

БИОХИМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ВИНОГРАДНОМ РАСТЕНИИ В ГОДИЧНОМ ЦИКЛЕ РАЗВИТИЯ

В течение ряда лет сотрудниками лаборатории биохимии Института проводится изучение углеводного обмена и ферментативной активности листьев и молодых побегов виноградной лозы в связи с биохимической характеристикой гибридных сеянцев винограда (Б. Л. Африкян, 1957), с биохимическими особенностями раннеспелости и позднеспелости (С. А. Марутян, 1953) и морозостойкости лозы (Р. Г. Саакян, 1956).

Наряду с другими фактами, было установлено также и взаимопревращение сахара и крахмала в однолетних побегах в годичном цикле развития лозы.

Процесс одревеснения сопровождается накоплением высокомолекулярных углеводов, в частности крахмала, и уменьшением воднорастворимых сахаров.

В период осенне-зимнего покоя запасные формы углеводов под влиянием низких температур в однолетних побегах подвергаются обратным ферментативным превращениям. Наибольшее превращение крахмала в сахара совпадает с температурным минимумом воздуха и с максимальным содержанием воднорастворимых сахаров.

Взаимопревращение сахара и крахмала в однолетних побегах в течение годичного цикла лозы наблюдали также и другие авторы.

Настоящая работа посвящена исследованию характера количественных изменений углеводного комплекса лозы и действия некоторых ферментов в годичном цикле ее развития. При этом нами особое внимание уделено вопросу участия и

роли запасных веществ многолетней древесины и корней в обмене веществ лозы в различные периоды ее жизнедеятельности.

Методика исследований

Объектом исследования служил виноград сорта Воскеат, являющегося одним из наиболее распространенных промышленных сортов в Арататской равнине и в предгорных районах Армении.

Подопытные растения культивировались на Ереванской экспериментальной базе Института виноградарства, виноделия и плодоводства МСХ Армянской ССР в одинаковых условиях, при одинаковой агротехнике.

Исследования проводились в течение 1954—1956 гг. Образцы для анализа брались в следующие сроки: перед закой—до значительного снижения температуры воздуха (28/X 1954 г.), зимой—непосредственно после самых низких температур (5/II 1955 г.), весной—после откопки виноградников (25/III 1955 г.), в период бурного цветения (9/VI 1955 г.) и в период полной физиологической зрелости ягод (16/IX 1955 г.).

Исследованию подверглись в отдельности надземные и подземные органы лозы. В них по схеме фракционного разделения углеводов (А. Н. Белозерский и Н. И. Проскуряков, 1951) определялось процентное содержание суммы моносахаридов, глюкозы, фруктозы, сахарозы, крахмала, гемицеллюлозы и целлюлозы. Помимо различных форм углеводов, определялось также количество общего азота по Кельдалю, активность пероксидазы—по методу Вильштеттера, модифицированному М. А. Бокучава и др. (1948), и активность амилазы.

Экспериментальная часть

Благоприятные температурные условия затяжной осени 1954 г. способствовали большему накоплению в растении углеводов. До взятия проб не имело места значительное снижение температуры воздуха.

Интересно было выяснить соотношение содержания различных форм углеводов в отдельных органах лозы перед зи-

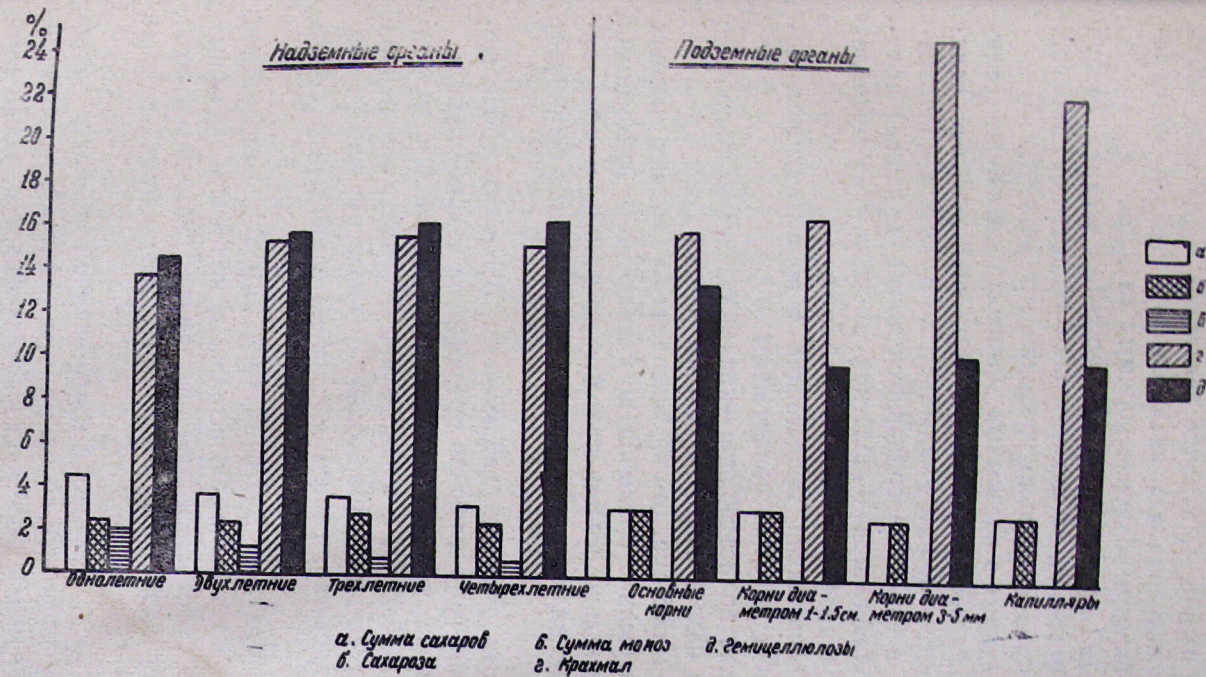


Рис. 1. Содержание различных форм углеводов в органах виноградного растения перед заготовкой.

мовкой и интенсивность их превращения в течение зимы и весны.

Как видно из рис. 1, в конце вегетации в органах лозы содержание полисахаридов в значительной степени преобладает над количеством воднорастворимых сахаров.

В различных органах лозы содержание общего сахара практически одинаково, за исключением однолетних побегов, где его количество несколько увеличивается (4,35%).

В сумме сахаров в надземных органах превалирует сахароза. Количество моносахаридов значительно уступает сахарозе и с возрастом побега уменьшается. В сумме моносахаридов глюкоза и фруктоза содержатся почти в равных количествах, за исключением однолетних побегов, где преобладающей формой является глюкоза (табл. 3).

В корнях весь сахар представлен в виде сахарозы, моносахариды в них не были обнаружены.

Соотношение полисахаридов—крахмала и гемицеллюлоз—неодинаково в надземных и подземных частях лозы.

В корневой системе, и в частности в тонких корнях (3—5 мм), содержание крахмала по сравнению с надземными органами значительно выше—доходит до 24,95% и превалирует над гемицеллюлозами, максимум которых составляет 13, 70%.

В надземных органах наблюдается обратное соотношение—содержание гемицеллюлоз превалирует над крахмалом.

Максимальное количество крахмала содержится в трехлетних побегах (15,47%), а в однолетних—сравнительно меньше (13,54%). Количество гемицеллюлоз с возрастом побега увеличивается и достигает своего максимума в древесине ствола (19,17%).

Известно, что для благополучной зимовки виноградной лозы, помимо накопления значительных количеств запасных форм углеводов, большое значение имеет дальнейшее превращение полисахаридов в растворимые, легко мобилизуемые растением формы сахаров.

Этот процесс тесно связан с изменением условий внешней среды, и в частности со снижением температуры воздуха.

В период с конца октября до начала февраля, когда имеет место значительное снижение температуры воздуха от 0 до—8,5°, во всех органах лозы наблюдается односторонний

Таблица 1

Содержание крахмала и гемицеллюлоз в органах лозы в период покоя и вегетации
(в процентах сухого вещества в пересчете на глюкозу)

Органы лозы	К р а х м а л					Гемицеллюлозы				
	осенне-зимний период			период вегетации		осенне-зимний период			период вегетации	
	октябрь	февраль	март	июнь	сентябрь	октябрь	февраль	март	июнь	сентябрь
Однолетние побеги	13,54	7,03	11,31	3,20	10,66	14,14	11,93	14,89	11,12	17,45
Двухлетние побеги	15,24	6,91	10,75	4,76	10,99	15,58	13,00	14,20	18,23	17,31
Трехлетние побеги	15,47	7,26	10,11	7,10	12,53	16,12	13,64	15,64	16,97	16,82
Четырехлетние побеги	15,04	4,71	9,23	6,37	12,45	16,39	14,15	14,53	18,45	17,24
С т в о л	11,77	4,96	9,73	10,27	14,28	19,12	16,53	13,77	18,75	19,15
Подземный ствол	14,54	3,69	7,24	8,37	13,12	12,71	13,46	14,42	17,70	17,24
Основные корни	16,33	3,57	13,20	10,39	11,09	13,70	13,49	11,83	13,60	9,33
Корни 1—1,5 см	17,73	14,55	16,48	10,34	12,20	10,53	10,06	10,14	14,45	9,36
Корни 3—5 мм	24,95	16,22	18,45	9,90	16,16	10,52	10,62	11,41	12,77	9,42
Капилляры	22,55	16,50	13,00	9,55	12,76	10,20	10,15	9,68	15,60	7,78

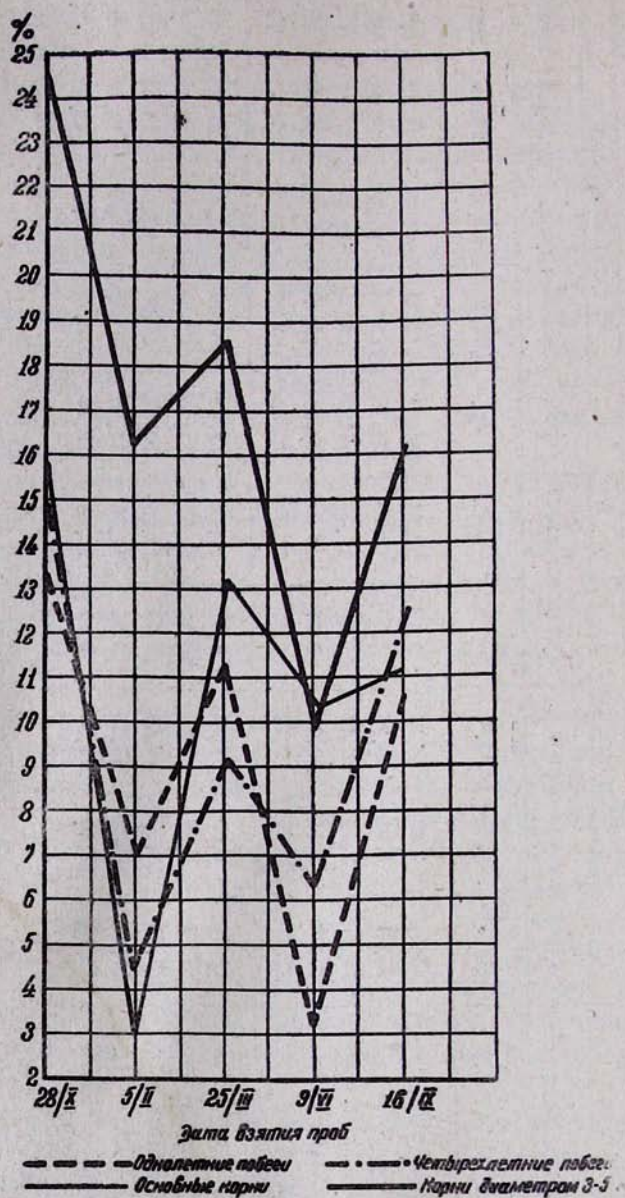


Рис. 2. Содержание крахмала в различных органах виноградного растения в разные периоды годичного цикла развития.

гидролиз крахмала (табл. 1 и рис. 2), который в различных органах протекает с неодинаковой интенсивностью.

Наиболее интенсивный гидролиз крахмала отмечается в более старых частях лозы—в четырехлетних побегах, в подземном стволе и в основных корнях. В указанных органах количество крахмала зимой по сравнению с осенью уменьшается в 3—4 раза, а в однолетних побегах уменьшается только наполовину.

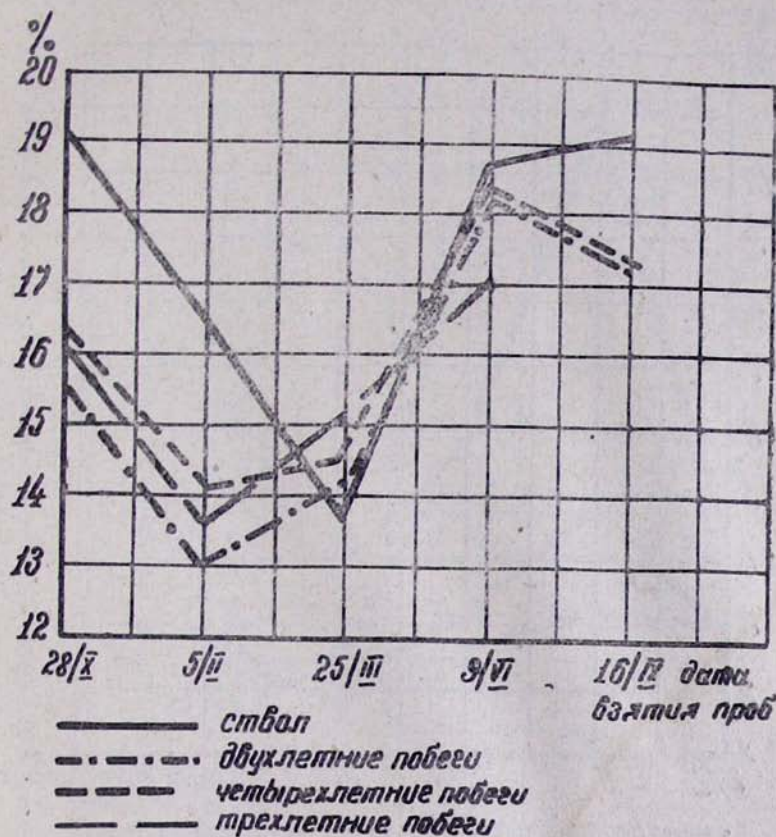


Рис. 3. Содержание гемицеллюлозы в различных органах виноградного растения в разные периоды годичного цикла развития.

Распад крахмала в подземном стволе и в основных корнях протекает более интенсивно, чем в надземных органах.

Е. З. Окнина и А. Я. Кузьмин (1955) интенсивность превращения запасных веществ, и в частности крахмала, связывают с глубиной покоя виноградной лозы. По данным А. Я. Кузьмина (1956), глубина покоя, а в связи с этим и интенсивность превращения веществ очень часто различны не только в отдельных органах, но и в различных клетках растения. Им установлено, что клетки побега виноградной лозы зимой проходят более глубокий покой, чем клетки почек.

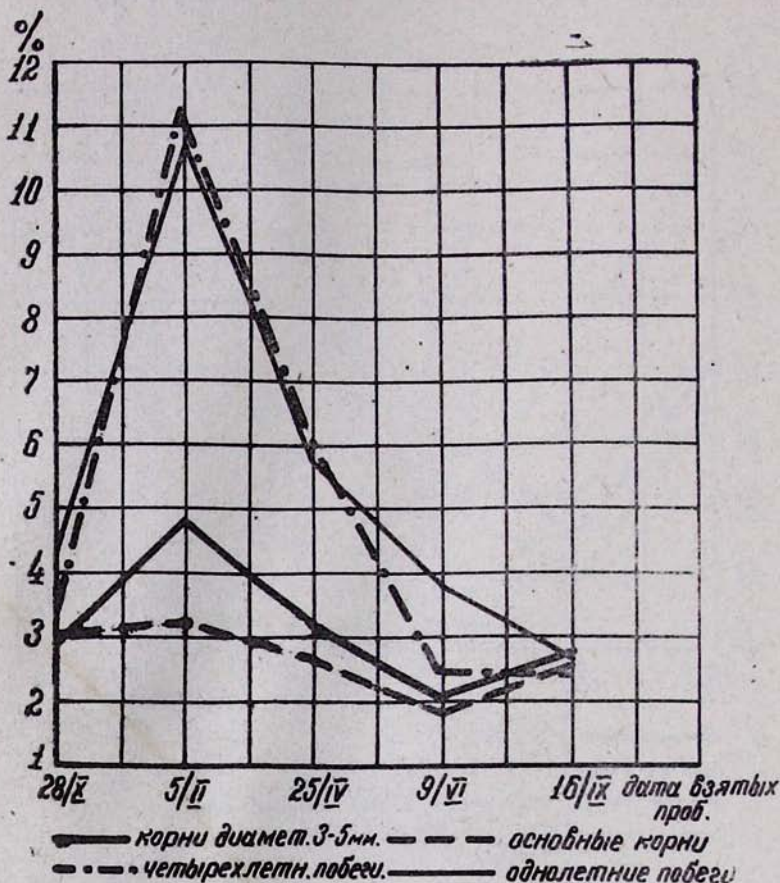


Рис. 4. Содержание сахаров в различных органах виноградного растения в разные периоды годового цикла развития.

Исходя из этого, можно предположить, что старые части лозы проходят более глубокий покой, в связи с чем в них происходит и более интенсивный гидролиз крахмала.

Содержание воднорастворимых сахаров в органах в период покоя и вегетации
(в процентах сухого вещества в пересчете на глюкозу)

Органы лозы	Сумма сахаров					Сахароза					Моносахариды				
	осенне-зимний период			период вегетации		осенне-зимний период			период вегетации		осенне-зимний период			период вегетации	
	ок-тябрь	фев-раль	март	июнь	сен-тябрь	ок-тябрь	фев-раль	март	июнь	сен-тябрь	ок-тябрь	фев-раль	март	июнь	сен-тябрь
Однолетние побеги	4,35	10,60	5,92	3,84	2,68	2,42	5,57	2,59	2,14	1,86	1,93	5,04	2,33	1,70	0,82
Двухлетние "	3,64	10,38	5,75	3,07	2,66	2,31	4,50	3,87	1,62	1,94	1,33	5,88	1,88	1,45	0,72
Трехлетние "	3,66	10,52	6,14	2,41	2,76	2,81	4,42	3,39	1,44	2,10	0,85	6,10	2,75	0,97	0,66
Четырехлетние "	3,28	11,21	5,92	2,42	2,42	2,48	4,38	3,50	1,45	1,95	0,80	6,83	2,42	0,97	0,47
С т в о л	3,62	7,05	3,58	1,37	2,54	2,89	3,21	2,82	0,85	2,18	0,73	3,84	0,76	0,52	0,36
Подземный ствол	3,57	5,38	2,56	1,45	2,50	2,90	2,58	2,02	1,09	1,97	0,67	2,80	0,54	0,36	0,53
Основные корни	3,11	3,38	2,55	1,71	2,55	3,11	2,17	2,55	1,71	2,55	Нет	1,21	Нет	Нет	Нет
Корни 1,0—1,5 см	3,27	4,02	2,84	2,44	3,29	3,27	3,01	2,84	2,44	3,29	"	1,01	"	"	"
Корни 3—5 мм	2,90	4,77	3,15	2,02	2,84	2,90	4,05	3,15	2,02	2,84	"	0,72	"	"	"
Капилляры	3,11	6,16	3,61	2,77	2,61	3,11	5,10	3,61	2,77	2,61	"	1,06	"	"	"

Содержание моносахаридов в органах лозы в годичном цикле
(в процентах сухого вещества в пересчете на глюкозу)

Органы лозы	Сумма моносахаридов				Глюкоза				Фруктоза			
	осенне-зимн. период			период вегетации	осенне-зимн. пер.			период вегетации	осенне-зимн. пер.			период вегетации
	октябрь	февраль	март		октябрь	февраль	март		октябрь	февраль	март	
Однолетние побеги	1,93	5,04	2,33	1,70	1,38	0,34	1,18	0,85	0,59	4,70	1,15	0,85
Двухлетние побеги	1,33	5,88	1,88	1,45	0,69	1,61	0,81	0,99	0,64	4,27	1,07	0,46
Трехлетние побеги	0,85	6,10	2,75	0,97	0,85	1,69	1,30	0,86	—	4,41	1,54	0,11
Четырехлетние побеги	0,80	6,83	2,42	0,97	0,34	1,14	0,99	0,86	0,46	5,69	1,43	0,11
С т в о л	0,73	3,84	0,76	0,52	0,42	1,04	0,22	0,52	0,31	2,80	0,54	Нет
Подземный ствол	0,67	2,80	0,54	0,36	0,52	0,52	0,32	0,36	—	2,28	0,22	Нет
Основные корни	Нет	1,21	Нет	Нет	Нет	1,21	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	„
Корни 1—1,5 см	„	1,01	„	„	„	1,01	„	„	„	„	„	„
Корни 3—5 мм	„	0,72	„	„	„	0,72	„	„	„	„	„	„
Капилляры	„	1,06	„	„	„	1,06	„	„	„	„	„	„

В осенне-зимний период, помимо крахмала, количественным изменениям в лозе подвергаются также гемицеллюлозы (табл. 1 и рис. 3). По мере снижения температуры воздуха содержание гемицеллюлоз в надземных органах уменьшается.

Как видно из табл. 1, в однолетних побегах количество крахмала и гемицеллюлоз в годичном цикле подвергается одинаковым изменениям. Этот факт нами наблюдался и ранее на других сортах винограда (Б. Л. Африкян, С. А. Марутян и Р. Г. Саакян, 1954).

В настоящей работе выяснилось (рис. 3), что количество гемицеллюлоз подвергается изменениям также и в многолетних побегах, и в стволе. Этот факт дополняет наши сведения о гемицеллюлозах как запасных формах углеводов лозы. В подземных органах, по нашим данным, содержание гемицеллюлоз в осенне-зимний период практически не изменяется.

Распад полисахаридов в органах лозы в осенне-зимний период сопровождается значительным увеличением в них содержания воднорастворимых сахаров (табл. 2 и рис. 4), главным образом, за счет моносахаридов. Из данных табл. 2 видно, что в многолетних побегах содержание моносахаридов увеличивается больше, чем в однолетних побегах.

В осенне-зимний период в четырехлетних побегах, где имел место и наиболее интенсивный гидролиз крахмала, процентное содержание моносахаридов увеличилось на 6,03%, тогда как в однолетних побегах — только на 3,12%.

Зимой в сумме моносахаридов превалирует фруктоза, содержание которой в надземных органах лозы значительно больше глюкозы (табл. 3). Следует отметить, что количественное превалирование фруктозы над глюкозой в течение года наблюдается только зимой при самых низких температурах воздуха.

Содержание сахарозы в зимний период в однолетних побегах увеличивается больше (3,15%), чем в более старых побегах, в то же время в стволе практически не изменяется.

Исследования показали, что в зимний период в надземных органах меняется также соотношение содержания сахарозы к моносахаридам. Исключение составляют однолетние побеги, где количество обоих сахаров почти равное. В остальных органах величина соотношений $\frac{\text{сахароза}}{\text{монозы}}$ резко падает ниже единицы (табл. 4).

Таблица 4

Изменение величины соотношения $\frac{\text{сахароза}}{\text{монозы}}$ в надземных органах лозы в период покоя и вегетации

Органы лозы	Осенне-зимний период			Период вегетации	
	октябрь	февраль	март	июнь	сентябрь
Однолетние побеги	1,2	1,1	1,1	1,2	2,2
Двухлетние .	1,7	0,7	2,0	1,1	2,6
Трехлетние .	3,3	0,7	1,2	1,4	3,1
Четырехлетние .	3,1	0,6	1,4	1,4	4,5
С т в о л	3,9	0,8	3,7	1,6	6,0

В надземных органах зимой наблюдается значительное преобладание суммы воднорастворимых сахаров над крахмалом. В связи с этим в феврале значительно уменьшается величина соотношения $\frac{\text{крахмал}}{\text{сахара}}$ (табл. 5).

У многолетних растений это весьма распространенное явление и рассматривается как защитное средство от вымерзания.

Таблица 5

Изменение величины соотношения $\frac{\text{крахмал}}{\text{сахара}}$ в побегах и корнях лозы в период покоя и вегетации

Органы лозы	Осенне-зимний период			Период вегетации	
	октябрь	февр.	март	июнь	сентябрь
Однолетние побеги	3,1	0,6	1,9	0,8	3,9
Двухлетние .	4,2	0,6	1,8	1,5	4,0
Трехлетние .	4,2	0,6	1,6	2,2	4,5
Четырехлетние .	4,5	0,4	1,5	2,6	5,1
С т в о л	3,2	0,6	2,7	7,5	5,6
Подземный ствол	4,3	0,6	2,8	5,7	5,2
Основные корни	5,2	1,0	5,1	4,9	4,3
Корни 1—1,5 см	—	3,8	5,8	4,2	3,1
Корни 3—5 мм	8,6	3,4	5,8	4,9	5,6
Капилляры	7,2	2,6	3,6	3,4	4,8

В корнях величина соотношения $\frac{\text{крахмал}}{\text{сахара}}$ в феврале также снижается, однако остается выше единицы, благодаря преобладанию крахмала над сахарами.

Следует отметить, что зимой весьма значительный распад крахмала в корневой системе, в отличие от надземных органов, не сопровождается соответствующим увеличением в них сахаров (табл. 2). Это, по-видимому, можно объяснить большим расходом сахаров корнями на более интенсивное дыхание и ростовые процессы, которые в них протекают непрерывно.

При распаде крахмала в числе воднорастворимых сахаров в побегах и корнях нами не было установлено появления мальтозы, которая, по данным Стоева (1949), является обязательным продуктом на пути распада крахмала и в большом количестве накапливается в тех частях лозы, где идет интенсивный распад крахмала.

К весне с повышением температуры воздуха имеет место ресинтез крахмала, что связано с выходом виноградной лозы из покоя.

Как видно из данных табл. 1 и рис. 2, с начала февраля до конца марта во всех органах лозы увеличивается количество крахмала, в результате чего в годичном цикле лозы наступает второй крахмальный максимум (весенний максимум).

Ресинтез крахмала в побегах по сравнению с осенне-зимним гидролизом проходит менее интенсивно. Наибольшее увеличение крахмала в надземных органах (в стволе) в марте составляет 4,77%, а в подземных—9,63%.

К весне наблюдающееся увеличение содержания крахмала в надземных органах лозы сопровождается уменьшением моносахаридов и отчасти сахарозы.

Сумма моносахаридов в надземных органах весной уменьшается на 2,71—4,41%, а сахароза—лишь в пределах 0,39—1,03%, за исключением однолетних побегов, где содержание моносахаридов и сахарозы понижается в равных количествах.

В сумме сахаров в надземных органах весной снова преобладает количество сахарозы, в связи с чем и возрастает величина соотношения $\frac{\text{сахароза}}{\text{монозы}}$ (табл. 4).

В марте в корнях не было обнаружено моносахаридов, а количество сахарозы уменьшилось менее, чем в надземных органах.

Из приведенных данных следует, что как при распаде, так и при ресинтезе крахмала в многолетних побегах количество моносахаридов по сравнению с сахарозой подвергается более резким изменениям. Можно предполагать, что указанные процессы преимущественно идут через моносахариды.

Таким образом, предвегетационный период лозы характеризуется ресинтезом крахмала.

Известно, что до появления листьев все ростовые процессы в лозе протекают за счет собственных резервов пластических веществ растения. В связи с этим в начале вегетации в биохимических процессах лозы происходят соответствующие изменения. Накопившийся в результате ресинтеза крахмал весной вновь превращается в растворимые, легко мобилизуемые формы сахаров.

Начиная с конца марта во всех органах лозы, за исключением ствола, наблюдается уменьшение количества крахмала (табл. 1), что по существу определяет начало вегетации.

Наиболее интенсивный гидролиз крахмала в начале вегетации в противоположность зимнему периоду наблюдается в более молодых частях лозы—в однолетних и двухлетних побегах и в тонких корнях.

В надземных органах с возрастом древесины падает интенсивность гидролиза крахмала. В однолетних побегах количество крахмала уменьшается на 8,11%, а в четырехлетних побегах — на 2,86%. В стволе как надземном, так и подземном содержание крахмала в июне даже несколько увеличивается. Аналогичная картина наблюдается и в прочих подземных органах—в основных корнях количество крахмала уменьшается на 2,81%, а в более молодых—на 8,65%.

Таким образом, в начале вегетации лозы наиболее существенным изменениям подвергается запас пластических веществ более молодых органов лозы.

Весенний гидролиз крахмала в органах лозы не сопровождается увеличением в них содержания сахаров. За этот период потребность растения в сахарах настолько возрастает, что и позже (июнь) при появлении у растений активно вегетиру-

ющих органов не наблюдается отложения углеводов в многолетних частях лозы.

Наоборот, во всех органах лозы имеет место одновременное уменьшение крахмала и суммы сахаров (табл. 1 и 2), и в период цветения, в самый напряженный для растения период в годичном цикле развития, наблюдается наименьшее содержание суммы углеводов (крахмал+сахара).

В надземных органах уменьшение общего количества сахаров происходит неодинаково. В четырехлетних побегах количество сахаров уменьшается в два раза больше, чем в однолетних, вследствие чего в последних отмечается сравнительно высокое содержание сахаров. В этот период, по-видимому, сахара из многолетних побегов передвигаются в однолетние, к распускающимся почкам.

Таким образом, пластические вещества многолетней древесины используются растением и после перезимовки лозы, благодаря чему в начале вегетации обеспечивается нормальный ход жизненных процессов и лоза не испытывает голодания, даже при весьма ничтожной синтетической деятельности появившихся молодых листочков.

Б. И. Библина (1954) в своих исследованиях приходит к выводу, что запас пластических веществ в старой древесине виноградной лозы используется растением в начале вегетации и как защитное средство в неблагоприятных условиях среды. В период же вегетации использование запасных пластических веществ происходит за счет более молодой древесины. Виноградный куст в основном развивается за счет использования пластических веществ, поступающих из листьев.

В работе А. М. Негруля и Л. Т. Никифоровой (1955) показано, что при недостаточной облиственности лозы возможно использование запасов пластических веществ многолетних органов лозы для роста побегов и созревания ягод.

Несмотря на значительное уменьшение содержания крахмала во всех органах лозы, его количество в июне превалирует над сахарами, за исключением однолетних побегов, где величина соотношения $\frac{\text{крахмал}}{\text{сахара}}$ ниже единицы (табл. 5).

В корнях по сравнению с надземными органами содержание сахаров в годичном цикле изменяется менее существенно (рис. 4).

Содержание гемицеллюлоз весной подвергается противоположным изменениям крахмала. За исключением однолетних побегов, где, наряду с крахмалом, значительно уменьшается и содержание гемицеллюлоз (на 3,77%), в остальных органах за этот период количество гемицеллюлоз увеличивается и достигает своего максимума (рис. 3).

Определенный сдвиг в сторону накопления крахмала в растении отмечается лишь после периода цветения, когда усиливаются синтетические процессы, а напряженность в углеводном обмене ослабляется.

По нашим данным, с июня по сентябрь в органах лозы наблюдается усиленное накопление крахмала, которое в надземных органах протекает более интенсивно (табл. 1 и рис. 2). Содержание же сахаров уменьшается незначительно. Лоза вновь подготавливается к зимовке.

Таким образом, на протяжении всего года в соответствии с изменением внешних условий и фазами развития в углеводном комплексе лозы происходят взаимопревращения одних форм углеводов в другие.

Таблица 6

Содержание целлюлозы в органах лозы в период покоя и вегетации (в проц. на сухое вещество в пересчете на глюкозу)

Органы лозы	Осенне-зимний период			Период вегетации	
	октябрь	февраль	март	июнь	сентябрь
Однолетние побеги	29,96	32,77	25,52	17,88	20,68
Двухлетние "	30,49	32,37	29,15	12,13	32,12
Трехлетние "	30,09	33,67	27,50	16,97	28,61
Четырехлетние "	33,74	35,12	29,07	11,66	28,78
С т в о л	36,20	33,70	32,45	21,19	24,61
Подземный ствол	32,37	34,57	32,45	17,70	23,38
Основные корни	31,16	34,51	21,21	14,57	18,66
Корни 1—1,5 см	24,62	21,11	—	14,99	21,40
Корни 3—5 мм	17,97	19,86	17,39	17,03	18,85
Капилляры	17,50	17,00	15,77	17,22	13,96

Изменение содержания целлюлозы в лозе

Осенью содержание целлюлозы в различных органах лозы неодинаково. В надземных органах с возрастом побега процентное содержание целлюлозы возрастает, достигая максимума в стволе (36,20%), наименьшее содержание обнаружено в тонких корнях (17,97%, табл. 5).

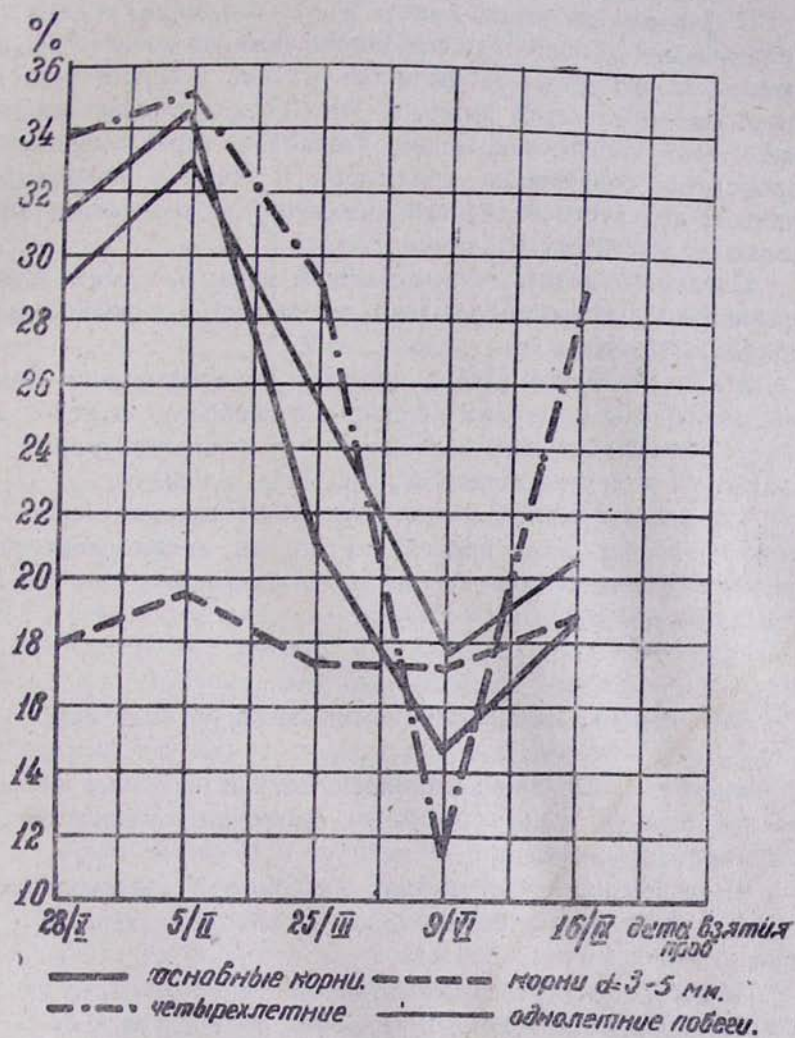


Рис. 5. Содержание целлюлозы в различных органах виноградного растения.

Из полученных нами данных одновременно следует, что количество целлюлозы в годичном цикле развития лозы подвергается весьма существенным изменениям (рис. 5).

С октября по февраль в органах лозы наблюдается некоторое увеличение содержания целлюлозы, за исключением тонких корней, где процентное содержание целлюлозы в течение всего года остается почти на одинаковом уровне.

С февраля по июль имеет место снижение содержания целлюлозы. Наиболее существенное снижение количества целлюлозы за это время наблюдается в июне, в период цветения лозы. Как отмечалось выше, в этот период в лозе наблюдалось наименьшее содержание углеводов (крахмал+сахара). Процентное содержание целлюлозы в органах лозы в июне доходит до своего годичного минимума, а количество гемицеллюлоз достигает максимума.

Следует отметить, что, по нашим данным, в более старых органах количество целлюлозы уменьшается больше, чем в молодых органах лозы.

М. В. Каструбин (1955), исследуя количественные изменения целлюлозы в стеблях пшеницы в процессе развития растения, высказывает предположение, что целлюлоза может превращаться в другие вещества, например, в ксилан.

Из данных табл. 6 видно, что новое накопление целлюлозы в органах лозы происходит только после цветения, в результате чего ее количество в сентябре вновь значительно увеличивается.

Изменение активности амилазы в органах лозы

Известно, что при взаимопревращении крахмала и сахара весьма важную роль выполняют ферменты, участвующие в этих превращениях.

В растениях среди полиаз наибольшее значение имеют амилазы, под действием которых происходит гидролиз крахмала.

Известно, что усиление активности амилазы тесно связано со значительным снижением температуры воздуха.

Из данных табл. 7 видно, что с понижением температуры (весенне-зимний период) в надземных органах наблюдается

Активность амилазы в органах лозы в различные периоды ее жизнедеятельности (в мг глюкозы на 1 г сухого вещества за 24 часа)

Органы лозы	Осенне-зимний период			Период вегетации	
	октябрь	февраль	март	июнь	сентябрь
Однолетние побеги	17,2	38,0	29,6	16,9	10,80
Двухлетние "	17,2	37,3	31,0	16,4	16,20
Трехлетние "	20,4	45,2	24,0	11,4	10,10
Четырехлетние "	21,3	28,9	26,6	8,5	10,50
С т в о л	20,4	23,6	22,4	7,2	9,6
Подземный ствол	15,6	12,0	9,9	5,3	14,9
Основные корни	20,1	11,8	не обнар.	1,6	14,9
Корни 1—1,5 см	21,6	15,5	"	не обнар.	17,6
Корни 3—5 мм	8,7	—	2,2	9,2	5,3

усиление деятельности амилазы, тогда как в корнях ее активность падает.

В осенне-зимний период усиление активности амилазы сопровождается уменьшением количества крахмала (рис. 6). Кривые, изображающие активность амилазы и содержание крахмала, показывают, что температурный минимум воздуха (в феврале $-8,5^{\circ}$) совпадает с крахмальным минимумом и максимальной активностью амилазы. К весне с повышением температуры воздуха активность амилазы в побегах резко падает, а количество крахмала в них увеличивается.

В корнях активность амилазы за этот период снижается, и в марте в двух случаях даже не была обнаружена.

В период июнь-сентябрь активность амилазы в побегах продолжает падать, достигая своего минимума в сентябре.

Таким образом, в осенне-зимний период существует тесная взаимосвязь между действием амилазы и количественным изменением крахмала в надземных органах лозы, а в остальных периодах этого не наблюдается.

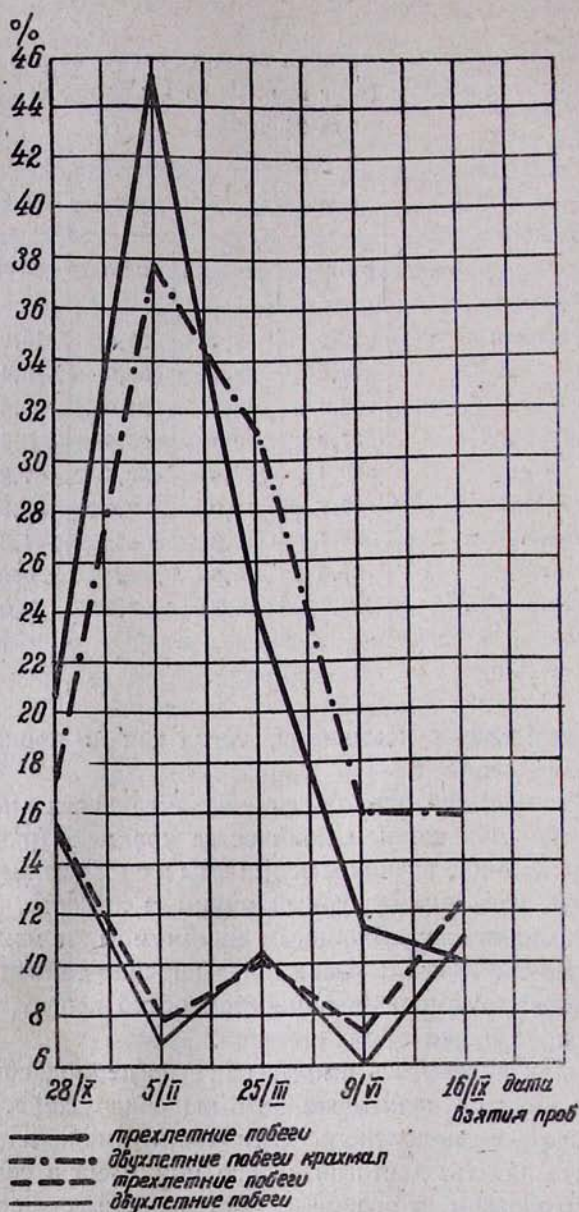


Рис. 6. Изменение активности амилазы и содержания крахмала в побегах виноградного растения в разные периоды годичного цикла развития.

Изменение активности пероксидазы в органах лозы

В сложных биохимических превращениях веществ весьма важную роль играют окислительно-восстановительные процессы, катализируемые соответствующими ферментами.

Из групп этих ферментов в органах лозы нами изучалась активность пероксидазы в различные периоды жизни лозы.

Результаты наших исследований показали, что в лозе в течение годового цикла развития активность пероксидазы подвергается весьма существенным изменениям (табл. 8 и рис. 7).

Таблица 8

Активность пероксидазы в органах лозы в различные периоды ее жизнедеятельности (в мг пурпурогаллина за 10 минут на 1 г ацетонового препарата)

Органы лозы	Осенне-зимний период			Период вегетации	
	октябрь	февраль	март	июнь	сентябрь
Однолетние побеги	11,36	14,12	7,72	6,76	2,31
Двухлетние "	7,42	12,37	7,42	2,64	3,30
Трехлетние "	8,58	11,55	6,43	4,62	2,31
Четырехлетние "	6,60	9,57	4,45	5,28	2,31
С т в о л	7,26	11,55	2,64	2,14	2,14
Подземный ствол	2,64	4,78	3,13	2,97	2,14
Основные корни	4,95	8,58	3,13	3,79	1,98
Корни 1—1,5 см	5,28	9,58	4,78	7,42	5,18
Корни 3—5 мм	13,36	16,56	5,44	12,04	7,75
Капилляры	13,36	13,69	5,94	14,68	21,94

Кроме того, выяснилось, что в различных органах лозы активность пероксидазы неодинакова.

В надземных органах наибольшая активность осенью отмечается в однолетних побегах, а в подземных—в тонких корнях. Эта разница в активности пероксидазы проявляется и в дальнейшем—на протяжении почти всего года.

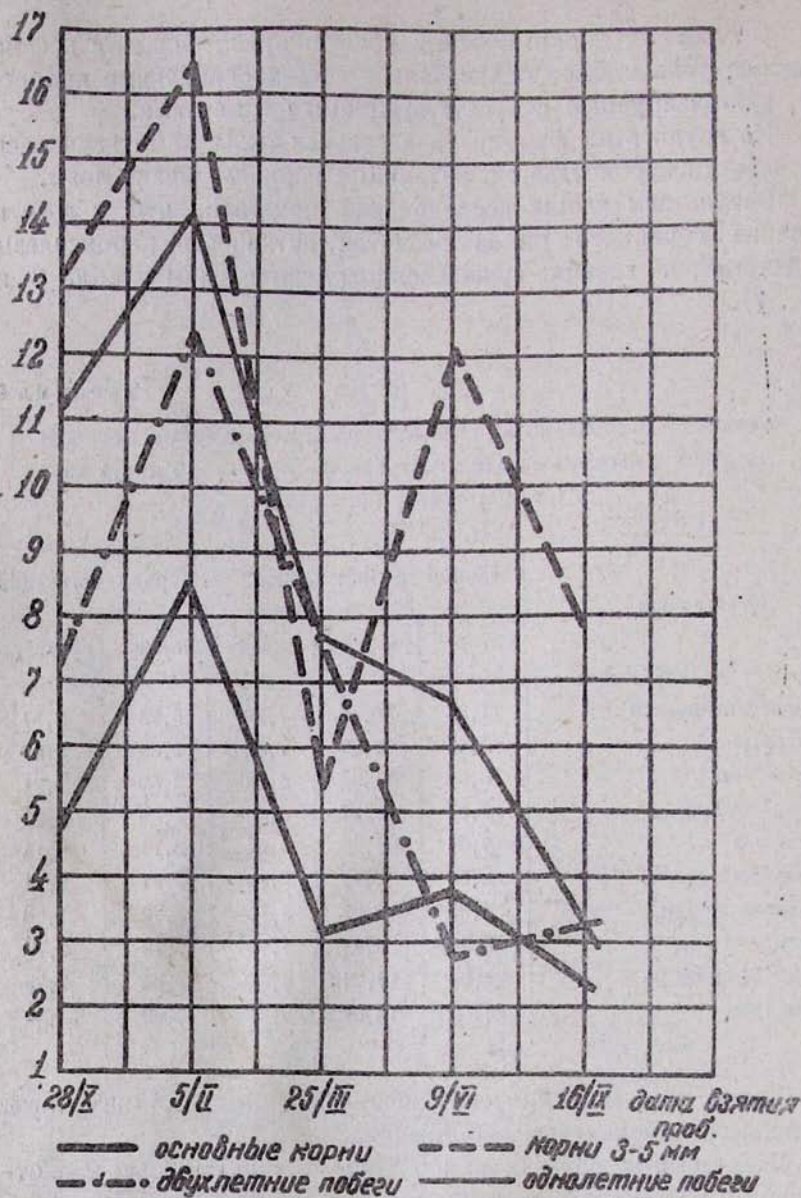


Рис. 7. Активность пероксидазы в различных органах виноградного растения в разные периоды годичного цикла развития.

Активирование пероксидазы наблюдается в связи с понижением температуры воздуха, что, очевидно, является приспособительной реакцией растительного организма к низким температурам.

Наибольшая активность пероксидазы во всех органах лозы отмечается при самых низких температурах—в феврале. В марте в связи с повышением температуры воздуха наблюдается значительное снижение активности пероксидазы. В июне в корнях активность пероксидазы вновь повышается, а в надземных органах продолжает снижаться.

В период вегетации по сравнению с осенне-зимним периодом в органах лозы отмечается более низкая активность пероксидазы.

Изменение содержания азотистых веществ в органах лозы

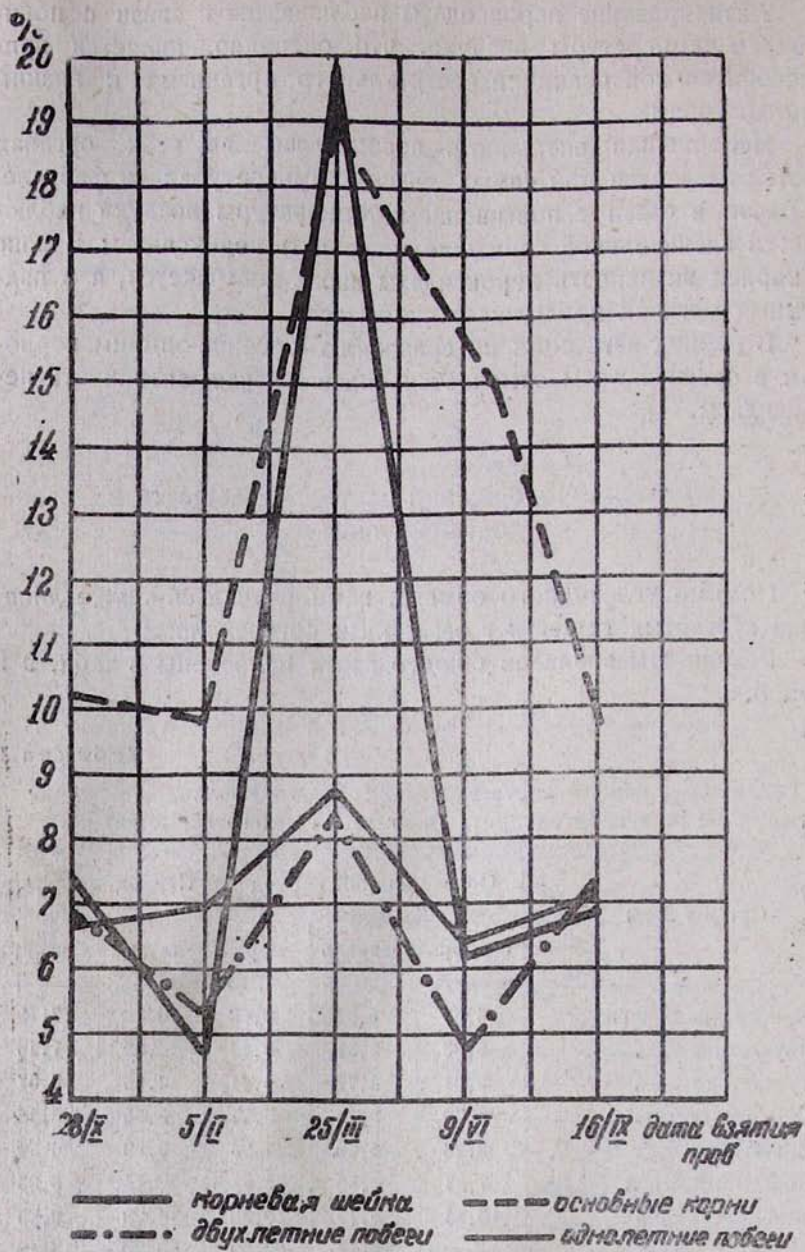
Помимо углеводного обмена, нами изучалась также динамика азотистых веществ в различных органах лозы.

Результаты анализов общего азота приведены в табл. 9 и рис. 8.

Таблица 9

Содержание общего азота в органах лозы в различные периоды ее жизнедеятельности (в мг на 1 г сухого вещества)

Органы лозы	Осенне-зимний период			Период вегетации	
	октябрь	февраль	март	июнь	сентябрь
Однолетние побеги	6,63	6,81	8,68	6,32	7,19
Двухлетние .	6,93	5,31	8,44	4,66	7,16
Трехлетние ,	5,91	4,77	6,41	4,66	5,57
Четырехлетние .	6,40	3,48	5,77	5,35	5,44
С т в о л	5,76	4,48	7,95	5,98	6,51
Подземный ствол	7,27	4,65	19,91	6,14	6,95
Основные корни	10,14	9,79	18,90	14,78	9,86
Корни 1—1,5 см	—	10,49	22,99	20,20	15,48
Корни 3—5 мм	12,46	12,69	16,74	18,69	14,86
Капилляры	10,10	10,05	17,95	19,10	14,66



ис. 8. Содержание общего азота в различных органах виноградного растения в разные периоды годичного цикла развития.

Полученные данные указывают на изменчивость содержания общего азота в органах лозы в годичном цикле развития. Вместе с тем из данных табл. 9 следует, что содержание азота в течение всего года в подземных органах значительно выше, чем в надземных.

Среди побегов разного возраста сравнительно высокое содержание азота наблюдается в однолетних побегах.

В годичном цикле развития в надземных органах лозы дважды имеет место снижение содержания азота: в зимний период—в феврале и в период полного цветения лозы—в июне.

Максимум содержания азота во всех органах лозы отмечается весной—в марте. В этот период увеличение количества азота особенно четко выражено в подземных органах.

В Ы В О Д Ы

На основании биохимических исследований виноградного растения, проведенных в годичном цикле его развития, можно прийти к следующим выводам:

1. Виноградная лоза зиму встречает с большими запасами полисахаридов—крахмала и гемицеллюлоз,—содержание которых в лозе значительно преобладает над воднорастворимыми сахарами.

2. Содержание различных форм углеводов в разных органах лозы перед зимовкой различно: в надземных органах гемицеллюлозы количественно превалируют над крахмалом, а в корнях, наоборот, содержание крахмала значительно превышает количество гемицеллюлоз.

Содержание целлюлозы в надземных органах с возрастом побега увеличивается, достигая своего максимума в стволе, а наименьшее содержание ее обнаружено в корнях.

Осенью количество общего сахара в различных органах лозы практически одинаково. В надземных частях в сумме сахаров превалирует сахароза. В корнях моносахаридов не обнаружено, и весь сахар представлен в виде сахарозы.

3. Осенне-зимний период (октябрь—февраль) характеризуется односторонним гидролизом полисахаридов, и в частности крахмала, содержание которого в кусте доходит до своего минимума при самых низких температурах воздуха. Наиболее интенсивный гидролиз крахмала отмечается в более старых

частях лозы. При неблагоприятных зимних условиях растением используются также запасные вещества многолетней древесины и корней.

4. Осенне-зимний гидролиз крахмала в надземных органах сопровождается значительным увеличением в них воднорастворимых сахаров, в результате чего количество растворимых сахаров в это время достигает своего годовичного максимума. В зимний период в надземных органах превалирует содержание фруктозы над глюкозой.

В отличие от надземных частей в корневой системе лозы весьма значительный распад крахмала не сопровождается соответствующим увеличением в них сахара. По-видимому, это связано с большим расходом сахаров на интенсивное дыхание и непрерывно протекающие в корнях ростовые процессы.

В корнях, помимо сахарозы, зимой в небольшом количестве обнаружены также моносахариды.

При распаде крахмала в побегах и в корнях нами не было установлено появление мальтозы.

5. К весне (февраль—март) с повышением температуры воздуха имеет место ресинтез крахмала, в результате чего во всех органах лозы значительно увеличивается количество крахмала, и в годовичном цикле лозы наступает второй крахмальный максимум (весенний максимум). Ресинтез крахмала в органах лозы сопровождается количественным уменьшением главным образом, моносахаридов и отчасти сахарозы.

6. В начале вегетации (март—июнь) в биохимических процессах лозы происходят изменения—крахмал вновь превращается в растворимые, легко мобилизуемые формы сахаров. Весной наиболее интенсивный гидролиз крахмала отмечается в более молодых частях лозы—в однолетних и двухлетних побегах и в тонких корнях.

Наряду с крахмалом, в органах лозы одновременно уменьшается и количество сахаров. В этот период в лозе установлено наименьшее содержание углеводов (крахмал + сахара).

7. Определенный сдвиг в сторону накопления крахмала в лозе отмечается лишь после периода цветения, когда усиливаются синтетические процессы и в углеводном обмене напряженность ослабляется.

8. Количественным изменениям гемицеллюлозы подвергаются не только в однолетних побегах, но и в многолетних. В период осенне-зимнего покоя их количество уменьшается, а в период цветения — увеличивается и достигает своего максимума.

9. Количество целлюлозы в надземных органах в годичном цикле развития лозы подвергается весьма существенным изменениям. Наиболее значительное снижение наблюдается в июне в период цветения лозы.

10. В надземных органах в осенне-зимний период существует тесная взаимосвязь между действием амилазы и количественным изменением крахмала. В остальных периодах этого не наблюдается.

11. Сравнительно высокая активность пероксидазы установлена в однолетних побегах и в тонких корнях. В годичном цикле развития лозы максимальная активность пероксидазы приходится на зимний период и совпадает с температурным минимумом.

12. Максимальное содержание азотистых веществ в лозе отмечается весной — в марте. В течение всего года количество общего азота в подземных органах значительно выше по сравнению с надземными органами.

ЛИТЕРАТУРА

- Африкян Б. Л.*—1957. Биохимическая характеристика гибридных семян винограда. „Биохимия виноделия“. Сб. 5, Изд-во Акад. наук СССР, Москва.
- Африкян Б. Л., Марутян С. А., Саакян Р. Г.*—1954. О формах запасных углеводов виноградной лозы. Доклады Акад. наук СССР, т. 96, № 6.
- Белозерский А. Н., Проскуряков Н. И.*—1951. Практическое руководство по биохимии растений. Гос. изд-во „Советская наука“, Москва.
- Библица Б. И.*—1954. К вопросу о роли запаса пластических веществ многолетней древесины виноградного куста. „Известия Молдавского филиала Акад. наук СССР“, № 4.
- Бокучава М. А., Шуберт Т. А., Попов В. Р.*—1948. Окислительные ферменты чайного листа, Биохимия, т. 13, вып. 1.
- Каструбин М. В.*—1955. Об образовании и превращении гемицеллюлоз в стеблях пшеницы, Биохимия, т. 20, вып. 3.

- Кондо И. Н. и Кондо Г. Ф.* — 1952. Динамика углеводного комплекса виноградной лозы на протяжении года. Доклады Акад. наук УзССР, № 10.
- Кузьмин А. Я.* — 1956. Морозоустойчивость и глубина покоя, „Виноделие и виноградарство СССР“, № 7.
- Марутян С. А.* — 1953. О биохимических особенностях раннеспелости и позднеспелости виноградной лозы, „Биохимия виноделия“, Сб. 4, Изд-во Акад. наук СССР, Москва.
- Негруль А. М., Никифорова Л. Т.* — 1955. Взаимосвязи между органами виноградного растения, „Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии“, № 3.
- Окнина Е. З. и Кузьмина А. Я.* — 1955. Изучение глубины покоя у винограда, как фактора морозоустойчивости в условиях северного виноградарства, „Труды Ин-та физиологии растений им. Тимирязева“, т. IX.
- Саакян Р. Г.* — 1956. Биохимические особенности морозостойкости виноградной лозы, „Вопросы виноградарства и виноделия“ Изд. АН АрмССР. Труды, вып. 2, Изд-во Акад наук АрмССР, Ереван.
- Стоеъ К. Д.* — 1949. О путях синтеза и распада крахмала виноградного куста. Биохимия, т. 14, вып. 1.
- Стоеъ К. Д.* — 1952. Биохимический анализ виноградного растения в годовичном цикле развития, „Виноделие и виноградарство СССР“, № 12.
- Winkler A. I. and Williams W. O.* — 1945. *Starck and sugars of Vitis vinifera. Plant Physiology, vol. 20, № 3.*

ԲԻՈԹԻՄԻԱԿԱՆ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ ԽԱՂՈՂԻ ՎԱՋԻ
ՕՐԳԱՆՆԵՐՈՒՄ ՆՐԱ ԶԱՐԳԱՑՄԱՆ
ՏԱՐԵԿԱՆ ՑԻԿԼԻ ԸՆԹԱՑՔՈՒՄ

ԱՄՓՈՓՈՒՄ

Ներկա աշխատանքի նպատակն է եղել ուսումնասիրել խաղողի վազի ածխաջրատային կոմպլեքսի քանակական փոխարկումների բնութիւնը և մի քանի ֆերմենտների գործունեութիւնը վազի տարեկան ցիկլի ընթացքում:

Ուսումնասիրութիւնը տարվել է խաղողի Ոսկեհատ փոփոխակի վրա հինգ ժամկետներում. աշնանը՝ ալգեթաղից առաջ, ձմռանը՝ կրիտիկական ջերմաստիճաններից հետո, գարնանը՝ ալգեթացից հետո, վազի ծաղկման շրջանում և պտուղների ֆիզիոլոգիական հասունացման շրջանում:

Ուսումնասիրվել են վազի վերերկրյա և ստորերկրյա օրգանները առանձին-առանձին:

Որոշվել են ածխաջրատների տարբեր ձևերի քանակութիւնները (գլյուկոզա, ֆրուկտոզա, սախարոզա, օսլա, հեմիցելլուլոզներ, ցելլուլոզա), ընդհանուր ազոտի քանակը և պերօքսիդազա ու ամիլազա ֆերմենտների ակտիվութիւնը:

Ստացված տվյալների հիման վրա կարելի է գալ հետևյալ եզրակացութիւնների:

1. Ձմռան հանգստի շրջանը վազը դիմավորում է պոլիսախարիդների մեծ պաշարներով, որոնց պարունակութիւնը զգալի գերակշռում է շաքարների քանակին:

2. Աշնանը ածխաջրատների առանձին ձևերի պարունակութիւնը վազի օրգաններում տարբեր է: Վերերկրյա մասում հեմիցելլուլոզները քանակապես գերակշռում են օսլային, իսկ արմատներում, ընդհանրապէս, օսլայի պարունակութիւնն է գերակշռում հեմիցելլուլոզներին: Յելլուլոզայի պարունակութիւնը վերերկրյա օրգաններում

ավելանում է ըստ տարիքի հասնելով մաքսիմումի ցողունում, իսկ նրա ամենացածր պարունակությունը հայտարարված է բարակ տրամասներում:

Ընդհանուր շաքարների քանակությունը վազի տարբեր օրգաններում աշնանը համարյա նույնն է, սակայն տարբեր է առանձին ձևերի պարունակությունը: Վերերկրյա մասում սախարոզայի քանակը գերակշռում է մոնոսախարիդներին, իսկ արմատային սխտեմում մոնոսախարիդները լրիվ բացակայում են և ամբողջ լուծվող շաքարը ներկայացված է սախարոզայի ձևով:

3. Աշնանային-ձմեռային հանգստի շրջանը (հոկտեմբեր-փետրվար) բնորոշվում է պոլիսախարիդների և առանձնապես օսլայի հիդրոլիզով, որի հետևանքով օսլայի պարունակությունը վազի մեջ հասնում է մինիմումի ամենացածր ջերմաստիճանային պայմաններում:

Օսլայի համեմատաբար ինտենսիվ հիդրոլիզ տեղի ունի վազի բազմամյա մասերում: Սա ցույց է տալիս նրանց պաշարանյութերի օգտագործման հնարավորությունն ու անհրաժեշտությունը բույսի կողմից ձմռան անբարենպաստ պայմաններում:

4. Օսլայի աշնանային-ձմեռային հիդրոլիզը վերերկրյա մասում ուղեկցվում է լուծվող շաքարների զգալի ավելացումով, որի հետևանքով գլյուկոզայի, ֆրուկտոզայի և սախարոզայի քանակները հասնում են իրենց տարեկան մաքսիմումին:

Ի տարբերություն վերերկրյա մասի՝ արմատներում օսլայի հիդրոլիզը չի ուղեկցվում շաքարների համապատասխան ավելացումով, որն ըստ երևույթին կապված է արմատային սխտեմի ավելի ինտենսիվ կենսագործունեության հետ:

Արմատներում բացի սախարոզայից ձմռանը հայտարարված են նաև քիչ քանակներով մոնոսախարիդներ: Սակայն մեր տվյալներով վազի տարեկան ցիկլի ընթացքում չի հաստատվում մալտոզայի առկայությունը ոչ մատերում և ոչ արմատներում:

5. Ջերմաստիճանի բարձրացմանը զուգընթաց (փետրվար-մարտ) տեղի է ունենում օսլայի ռեսինիֆիկացիա, որի հետևանքով վազի բոլոր օրգաններում զգալի ավելանում է օսլայի պարունակությունը և վազի տարեկան ցիկլում նշվում է օսլայի երկրորդ մաքսիմումը (գարնանային մաքսիմում): Օսլայի ռեսինիֆիկացիա ուղեկցվում է գլյուկոզայից մոնոսախարիդների քանակի պակասումով:

6. Վեգետացիայի սկզբում (մարտ-հունիս) տեղի են ունենում բիոքիմիական համապատասխան փոփոխություններ—օսլան կրկին վեր է ածվում լուծվող շաքարների: Դարնանը օսլայի համեմատաբար ինտենսիվ փոխարկումը շաքարների տեղի է ունենում վազի երկրասարդ օրգաններում—միամյա, երկամյա մատներում և բարակ

արմատներում: Այսպիսով, բուլի կենսադոբոնեութիւնն ավելի ակտիւ շրջանում ծախսվում են գլխավորապէս ավելի երիտասարդ օրգանների պաշարանյութերը:

Օսլայի գարնանային հիդրոլիզն ունի մի ուրիշ առանձնահատկութիւնն է. նա չի ուղեկցվում շաքարների ավելացումով, այլ ընդհակառակը՝ օսլայի քանակին զուգընթաց պակասում է նաև շաքարների քանակը: Այս շրջանում վազի մեջ ածխաջրատների ընդհանուր պարունակութիւնը հասնում է մինիմումի:

7. Վազի մեջ օսլայի կուտակումը տեղի է ունենում միայն ծաղկման շրջանից հետո, երբ ուժեղանում են սինթեզի պրոցեսները և ածխաջրատների փոխանակութիւնն մեջ թուլանում է լարվածութիւնը:

8. Վազի տարեկան ցիկլի ընթացքում հեմիցելլուլոզների քանակութիւնը փոփոխութիւնն է ենթարկվում ոչ միայն մատերում, այլ նաև բաղմամբ մասերում: Ձմռան հանգստի շրջանում նրանց քանակութիւնը զգալի պակասում է, իսկ ծաղկման շրջանում հասնում մաքսիմումի:

9. Վազի վերերկրյա մասում ցելլուլոզայի քանակութիւնը նույնպէս ենթարկվում է էական փոփոխութիւնների, առանձնապէս պակասում է ծաղկման շրջանում:

10. Ձմռան հանգստի շրջանում ամիլազայի գործունեութիւնն և օսլայի քանակական փոփոխութիւնների միջև վազի վերերկրյա մասում գոյութիւն ունի փոխադարձ կապ, որը սակայն վազի վեգետացիայի ընթացքում չի նկատվում:

11. Պերօքսիդազայի համեմատաբար մեծ ակտիւութիւնն է նկատվում վազի երիտասարդ օրգաններում—մատերում և բարակ արմատներում, իսկ տարեկան ցիկլում մաքսիմալ ակտիւութիւնը հալտաբերվում է ձմռան շրջանում և համընկնում է ջերմաստիճանային մինիմումին:

12. Ազոտային նյութերի մաքսիմալ պարունակութիւնը վազի մեջ նկատվում է հաբնանը—մարտ ամսին: Ամբողջ տարվա ընթացքում ընդհանուր ազոտի քանակութիւնն արմատներում վերերկրյա մասի համեմատութեամբ զգալի բարձր է:

