

УДК 631.524.82

ББК 41/42

Ш-22

*Шаова Жанна Аскарбиевна, ведущий научный сотрудник отдела плодородства ФГБНУ «Адыгейский НИИСХ», кандидат биологических наук, доцент кафедры технологии производства сельскохозяйственной продукции ФГБОУ ВО «Майкопский государственный технологический университет»; e-mail: [gnufniish@mail.ru](mailto:gnufniish@mail.ru).*

## **РОЛЬ ПЛОДОНАГРУЗКИ В УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К СТРЕССАМ** (рецензирована)

*В статье рассматриваются природные регуляторы роста, а именно – вещества ауксиновой и гиббереллиновой природы.*

**Ключевые слова:** косточковые культуры, плоды, плодоношение, засуха, устойчивость, стрессы, продуктивность.

*Shaova Jeanne Askarbievna, Candidate of Biology, assistant professor of the Department of Technology of Agricultural Production of FSBEI HE “Maikop State Technological University”, a senior researcher of the Department of Horticulture of FSBSI “Adyghe Research Institute for Agriculture”; e-mail: [gnufniish@mail.ru](mailto:gnufniish@mail.ru).*

## **THE ROLE OF FRUIT LOAD IN THE STRESS RESISTANCE OF PLANTS** (Reviewed)

*The article deals with the natural growth regulators, namely - the substance of auxin and gibberellic nature.*

**Keywords:** stone fruits, fruit, fruit productivity, drought resistance, stress, productivity.

Эндогенные гормоны играют важную роль в ростовых процессах растений - это общепризнанный факт. Ещё в 1937 году М.Х. Чайлахян сформулировал гормональную теорию развития растений [10]. Этому вопросу посвящены обширные публикации в современной научной литературе.

Многочисленные эксперименты доказывают существование положительной корреляции между ростом растений и воздействием фитогормонов.

По мнению исследователей, процессом роста растений управляет группа эндогенных факторов, обладающих регуляторными функциями. В их число входят фитогормоны и ингибиторы роста.

Концентрация гормона определяет характер его действия – стимулирующий или, напротив, ингибирующий.

По мнению В.И. Кефели [5], в роли стимуляторов действуют преимущественно три класса фитогормонов – ауксины, гиббереллины, цитокинины, а два класса фитогормонов оказывают в основном ингибирующее действие – абсцизовая кислота и этилен.

Вещества ауксиновой и гиббереллиновой природы, обладающие широким спектром биохимического и физиологического действия, являются природными регуляторами роста и участвуют в регуляции ряда важных внутриклеточных процессов.

Существуют характерные различия между ауксинами и гиббереллинами, но при этом они обладают общими свойствами, такими как: способность к синтезу в малых количествах, возможность транспортирования по растению, притяжение питательных веществ к зонам активного роста растений. В малых дозах эти вещества вызывают формативное действие – закладку почек, например [5].

В растениях, как правило, происходит комплексное взаимодействие различных гормонов [4]. Преимущественный синтез тех или иных фитогормонов отмечается в определённых местах. Кроме того, существуют направления их транспорта, которые можно выделить как преобладающие.

Не вызывает сомнений связь всех основных функций и реакций организма с действием гормонов [4]. Жученко А.А. справедливо отмечает способность влияния гормонов на совокупность отдельных звеньев метаболизма.

Определяющими для активности и торможения процессов роста органов и растений в целом являются синтез и распад химических веществ, происходящие в растительной ткани. Концентрация в клетках растений природных регуляторов роста, которые образуются и разрушаются, находясь в постоянном взаимодействии (балансе), регулирует ростовой процесс [5].

Под воздействием природных ингибиторов происходит лишь временная задержка роста растений. Как только их уровень снижается, растения или отдельные их органы, оставаясь живыми все это время, возобновляют свой рост. В ряде работ отмечается, что с прекращением действия экстремальных факторов в органах растений происходит и восстановление нормального соотношения стимуляторов и ингибиторов [12].

На соотношение гормонов, которые стимулируют и ингибируют процессы роста и развития растений, большое влияние оказывают факторы внешней среды, главным образом – экстремальные [4]. В. Лархер отмечает, что фитогормоны выступают в роли посредников между растениями, реализующими наследственно закрепленную функциональную программу, и факторами внешней среды, влияющими на процессы их роста и развития [6]. Они координируют разнообразные жизненные функции растений, способствуя их приспособлению к внешним условиям. Это регуляция не только роста и развития, но и усвоения углерода и баланса ассимилянтов, водного обмена и устойчивости к неблагоприятным климатическим факторам. В онтогенезе растений адаптивные реакции реализуются благодаря различным химическим компонентам клетки, в частности – гормонам. Основным фактором, определяющим генетический контроль физиологических процессов и изменение морфоанатомической структуры растущих органов, выступают именно гормоны, индуцирующие синтез специфических групп ферментов, обеспечивающие интеграцию на уровне целого организма и т.д. [4].

Исследователи отмечают увеличение концентрации ингибиторов в различных органах растений при стрессовых ситуациях.

С учетом вышеизложенного, определенный интерес представляют работы Т.Н. Пустовойтовой [8], проводившей исследование косточковых культур. Одна из причин нарушения роста мезофитов при засухе, по мнению Т.Н. Пустовойтовой, заключается в уменьшении содержания фитогормонов и

накоплении ингибиторов роста. Однако в зависимости от засухоустойчивости растений различается и интенсивность их роста. Снижение концентрации стимуляторов и накопление ингибиторов роста в меньшей степени отмечается в листьях засухоустойчивых растений. Так, при засухе листья абрикоса накапливают абсцизовую и фенолкарбоновую кислоты, являющиеся ингибиторами роста. Факт накопления абсцизовой кислоты листьями различных растений при их обезвоживании отмечен многими авторами.

Растения абрикоса – засухоустойчивые и закалённые – сохраняют значительную концентрацию стимуляторов роста и меньше накапливают в листьях ингибиторов роста, способны к поддержанию нормальной регуляции роста даже в случаях некоторого водного дефицита. По мнению ряда авторов, именно это определяет их способность к выработке защитно-приспособительных реакций, в том числе – направленных на то, чтобы поддерживать более высокую водоудерживающую способность и жаростойкость листьев.

В результате засухи нарушается баланс фитогормонов, взаимодействующих в процессе роста и развития растений. Существенно снижается уровень ауксинов, гиббереллинов, цитокининов, происходит образование «стресс-гормонов» – АБК и этилена. Насколько глубоки эти нарушения зависит от того, к какой экологической группе принадлежит вид, а также от продолжительности действия засухи и засухоустойчивости сорта [8]. Т.Н. Пустовойтовой установлено, что вышеуказанные вещества участвуют в защитно-приспособительных реакциях при засухе и улучшают репарационную способность растений. По мнению автора, участие АБК в устьичных движениях позволяет снизить потерю воды растением и предотвратить обезвоживание. Автором установлено влияние АБК на поглощение воды и ионов, транспорт их по растению, а также стабилизацию водного потенциала клеток. Благодаря ГК увеличивается стойкость мембран в условиях осмотического стресса, периоду. На более поздних фазах адаптации под воздействием АБК формируется суккулентность листа, происходит утолщение кутикулы, увеличение числа волосков и уменьшение числа устьиц.

Необходимо отметить, что опубликованные по рассматриваемому вопросу данные в большинстве своем получены в результате анализа листьев и других вегетативных органов.

По данным последних исследований, соотношение ингибиторов и стимуляторов роста контролирует не только рост, но и урожай растений.

Природные фитогормоны и ингибиторы наряду с участием в корреляционном взаимодействии различных органов растений, оказывают регулирующее воздействие на рост отдельных его частей, распускание почек, опадение плодов и листьев [9].

Цветение – важный этап в развитии растений. Становление концепции гормональной теории цветения растений при оптимальных условиях представлено в трудах М.Х. Чайлахяна – классика и основоположника данного направления [10]. Благодаря широкому спектру действия гормоны индуцируют синтез и накопление ферментов. В результате возникновения целого ряда цепей последовательных реакций и взаимодействия физиологических процессов происходит цветение. Но, по мнению авторов [8], чрезмерное повышение в период цветения уровня

фитогормона способно стать причиной стерильности пыльцы и последующего снижения урожайности.

Определенный интерес представляет работа Ю.В. Ракитина, опубликованная в 1948 году [9]. Процесс плодообразования – формирования цветков, оплодотворения, завязывания, роста и созревания плодов – связан, по мнению Ю.В. Ракитина, с содержанием физиологически активных веществ (регуляторов роста). Установлено, что приток и отток ростовых веществ, координирующих большинство биохимических процессов, определяют характер изменений в росте плодовых органов. Обогащение завязи ростовыми веществами происходит из оплодотворённых семязпочек, возрастает и активность поглощения питательных веществ. В последующем из семян поступают гормоны, которые необходимы для разрастания мясистых частей плода. Оптимальное снабжение органов растений питательными веществами и водой определяется сбалансированной концентрацией гормонов и способствует более энергичному процессу роста.

Плодоводы отмечают, что у многих сортов в урожайный год питательные вещества в основном расходуются на формирование плодов, почки образуются только на вегетативных органах, в результате на следующий год дерево не плодоносит [1]. Различные исследователи подробно изучили, как закладываются цветочные почки – сроки и особенности. В их работах представлена корреляция закладки почек с числом листьев, их площадью, числом плодов, годовыми приростами, условиями выращивания растений. В.Ф. Верзилов [1] полагает, что решение вопроса определяется механизмами передвижения и локализацией питательных веществ в растении. Направление передвижения, по его мнению, зависит от количества эндогенных регуляторов роста в центрах притяжения пластических веществ – а именно, в точках роста побега, в листьях и образующихся семенах.

На разных стадиях развития растений наблюдается опадание различных органов, что является естественным физиологическим процессом. Отделение органа определяют биохимические изменения, происходящие вследствие роста активности процессов окисления и гидролиза [11]: Пектат кальция превращается в водорастворимый пектин, а целлюлозные оболочки – в студенистое вещество, в результате чего исчезает срединная пластинка в клеточных оболочках. Процесс опадения определяют многие эндо- и экзогенные факторы. Из числа внутренних факторов важная роль принадлежит регуляторам роста. Ряд исследователей полагает, что максимальная концентрация ауксинов в плодах смородины чёрной достигается перед их опадением [12]\*, другие обнаружили, что ауксины накапливаются в период наименьшего опадения плодов [11]\*.

Доказано, что ауксин способствует направлению потока питательных веществ из недоразвитых органов в развитые, в результате первые опадают [11]\*. На основании обзора литературы по фитогормонам И.В. Плотникова и Л.В. Рункова [7] сделали вывод о том, что баланс между ИУК и ГК важнее, чем количество этих веществ по обе стороны отделительного слоя. Действие ГК стимулирует опадение органов, поскольку в зоне отделения происходит ускорение синтеза гидролитических ферментов. При взаимодействии с ИУК и другими гормонами абсцизовая кислота ускоряет процесс старения.

Опадение плодовых органов – естественный процесс, но оно влечет за собой снижение урожая, что в практике плодоводства является нежелательным.

Число заложившихся цветков определяет потенциальный урожай. Однако большинство цветков весной сбрасывается вследствие того, что оплодотворение не состоялось. Лишь небольшая часть цветков даёт плоды [9]. Невысокие показатели завязывания у косточковых культур могут быть связаны с недостаточным опылением из-за неблагоприятных погодных условий в период цветения (низкие температуры воздуха, пасмурная погода, суховеи и т.д.). По данным Э.А. Гончаровой [3], в подобных условиях изменяется метаболизм, в плодовые органы поступает недостаточное количество пластических веществ и воды. Наличие стресс-факторов в период роста плодов ограничивает скорость их роста и развитие семян, приводит к конкуренции плодов за питательные вещества и воду, недоразвитые плоды в результате осыпаются [2].

В работах Э.А. Гончаровой и Г.В. Удовенко [3] представлен анализ содержащихся в литературе данных о значении эндогенных регуляторов роста в формировании урожая и опадении органов у различных культур. По мнению авторов, саморегуляция плодонагрузки при оптимальных и экстремальных условиях среды происходит благодаря гормональному контролю.

Роль регуляторов роста в формировании структуры урожая при засухе показана на примере томатов и земляники [2, 3]. Установлено, что засуха приводит к изменениям гормональной активности листьев и плодов. Под влиянием засухи в этих органах в фазу завязывания плодов происходит увеличение ингибиторной активности и снижение стимуляторной как ауксиновой, так и гиббереллиновой природы. В засуху стимуляторная активность гормонов возрастает в период интенсивного роста плодов и ослабевает в фазе созревания. У слабоустойчивых к засухе сортов эти отклонения более выражены, нежели у устойчивых. Наблюдаются сдвиг в балансе гормонов и усиление ингибиторной активности в опадающих органах.

При наличии большого количества работ, в которых исследуются химическая структура, количество, локализация, активность и роль разных гормонов в функционировании отдельных органов, на сегодняшний день не дан однозначный ответ о роли этих соединений в формировании урожая. В литературе отсутствуют экспериментальные данные о содержании ауксин- и гиббереллин-подобных веществ и их активности в разнокачественных плодовых органах косточковых культур, которые определяют структуру урожая и его качество, что является теоретически и практически значимым для познания процесса плодообразования [9].

#### *Литература:*

1. Верзилов В.Ф. Роль регуляторов роста в дифференциации цветочных почек у яблони // Фитогормоны в процессах роста и развития растений. М.: Наука, 1974. С. 3-20.

2. Гончарова Э.А., Ерёмин Г.В., Магомедова Р.А. Регуляция плодоношения и причина опадения у плодовых косточковых культур при неблагоприятных агрометеорологических условиях // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т. 97. Л., 1985. С. 49-54.

3. Гончарова Э.А., Удовенко Г.В. Ростовая и гормональная активность листьев и плодов в связи с их взаимодействием при разной водообеспечённости растений // Физиология и биохимия культурных растений. 1981. Т. 13, вып. 2. С. 125-131.
4. Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений. Кишинёв: Штиинца, 1988. 767 с.
5. Кефели В.И. Взаимодействие фитогормонов и природных ингибиторов при росте растений // Физиология растений. 1971. Т. 18, вып. 3. С. 614-629.
6. Лархер В. Экология растений / пер. с нем. под ред. М.А. Работнова. М.: Мир, 1978. 382 с.
7. Плотникова И.В., Рункова Л.В. К вопросу об участии хлорогеновых кислот в процессах роста и опадения плодов чёрной смородины // Фитогормоны в процессах роста и развития растений. М.: Наука, 1974. С. 88-96.
8. Пустовойтова Т.Н. Абсцизовая кислота и засухоустойчивость растений // Водный режим сельскохозяйственных растений: материалы I республиканского симпозиума физиологов и биохимиков Молдавии (25-27 мая 1988 г.). Кишинёв, 1989. С. 37-41.
9. Ракитин Ю.В. Внутренние факторы плодообразования и вещества-регуляторы // Вестник АН СССР. 1948. №7. С. 49-67.
10. Чайлахян М.Х. Гормональная теория развития растений. М.: АН СССР, 1988. 198 с.
11. Addicot F.T., Wiatz S.M. Hormonal controls of abscission: biochemical and ultrastructural aspect // Yn: Plant growth regul. proc., 9 th Ynt. conf., Lausanne, 1976. Berlin e. a., 1977. P. 249-257.
12. Boussiba S., Richmond A.E. Abscisic acid und the after-effect of stress in tobacco plants // Planta. 1976. V. 129, №3. P. 217-219.

#### **References:**

1. Verzilov V.F. Role of growth regulators in the differentiation of flower buds of apple // *Phytohormones in plant growth and development processes*. M.: Nauka, 1974. P. 3-20.
2. Goncharova E.A., Eremin G.V., Magomedov R.A. Regulation of fruiting and the cause of subsidence in fruit stone fruit crops in unfavorable agro-meteorological conditions // *Applied botany, genetics and seed growing*. L., 1985. V. 97. P. 49-54.
3. Goncharova E.A., Udovenko G.V. Growth and hormonal activity of the leaves and fruits due to their interaction at different levels of water supply of plants // *Physiol. and biochem. of cult. plants*, 1981. V. 13. Vol. 2. P. 125-131.
4. Zhuchenko A.A. *The adaptive capacity of cultivated plants*. Chisinau: Shtiintsa, 1988. 767 p.
5. Kefeli V.I. Interaction of phytohormones and natural inhibitors in the growth of plants // *Physiology of plants*. 1971. V. 18. - Vol. 3. P. 614-629.
6. Larher B. *Plant Ecology* / tr. from German by M.A. Rabotnov. M.: Myr, 1978. 382 p.
7. Plotnikova I.V., Runkova L.V. On the question of the participation of chlorogenic acids in the processes of growth and fruit abscission of blackcurrant // *Phytohormones in the processes of growth and development of plants*. M.: Science, 1974. P. 88-96.
8. Pustovoytova T.N. Abscisic acid and drought tolerance of plants // *Water regime of agricultural plants: the materials of I republican symposium of physiologists and biochemists of Moldova (25-27 May 1988)*. Chişinău, 1989. P. 37-41.

9. Rakitin Yu.V. *Internal factors of fruit-forming and substance-regulators* // *Bulletin of the Academy of Sciences of the USSR*. 1948. № 7. P. 49-67.

10. Chailakhyan M.H. *Hormonal theory of plant development*. M.: the USSRAS, 1988. 198 p.

11. Addicot F.T., Wiatz S.M. *Hormonal controls of abscission: biochemical and ultrastructural aspect* // *Yn: Plant growth regul. proc., 9 th Ynt. conf., Lausanne, 1976*. Berlin e. a., 1977. P. 249-257.

12. Boussiba S., Richmond A.E. *Abscissic acid und the after-effect of stress in tobacco plants* // *Planta*. 1976. V. 129, № 3. P. 217-219.