

Ж. В. ЦОВЯН

## НАКОПЛЕНИЕ РАСТВОРИМЫХ УГЛЕВОДОВ В КЛУБНЯХ КАРТОФЕЛЯ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ВЫРАЩИВАНИЯ

Исследованиями ряда авторов установлено, что накопление растворимых сахаров является показателем физиологической зрелости клубней [1, 6, 8 и др.]. С этой точки зрения интересно было проследить за динамикой накопления растворимых углеводов в клубнях картофеля, выращенных в условиях, обуславливающих различные темпы созревания клубней, что и явилось целью наших исследований. Динамика накопления растворимых углеводов изучалась нами в течение всей вегетации в клубнях разных величин, выращенных в условиях высокогорного Севана и Араратской равнины (Ереван). Из растворимых углеводов мы определяли содержание редуцирующих сахаров и сахарозы методом Хагедорна-Иенсена.

Поскольку клубнеобразование у картофеля в основном складывается из двух отдельных процессов — образования столонов и формирования клубней на его верхушке, определение растворимых углеводов было проведено нами с момента образования столона.

Изучение накопления растворимых углеводов в столонах представляет особый интерес, т. к. некоторые авторы [18], в противоположность сторонникам гормональной теории [17], причиной формирования клубней считают повышение концентраций углеводов на верхушке столона.

Наши исследования, проведенные в различные фазы развития столонов\* — в начале их образования и через 6 дней, (когда на верхушке части из них уже сформировались клубеньки) показали, что до начала формирования клубней в столонах происходит значительное накопление растворимых углеводов, особенно моносахаров, которые с образованием клубня, очевидно, транспортируются в последний, причем чем больше клубень, тем меньше сахара в столонах (табл. 1).

Следует отметить, что преобладающим сахаром столона являются моносахара. Это говорит в пользу того предположения [3, 15], что основной транспортной формой углеводов в картофеле является глюкоза, а сахароза в более значительных количествах образуется в клубнях. В противоположность им другая группа авторов [8, 9] основной транспортной формой ассимилятов у картофеля считает сахарозу.

Наши исследования показали, что не исключена возможность транспорта сахарозы, поскольку содержание ее хотя и уступает сумме моно-

\* Определение содержания растворимых сахаров в столонах проведено только в условиях Еревана.

Таблица 1  
Динамика накопления растворимых углеводов в столонах  
(в % на сухое вещество)

Дата исследования	Состояние stolona	Редуцирующие сахара	Сахароза	Сумма растворимых сахаров	Сахароза
					моносахара
10.VI	Начало образования stolonov—клубней нет	4,37	2,80	7,17	0,64
16.VI	Stolony, не образовавшие клубни	4,22	1,96	6,18	0,46
	Stolony клубней d=0,5 см	2,72	1,82	4,54	0,66
	Stolony клубней d=1,0 см	1,87	1,40	3,27	0,74

сахаров, но тем не менее составляет значительный процент в общей сумме растворимых сахаров, причем отношение  $\frac{\text{сахароза}}{\text{моносахара}}$  возрастает по мере формирования клубня на верхушке stolona. Следовательно, можно предположить, что наряду с моносахарами из надземных частей растения в клубень транспортируется и сахароза, однако в несколько меньшем количестве, чем моносахароза.

Определение растворимых сахаров в клубнях проводилось в 3 срока: в начальный период клубнеобразования (6.VII в Севане и 30.VI в Ереване) через 25—30 дней (3.VIII и 30.VII) и в конце вегетации (28.IX и 12.IX).

Изучение динамики растворимых углеводов в клубнях картофеля, выращенных в условиях Севана и Еревана, показало, что в противоположность stolonom, содержание сахарозы в клубнях всех величин преобладает над содержанием моносахаров (табл. 2). Исключение составляют

Таблица 2  
Динамика растворимых углеводов в клубнях картофеля в начальный период клубнеобразования (в % на сухое вещество)

Диаметр клубня в см	Севан				Ереван			
	редуцирующие сахара	сахароза	сумма растворимых сахаров	сахароза	редуцирующие сахара	сахароза	сумма растворимых сахаров	сахароза
				моносахара				моносахара
0,5	—	—	—	—	2,24	1,99	4,23	0,80
1,0	2,90	3,23	6,13	1,11	2,18	12,25	14,43	5,62
2,0	1,97	4,15	6,12	2,10	1,73	5,91	7,64	3,41
3,0	1,89	3,76	5,65	1,98	1,55	6,84	8,39	4,41

лишь мелкие клубеньки диаметром до 0,5 см, у которых соотношение редуцирующих сахаров и сахарозы почти такое же, как и в stolonax. С увеличением диаметра клубней, и, очевидно, с усилением синтетических процессов содержание сахарозы в них резко возрастает и начинает превалировать над содержанием моносахаров. Видимо, весьма значи-

тельное преобладание сахарозы над моносахарами в клубнях картофеля обусловливается усиленным ее синтезом в тканях клубня.

Наши исследования по количественному преобладанию сахарозы в клубнях картофеля согласуются с данными Е. Д. Корзуновой [6], которая установила, что во всех сроках определений в группе растворимых сахаров как у растений равнинных участков, так и у растений в горных условиях преобладающей по количеству является сахароза.

К иному выводу пришли в своих исследованиях Е. М. Азаревич [1], которая находит, что в растущих клубнях глюкозы накапливается больше чем сахарозы, а также С. А. Каспарова и И. В. Глазунов [5], считающие специфической особенностью северных сортов картофеля преобладание моносахаров над сахарозой.

Данные табл. 2 показывают, что клубни, выращенные в условиях Севана и Еревана, значительно различаются по характеру накопления растворимых углеводов. В обоих условиях выращивания содержание редуцирующих сахаров постепенно понижается с увеличением диаметра клубней, т. е. с их созреванием. Однако в условиях Севана в клубнях накапливается больше редуцирующих сахаров, чем в условиях Еревана, что вполне согласуется с данными Е. Д. Корзуновой [6] по накоплению моносахаров в клубнях горных и равнинных растений.

Содержание сахарозы изменяется по другой закономерности. Как видно из данных табл. 2, содержание сахарозы гораздо выше в клубнях, выращенных в условиях Еревана. Интересно отметить наличие прямой зависимости между накоплением аскорбиновой кислоты и сахарозы в клубнях картофеля, которая еще прежде была установлена Баркером [16] при изучении накопления аскорбиновой кислоты и сахарозы в период хранения клубней. Существование данной корреляции, по мнению этого автора, объясняется тем, что образование аскорбиновой кислоты и сахарозы в клубнях поддерживается одинаковыми условиями метаболизма.

И у нас в условиях Еревана клубни, отличающиеся повышенным накоплением аскорбиновой кислоты в начале клубнеобразования [13], отличаются также повышенным содержанием сахарозы. И это не случайно, так как сахароза, как и аскорбиновая кислота, относится к физиологически активным веществам. Исследованиями многочисленных авторов показана активная роль сахарозы в углеводном обмене растений [7, 11, 12] и приуроченность ее к органам повышенной жизнедеятельности [7].

Таким образом, накопление сахарозы, как вещества, обладающего значительным запасом свободной энергии [7], наряду с накоплением аскорбиновой кислоты может служить, по-видимому, показателем физиологической активности тканей. Следовательно, в начальный период клубнеобразования выращенные в Ереване клубни отличаются более высокой жизнедеятельностью, по сравнению с клубнями, выращенными на Севане, где под воздействием сравнительно низкой температуры этого

периода (средняя месячная температура на Севане 12,8°, в Ереване 21,5°) наблюдается более медленный темп развития клубней.

Через 25—30 дней после начала клубнеобразования в условиях Еревана в клубнях резко уменьшается содержание сахарозы (почти в 3 раза), между тем как в условиях Севана происходит значительное возрастание ее содержания (табл. 3). Такой характер изменения содержания

Таблица 3  
Динамика растворимых углеводов в клубнях картофеля через 25—30 дней после начала клубнеобразования (в % на сухое вещество)

Диаметр клубня в см	С е в а н				Е р е в а н			
	редуцирующе сахара	сахароза	сумма растворимых сахаров	сахароза	редуцирующе сахара	сахароза	сумма растворимых сахаров	сахароза
				моносахара				моносахара
1,0	2,82	6,06	8,88	2,14	1,90	3,80	5,70	2,00
2,0	1,45	4,98	6,43	3,43	1,50	1,71	3,21	1,14
3,0	1,10	4,91	6,01	4,46	1,15	2,18	3,33	1,89
4,0	0,85	5,19	6,04	6,04	0,79	1,91	2,70	2,41
5,0	—	—	—	—	0,60	1,70	2,30	2,83

сахарозы идентичен накоплению аскорбиновой кислоты. Содержание редуцирующих сахаров, как показывают данные табл. 3, уменьшается в обоих условиях выращивания, достигая минимальных величин в крупных клубнях данной пробы. Соответственно изменению содержания сахарозы сильно изменяется также, по сравнению с первой пробой, отношение  $\frac{\text{сахароза}}{\text{моносахара}}$ , резко понижаясь в клубнях, выращенных в Ереване и, наоборот, значительно повышаясь в условиях Севана.

Исследованиями ряда авторов [8, 10] установлено, что наибольшее отношение  $\frac{\text{сахароза}}{\text{моносахара}}$  характерно для клубней в момент их максимального роста, т. е. в момент их наивысшей жизнедеятельности, с созреванием же клубней это отношение сводится к минимуму.

Следовательно, сильное понижение отношения  $\frac{\text{сахароза}}{\text{моносахара}}$  наряду с уменьшением содержания сахарозы и аскорбиновой кислоты свидетельствует о резком снижении интенсивности процессов жизнедеятельности, в частности синтетических процессов в клубнях, выращенных в Ереване уже через 25—30 дней после начала клубнеобразования.

В конце вегетации в клубнях, выращенных в условиях Еревана, наблюдается еще большее понижение содержания сахарозы, между тем как в клубнях Севанской репродукции содержание последней остается почти на прежнем уровне (табл. 4).

Как видно из данных табл. 4, в обоих условиях выращивания происходит дальнейшее понижение содержания редуцирующих сахаров,

Таблица 4  
Динамика растворимых углеводов в клубнях картофеля в конце вегетации  
(в % на сухое вещество)

Диаметр клубня в см	С е в а н				Е р е в а н			
	редуциру- ющие сахара	сахароза	сумма ра- створимых сахаров	сахароза моносахара	редуциру- ющие сахара	сахароза	сумма ра- створимых сахаров	сахароза моносахара
1,0	1,45	4,98	6,43	3,43	1,32	1,98	3,30	1,50
2,0	0,84	4,27	5,11	5,08	0,70	1,75	2,45	2,50
4,0	0,86	4,79	5,65	5,56	0,72	1,05	1,77	1,45
5,0	0,87	4,34	5,21	4,98	0,64	1,90	2,54	2,96

Однако в условиях Севана клубни отличаются несколько повышенным их содержанием. Клубни этого же посева отличаются также значительно высоким отношением  $\frac{\text{сахароза}}{\text{моносахара}}$ . Некоторое повышение этого отношения в клубнях, выращенных в условиях Севана, по сравнению с предыдущей пробой объясняется понижением содержания редуцирующих сахаров при относительном постоянстве содержания сахарозы. Однако повышенное содержание сахарозы, как и высокое отношение  $\frac{\text{сахароза}}{\text{моносахара}}$  в вышеуказанных клубнях в конце вегетации, на наш взгляд, свидетельствует не о росте клеток клубня, а об увеличении массы запасного органического вещества, в частности крахмала, синтез которого наиболее успешно осуществляется из сахарозы [8, 11]. Поэтому мы склонны думать, что отношение  $\frac{\text{сахароза}}{\text{моносахара}}$  является показателем не только интенсивности ростовых процессов, как утверждают некоторые авторы [8, 10], а может служить показателем вообще прироста массы органического вещества. Последний происходит как за счет роста клеток, так и путем синтеза запасных веществ клубня.

Значительное возрастание редуцирующих сахаров в этот период наблюдается в материнских частях изросших клубней ереванской репродукции. Среди них в основном можно было отличить 2 типа израстания из шести указанных С. И. Ефремовым [4], а именно: деформацию формирующихся клубней и отрастание глазков клубней под материнской ботвой. Деформация клубней проявлялась в виде образования детки-нароста, как называет ее И. Ф. Беликов [2], которая отличается от материнской части только по цвету кожуры и образованию сидячей детки. Изучение содержания растворимых сахаров в изросших клубнях показало, что возрастание содержания редуцирующих сахаров в материнских частях клубня обуславливается типом израстания. Максимальное накопление редуцирующих сахаров наблюдается при отрастании глазков и минимальное — при образовании нароста (табл. 5).

Таблица 5  
Содержание растворимых углеводов в клубнях картофеля при различных типах израстания (в ‰ на сухое вещество)

Тип израстания	Материнские				Дочерние			
	редуцирующие сахара	сахароза	сумма растворимых углеводов	сахароза	редуцирующие сахара	сахароза	сумма растворимых углеводов	сахароза
				моносахара				моносахара
Отрастание глазков— образование столонов	2,53	1,46	3,99	0,57	—	—	—	—
Образование детки- нароста	1,29	1,00	2,29	0,77	0,93	1,72	2,65	1,85
Образование сидячей детки	1,85	3,32	5,17	1,79	0,63	3,76	4,39	5,96

Известно, что израстание клубня наступает в основном под действием периодичности увлажнения при наличии высокой температуры. Под действием недостатка влаги ослабляется интенсивность фотосинтеза, ослабляется или приостанавливается приток ассимилятов в клубень, в результате приостанавливается и рост клубня [4].

Следовательно, наличие водного дефицита в сочетании с высокой температурой способствует быстрому созреванию клубней, одним из проявлений которого является прекращение роста клубня. Причем, чем моложе ткани клубня, тем они дольше сохраняют эту способность и поэтому в первую очередь останавливаются в росте клетки основания клубня. Различные формы израстания обуславливаются, очевидно, длительностью сухого периода. При сравнительно непродолжительном периоде сухости клетки всей апикальной части клубня сохраняют способность к росту и при наступлении благоприятных для роста условий начинают расти и образуют более молодую, дочернюю часть клубня, не отделенную от материнской каким-либо переходом. Обе эти части различаются друг от друга лишь по цвету. Образование сидячей детки результат более длительного периода сухости, когда способность к росту сохраняет лишь группа клеток вокруг верхушечного глазка клубня. И, наконец, при продолжительной засухе клубень полностью созревает, все клетки теряют способность к росту и при наступлении благоприятных для роста условий пробуждаются и начинают расти эмбриональные клетки конуса роста, образуя ростки-столоны.

Исходя из вышеизложенного, можно заключить, что чем продолжительнее период засухи (атмосферной и почвенной), тем больше редуцирующих сахаров накапливается в материнских частях клубня. Это и понятно, поскольку известно, что водный дефицит всегда сопровождается нарастанием количества растворимых сахаров; при одновременном уменьшении содержания крахмала [12]. Чем длительнее период засухи,

тем выше интенсивность распада крахмала и тем больше редуцирующих сахаров накапливается в клубне.

Сравнение содержания растворимых сахаров в изросших и материнских частях клубня показало (в согласии с данными И. Ф. Беликова), что при всех изученных нами типах израстания, материнская часть клубня значительно богаче редуцирующими сахарами и беднее сахарозой, чем изросшая часть. Интересно также отметить, что в материнских частях клубней из растворимых сахаров преобладающим по количеству являются редуцирующие сахара, и в этом отношении они составляют исключение среди клубней всех изученных нами вариантов. Это отклонение от общей закономерности вызвано распадом запасных веществ материнского клубня с образованием моносахаров.

Таким образом, углеводный обмен в клубнях картофеля в жарких условиях Араратской равнины, ускоряющих рост и созревание картофеля, и в условиях прохладного горного климата, удлиняющих его вегетацию, протекает различно. Причем, резко реагируют на условия выращивания не моносахара, а сахароза, которая является преобладающей по количеству формой сахара группе растворимых сахаров.

В условиях Еревана относительно высокая температура начального периода клубнеобразования ( $21-22^{\circ}$  сред. месячная температура за июнь) способствует интенсификации процессов обмена и соответственно высокому уровню накопления сахарозы в клубнях. Однако дальнейшее повышение температуры в сочетании с водным дефицитом резко тормозят ростовые процессы и синтез запасных веществ в клубнях и приводят к резкому уменьшению содержания сахарозы.

В условиях Севана максимальное накопление сахарозы наблюдается в середине лета, когда в связи с некоторым повышением температуры ( $16^{\circ}$  в июле) интенсифицируется метаболизм веществ в клубнях. При этом содержание ее остается на относительно высоком уровне до конца вегетации. Последнее обстоятельство свидетельствует о том, что в условиях Севана клубни картофеля до конца вегетации не теряют способности к синтезу органического вещества, т. е. полностью не созревают.

Ереванский государственный университет,  
кафедра физиологии и анатомии  
растений биологического факультета

Поступило 28.XII 1966 г.

Ֆ. Վ. ԾՈՎՅԱՆ

ԼՈՒԾՎՈՂ ԱԾԵԱԶՐԵՐԻ ԿՈՒՏԱԿՈՒՄԸ ՏԱՐԲԵՐ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ  
ՄՇԱԿՎԱԾ ԿԱՐՏՈՅԻՆ ՊԱՍԱՐՆԵՐՈՒՄ

Ա մ ֆ ո ֆ ո ի մ

Հայտնի է, որ Արարատյան հարթավայրի (Երևան) պայմանները նպաստում են պալարների վաղ հասունացմանը: Բարձրալեռնային Սևանի պայ-

մաններում պալարների հասունացումը ձգձգվում է, ուստի մինչև վեգետացիայի վերջը նրանք ֆիզիոլոգիապես երիտասարդ են մնում:

Այդ տեսակետից շատ հետաքրքրական էր պարզել ածխաշրերի կուտակման դինամիկան, պալարների հասունացման հետ կապված, որը և հանդիսացել է տվյալ աշխատության նպատակը:

Ուսումնասիրությունների ընթացքում պարզվել է, որ պալարազոյացման սկզբում Սևանի ու Երևանի ցանքի պալարներում վերականգնող շաքարների քանակը մեծ է, որը հետագայում իջնում է, վեգետացիայի վերջում հասնելով նվազագույնի: Բացառություն են կազմում Երևանի ցանքի վերաճած պալարների մայրական մասերը, որոնք նույն շրջանում մեծ քանակությամբ վերականգնող շաքարներ են պարունակում:

Սախարոզայի կուտակման դինամիկան վերոհիշյալ պայմաններում այլ բնույթ է կրում: Սևանի ցանքի պալարների մեջ սախարոզայի եռանդոն կուտակումն սկսվում է ամռան կեսերին և շարունակվում մինչև վեգետացիայի վերջը: Դա բացատրվում է նրանով, որ ամբողջ վեգետացիայի ընթացքում օպտիմալ ջերմաստիճանը և առատ խոնավությունը նպաստում են ֆիզիոլոգորբիոքիմիական պրոցեսների ակտիվացմանը: Պալարները վերոհիշյալ պայմաններում չեն հասունանում, այլ միշտ մնում են ֆիզիոլոգիապես երիտասարդ և պահպանում սինթեզման իրենց ընդունակությունը: Նման պալարներում սինթեզվում են տարբեր օրգանական նյութեր, որոնց թվում և սախարոզա:

Երևանի ցանքի պալարներում նման երևույթ նկատվում է միայն պալարազոյացման սկզբում, քանի որ այդ շրջանում պայմանները նպաստավոր են վերոհիշյալ պրոցեսների համար: Սակայն հետագայում, ջերմաստիճանի բարձրացումը և խոնավության նվազումը պատճառ են դառնում պալարների վաղ հասունացմանը, խանգարվում են սինթեզի պրոցեսները, որի հետևանքով նվազում է և սախարոզայի քանակը պալարներում:

Այսպիսով, կարելի է ասել, որ սախարոզայի կուտակման դինամիկան հանդիսանում է պալարների հասունացման ֆիզիոլոգորբիոքիմիական ցուցանիշներից մեկը:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Азаревич Е. М. Вестник с.-х. науки (Овощеводство и картофелеводство), 2, 1940.
2. Беликов И. Ф. Сообщение Дальневосточного филиала им. В. Л. Комарова АН СССР, вып. 5, 1952.
3. Гончарык М., Мардыкина Л. М., Микуньская С. А. Вестн АН БССР, сер. биол. наук, 1, 1964.
4. Ефремов С. И. Агробиология картофеля. Уч. записки Орловского госуд. пед. института, т. 31, вып. 1, 1965.
5. Каспарова С. А. и Глазунов И. В. ДАН СССР, т. 31, 6, 1941.
6. Корзунова Е. Д. Тр. Института ботаники АН КазССР, 12, 1962.
7. Львов С. Д. Дополнительный абзац в учебнике Костычева «Физиология растений», изд. 3, 1937.
8. Микунский А. А. ДАН СССР, т. 82, 5, 1952.
9. Мокроносов А. Т., Бубенчиков Н. К. Физиология растений, 8, в. 5, 1961.
10. Прокошев С. М. Биохимия картофеля. Изд. АН СССР, 1947.
11. Рубин Б. А. и Арциховская Е. В. ДАН СССР, 60, 5, 1948.
12. Сисакян И. М. Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений, 1939.

13. Цовьян Ж. В. Биологический журнал Армении, АН АрмССР, т. XX, 1, 1967.
14. Lawrence C. H., Barker W. G. Amer. Potato Y., 40. № 10, 1963.
15. Müller K. Kartoffelbau, 13, 1, 1962.
16. Barker. Цит. из The Growth of the Potato. Proceeding of the tenth Easter School Agricultural Science, University of Nottingham, London, 1963.
17. Gregory. Цит. из The Growth of the Potato. Proceeding of the tenth Easter School Agricultural Science, University of Nottingham, London, 1963.
18. Mes and Menge. Цит. из „The Growth of the Potato“. Proceeding of the tenth Easter School Agricultural Science, University of Nottingham, London, 1963.