в других — вогнутый плазмолиз. Наконец, весьма интересным подтверждением наличия процесса обособления является отсутствие плазмодесм во время покоя.

Из изложенного следует, что мы располагаем в настоящее время четырьмя прямыми доказательствами наличия процесса обособления, а именно: 1) непосредственное наблюдение обособления на живых препаратах; 2) непосредственное наблюдение фиксированных препаратов; 3) наличие выпуклого плазмолиза; 4) отсутствие плазмодесм.

Ознакомимся со значением явления обособления протоплазмы для перезимовывания растения. Как известно, одной из основных причин гибели растений от низких температур Н. А. Максимов (<sup>6</sup>) считает образование кристаллов льда в межклетниках. За истекшее после появления работы Максимова время взгляд этот был несколько изменен самим Н. А. Максимовым и И. И. Тумановым (<sup>10</sup>), так как выяснилось значение закаливания к низким температурам. Для гибели закаленных объектов оказалось необходимым, чтобы кристаллы льда образовались в самой плазме, а не в межклетниках. Полученные нами данные объясняют, почему впавшие в покой растения более устойчивы к действию кристаллов льда. Как нам уже известно, покоящиеся растения имеют обособленную протоплазму, и совершенно ясно, что кристаллы льда в межклетниках не могут ее повредить. Непокоящееся растение, где плазма тесно сочется с оболочкой клеток и принизывает оболочки насквозь при помощи плазмодесм, страдает и гибнет уже в случае образования льда в межклетниках.

О связи между морозоустойчивостью и покоем говорят наши опыты с яровизированной озимой рожью и пшеницей. Прошедшие стадию яровизации рожь и пшеница не обнаруживают обособления протоплазмы и, соответственно, полностью вымерзают зимой.

Наблюдения, проведенные в Мичуринске зимой 1947/48 г., показали, что различные сорта плодовых растений и кустарников (яблони, груши, виноград) отличаются различной степенью и глубиной процесса обособления. Легко вымерзающие растения, например некоторые сорта грецкого ореха, совершенно не обнаруживают процесса обособления. Неустойчивые растения быстро обнаруживают процесс обособления, но легко из него выходят во время оттепелей, и, наконец, устойчивые сравнительно поздно обнаруживают процесс обособления, который держится очень прочно в течение всей зимы.

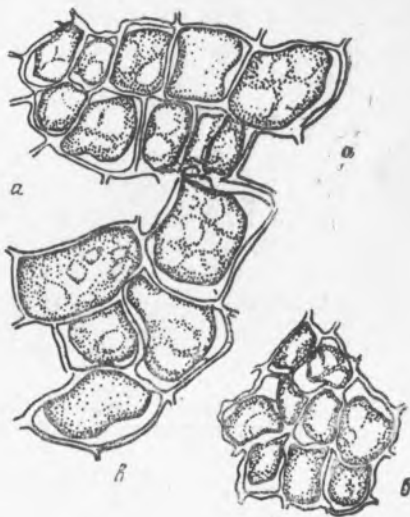


Рис. 2. Клетки почек различных растений, находящихся в состоянии покоя. а — *Syringa vulgaris* L.; б — *S. Josikaea* Jacq.; в — *Betula verrucosa* Ehr.

Как мы уже отмечали, обособленная плазма отличается малой набухаемостью в воде. Клетки в это время изолированы липоидным слоем на поверхности протоплазмы, а также, очевидно, и со стороны вакуоли. В это время даже у растений, имеющих центральную вакуоль, появляется масса мелких вакуолей, как это видно на рис. 3.

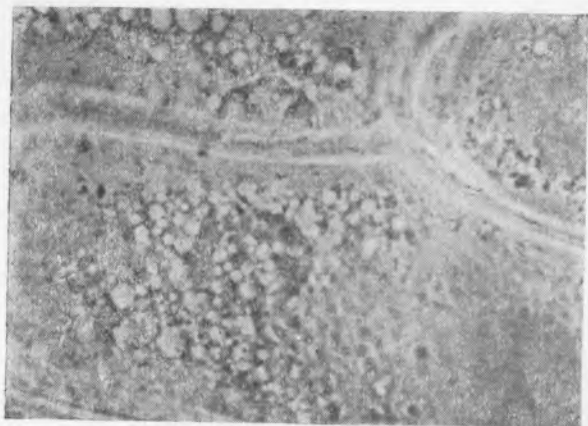


Рис. 3. Клетки эпидермиса лука в состоянии покоя. Видна вакуолизация плазмы.

Плазма в это время характеризуется значительной вязкостью и очень малой проницаемостью как для электролитов, так и для органических веществ.

Весь приведенный нами материал говорит о том, что осенью, подготавливаясь к зиме, растение становится физиологически колониальным организмом, так как клетки его разобщаются, индивидуализируются. Очевидно,

клетки растения могут перенести необходимый для них процесс обособления протоплазмы лишь при следующих условиях: 1) накопление значительных запасов питательных веществ в каждой клетке, 2) медленный расход запасов вследствие малой интенсивности физиологических процессов в этот период; 3) защита от высыхания вследствие блокировки воды липоидным слоем на поверхности протоплазмы. Из всего изложенного выше нам становится ясным биологическое значение процесса обособления протоплазмы, наблюдающегося во время зимнего и летнего покоя растений и у покоящихся семян. Процесс обособления протоплазмы обуславливает способность растения переносить без повреждения значительную потерю воды, которая наблюдается зимой, во время летнего покоя в засушливом климате и, наконец, в созревших семенах, которые, как известно, имеют плазму, находящуюся в состоянии геля. Индивидуализация клеток достигается растением в процессе длительной подготовки растения к зиме, и сущность этой обратимой адаптации мы видим в явлении обособления протоплазмы.

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

Поступило  
22 VII 1948

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> А. Н. Белозерский, Усп. совр. биол., 18, в. 1 (1944). <sup>2</sup> П. А. Генкель и Е. З. Окнина, Реф. н.-и. работ за 1944 г., отд. биол. наук АН СССР. <sup>3</sup> П. А. Генкель, Микробиология, 15, в. 6 (1946). <sup>4</sup> П. А. Генкель и Е. З. Окнина, Тр. Ин-та физ. раст., 6, в. 1 (1948). <sup>5</sup> Н. А. Максимов, Тр. СПб. об-ва естеств. (1908). <sup>6</sup> Н. А. Максимов, Изв. Лесн. ин-та, в. 25 (1913). <sup>7</sup> Н. А. Максимов, Краткий курс физиологии растений, 7-е изд., 1941. <sup>8</sup> Т. Молиш, Физиология растений как теория садоводства, 1933. <sup>9</sup> М. А. Соловьева, Плодово-овощное хоз-во, № 7 (1937). <sup>10</sup> И. И. Туманов, Физиологические основы зимостойкости культурных растений, 1940.