

П. А. ГЕНКЕЛЬ, Н. Д. ПРОНИНА

О МЕХАНИЗМЕ ЦИТОРРИЗА У МХА *MNIUM AFFINE BLANDOW*

(Представлено академиком М. Х. Чайлаханом 2 I 1973)

Изучая способность растительных клеток выносить обезвоживание, Ильин (1-3) установил значение механического воздействия на протопласт при сжатии клетки от потери воды. При падении тургора в растительной клетке цитоплазма не отходит от оболочки, объем клетки продолжает уменьшаться, а клеточная стенка деформируется, следуя за сжимающейся цитоплазмой. Таким образом, происходит не плазмолиз, а циторриз (слово «циторриз» происходит от греческих слов «цитос» — клетка и «ризос» — сморщивание). У некоторых видов мхов, например у рода *Mnium*, циторриз наблюдается не только при подсушивании, но и при действии гипертонических растворов сахарозы. В. Штруггер (4) на основании некоторых работ (5) считал, что циторриз в данном случае происходит вследствие непроницаемости клеточной целлюлозной оболочки у мхов из рода *Mnium* для сахарозы.

По нашему мнению, растение тем легче может выносить циторриз, чем более эластичной цитоплазмой оно обладает. На этом основании и был разработан специальный метод определения эластичности цитоплазмы (6), и с его помощью было показано, что у таких хорошо выносящих обезвоживание растений, как эксерофиты, имеется очень высокая эластичность цитоплазмы, а у плохо переносящих обезвоживание гемиксерофитов (7) она значительно ниже и примерно одинакова с мезофитами. Для суккулентов было отмечена сильно пониженная эластичность цитоплазмы, особенно у кактусов, и соответственно эти растения совер-

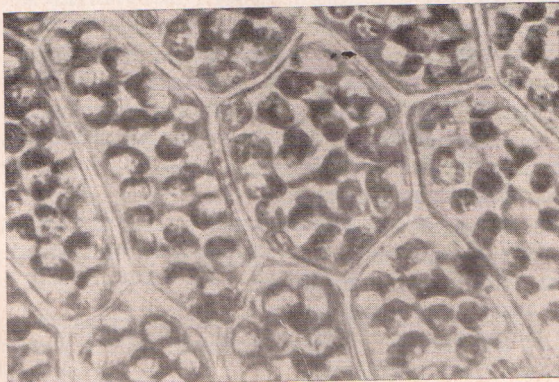


Рис. 1. Контрольные ослабленные клетки мха *Mnium affine L.*

шенно не выносят обезвоживания. В процессе своего филогенеза суккуленты приспособились запасать воду и ее медленно расходовать, а также использовать и эндогенную метаболическую воду (8).

Установлено, что более высокую эластичность цитоплазмы имеют предпесевнозакаленные растения по сравнению с контрольными, которые, как известно, отличаются повышенной засухоустойчивостью (9).

Из всего вышеизложенного следует, что эластические свойства цитоплазмы играют большую роль в способности растений выносить обезво-

живание и происходящий при этом циторриз. Культивируя в течение ряда лет мох *Mnium* в лабораторных условиях, мы натолкнулись на парадоксальный факт, которому долго не могли найти объяснения.

Растущий в лаборатории мох *Mnium* через несколько месяцев переставал обнаруживать явление циторриза, а давал типичный плазмолиз

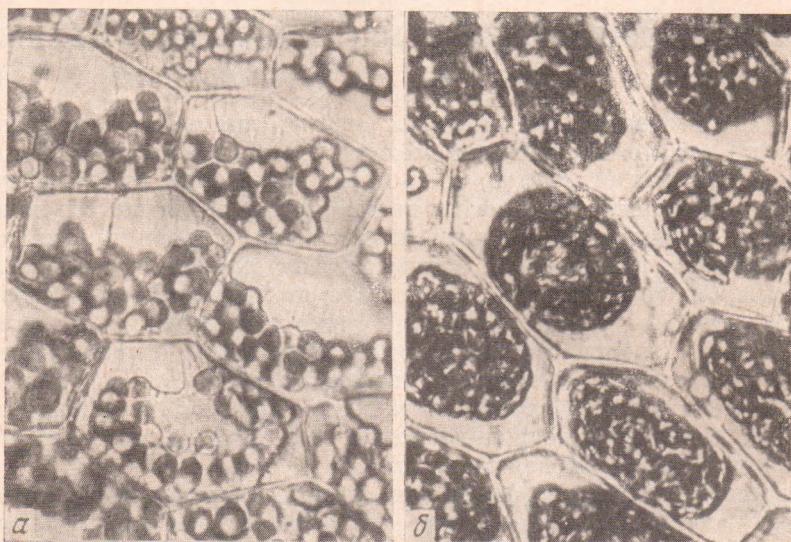


Рис. 2. Вогнутый (а) и выпуклый (б) плазмолиз в растворе сахарозы у ослабленных клеток

в растворах сахарозы. Особенно это выявилося, у мхов *Mnium* в середине и конце зимы. Обнаруженный факт привел нас к мысли, что циторриз у мхов, вызываемый действием гипертонического раствора сахарозы, связан не с непроницаемостью клеточной оболочки, как это считалось до сих пор, а с изменением проницаемости наружных мембран цитоплазмы. Точнее мы предположили, что растение способно переносить циторриз лишь при высоком уровне эластических свойств цитоплазмы. Сама же эластичность, очевидно, связана с подачей энергии к цитоплазматическим мембранам. Когда мох в течение осени и зимы ослаблен культурой в лаборатории, то эластические свойства цитоплазмы настолько снижаются, что циторриз не наступает, а сразу же возникает вогнутый плазмолиз, постепенно переходящий в выпуклый.

Для проверки данного предположения мы обрабатывали листья мха, длительное время вегетировавшего в лаборатории, натриевой солью АТФ в концентрации 0,01% в течение 30 мин. После этого действовали раствором 0,8 М сахарозы. При этом сразу же наступал циторриз, продолжавшийся в течение 16–18 мин. Затем он переходил в вогнутый плазмолиз. У растений, принесенных непосредственно перед опытом из леса, циторриз под влиянием сахарозы наступал сразу и продолжался в течение 14–15 мин. Обработка таких растений натриевой солью АТФ не давала каких-либо сдвигов в продолжительности циторриза, так как они, очевидно, обладали достаточными запасами макроэргов для поддержания эластических свойств на должном уровне. На рис. 1

Таблица 1
Влияние натриевой соли АТФ на мох *Mnium affine*, культивировавшийся в лаборатории

Содержание воды, %	Начало плазмолиза, мин.	S_x	Время циторриза, мин.	S_x
76,5	12	$\pm 0,04$	17	$\pm 0,04$
62,8	14	$\pm 0,02$	18	$\pm 0,04$
58,4	11	$\pm 0,02$	18	$\pm 0,02$
50,6	7	$\pm 0,03$	16	$\pm 0,04$

изображены контрольные клетки мха *Mnium affine*, культивировавшиеся в течение нескольких месяцев в лаборатории. На рис. 2а виден вогнутый плазмолиз в растворе сахарозы у тех же клеток. На рисунке хорошо заметны хехтовские нити. Вогнутый плазмолиз затем переходит (рис. 2б) в выпуклый. На рис. 3 представлен циторриз после выдерживания листа в натриевой соли АТФ в течение 30 мин. На рис. 4а представлен контрольный вариант в воде у мха, взятого перед опытом непосредственно из леса, а на рис. 4б — циторриз у этого же мха в растворе сахарозы без воздействия натриевой солью АТФ.

В табл. 1 показано наступление плазмолиза в растворе сахарозы по мере обезвоживания листа. Как видно из приведенных данных, плазмолиз по мере обезвоживания растения наступает быстрее. После обработки натриевой солью АТФ возникает циторриз, продолжающийся от 16 до 18 мин. Интересно отметить влияние натриевой соли АТФ на некоторые свойства цитоплазмы. Как видно из табл. 2, эластичность и вязкость цитоплазмы после обработки натриевой солью АТФ возрастают, но по мере нарастания обезвоживания падают почти вдвое. Определение вязкости цитоплазмы проводилось плазмолитическим методом, а эластичности — центрифужным (?). В обоих случаях эти свойства выражались в минутах: 1) вязкость — по времени перехода вогнутого плазмолиза в выпуклый; 2) эластичность — в количестве минут, в течение которых происходил отрыв цитоплазмы от стенок в растворе сахарозы с разностью концентрации ниже осмоотической на 0,1 М. Для контроля действия натриевой соли АТФ исследуемые растения погружались в раствор NaCl той же концентрации. В клетках этих растений циторриз отсутствовал, в них наблюдался после плазмолизования в растворе 0,8 М сахарозы вначале вогнутый, а затем выпуклый плазмолиз.

Изменение таких свойств цитоплазмы, как ее эластичность и вязкость, несомненно, подчеркивает, что наше предположение о роли цитоплазматических мембран в явлениях циторриза под влиянием гипертонических растворов сахарозы действительно имеет место.

Следовательно, для того чтобы перенести циторриз, растению действительно необходимо затратить энергию для повышения эластических



Рис. 3. Циторриз в ослабленных клетках мха после выдерживания в натриевой соли АТФ

Таблица 2

Влияние натриевой соли АТФ на некоторые свойства цитоплазмы

Эластичность протоплазмы, мин.				Вязкость протоплазмы, мин.			
конт- роль	S_x	обработка натриевой солью АТФ	S_x	конт- роль	S_x	обработка натриевой солью АТФ	S_x
18	$\pm 0,06$	24	$\pm 0,02$	38	$\pm 0,13$	46	$\pm 0,16$
14	$\pm 0,04$	19	$\pm 0,02$	36	$\pm 0,14$	42	$\pm 0,18$
12	$\pm 0,04$	19	$\pm 0,04$	27	$\pm 0,13$	42	$\pm 0,15$
6	$\pm 0,04$	12	$\pm 0,03$	21	$\pm 0,12$	29	$\pm 0,15$

свойств цитоплазмы. В частности, у мхов из рода *Mnium* воздействие раствора сахарозы связано не с клеточной оболочкой, а с наружными мембранами самой цитоплазмы и с их эластическими свойствами. Кроме того, это еще лишний раз подчеркивает, что ряд физико-химических, а по существу структурных, особенностей цитоплазмы зависит от энергетических ресурсов клеток и всего растения в целом и возможность переносить обезвоживание и циторриз связана с затратой энергии.

В связи с тем, что возрастает не только эластичность, но и вязкость цитоплазмы, можно с большой долей вероятности считать, что одновременно со способностью выносить обезвоживание увеличивается и

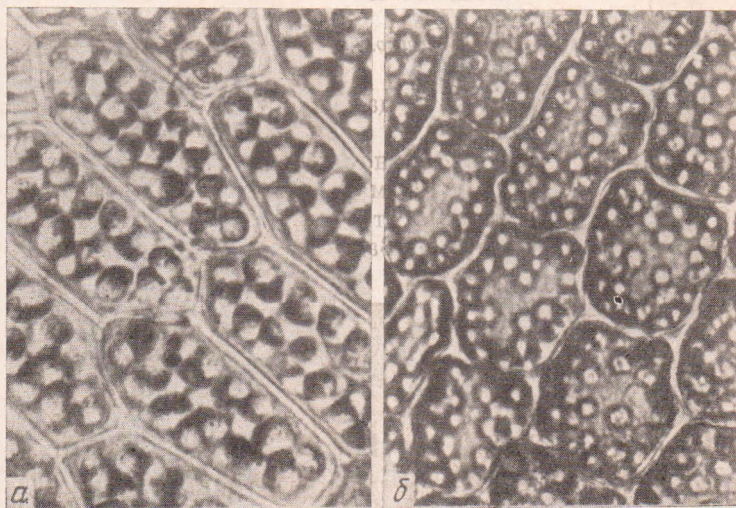


Рис. 4. Контрольные клетки мха *Mnium affine*, взятые из леса (а), и циторриз в них (б) в растворе сахарозы

жароустойчивость содержимого клеток после обработки раствором натриевой соли АТФ. Роль эластичности и вязкости цитоплазмы в повышении засухоустойчивости растений более подробно обсуждена в монографии⁽¹⁰⁾, а значение количества кислоторастворимого органического фосфора для повышенной устойчивости к засухе предпосевнозакаленных растений — в работе⁽¹¹⁾.

Мы предполагаем, что обнаруженная нами закономерность должна носить более общий характер и касаться циторриза у любого организма и не только в специальном случае циторриза при воздействии гипертонического раствора сахарозы у мхов из рода *Mnium*. Некоторые особенности цитоплазматических мембран у мхов из рода *Mnium* лишь позволили нам обнаружить описанные выше явления. Кроме того, мы хотели бы подчеркнуть, что необходимость энергии для усиления эластических свойств цитоплазмы и возможности перенести циторриз устанавливает тесную связь между рядом коллоидно-химических и биохимических свойств растения в его способности выносить обезвоживание.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева
Москва

Поступило
2 I 1973

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ W. S. Iljin, *Jahrb. f. wissen. Bot.*, 66, 947 (1972). ² W. S. Iljin, *Protoplasma*, 10, Н. 3, 379 (1930). ³ W. S. Iljin, *Ibid.*, 12, 414 (1933). ⁴ З. Штрюггер, *Практикум по физиологии растительных клеток и тканей*, ИЛ, 1953. ⁵ G. Kressin, *Beiträge zur vergleichenden Protoplasmatik der Mooszellen*. Diss. Greifswald, 1935. ⁶ П. А. Генкель, К. П. Марголина, *ДАН*, 66, № 5 (1949). ⁷ П. А. Генкель, *Бот. журн.*, 34, № 5 (1949). ⁸ Б. Б. Вартапетян, *Молекулярный кислород и вода в метаболизме клетки*, «Наука», 1970. ⁹ П. А. Генкель, К. П. Марголина, *Физиол. раст.*, 1, № 1, 47 (1954). ¹⁰ П. А. Генкель, *Физиология сельскохозяйственных растений*, 3, М., 1967, стр. 87. ¹¹ Н. А. Гусев, *Физиол. раст.*, 4, в. 4, 305 (1957).