

К. С. ПОГОСЯН, И. А. СКЛЯРОВА

ВЛИЯНИЕ НИЗКИХ МИНУСОВЫХ ТЕМПЕРАТУР НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ ПОБЕГОВ ВИНОГРАДА И НА АКТИВНОСТЬ ИХ ОКИСЛИТЕЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ

В условиях юга Армении нами [2] исследован характер дыхания побегов винограда в течение года с одновременным гистохимическим определением активности и локализации в тканях побега окислительно-восстановительных ферментов — цитохромоксидазы и пероксидазы. При этом между морозостойкими и неморозостойкими сортами винограда выраженных различий мы не обнаружили. Показано, что в период зимнего покоя энергия дыхания и активность цитохромоксидазы в тканях побега у обеих форм резко снижается.

Связи между процессом дыхания, активностью цитохромоксидазы и температурными условиями, с одной стороны, и поведением в тканях пероксидазы — с другой, зарегистрировано не было.

В настоящей работе освещены вопросы энергии дыхания и поведения окислительных ферментов побега винограда под влиянием обработки минусовыми температурами, примененными в целях повышения морозостойкости. Объектами для изучения были выбраны те же формы, что и в упомянутой работе.

Воскеат — широко распространенный местный слабоморозостойкий сорт. Гибрид 846/5 — (Сеянец Маленгра $\times$ F₁ Гарандмак $\times$ Риштер 31) морозостойкий, выведенный отделом селекции Института ВВиП.

Для развития максимальной морозостойкости виноградного растения брались побеги текущего года опытных сортов в середине осени. В период I фазы закаливания при пониженных температурах в течение 30 дней, постепенно понижая температуру до -30°C , получали искусственную лабораторную закалку.

Определение интенсивности дыхания, а также активности и локализации ферментов цитохромоксидазы и пероксидазы проводилось после выдерживания побегов при температурах -10° , -20° , -30°C с последующим оттаиванием до $+2^{\circ}\text{C}$ в течение 24 часов.

Определение дыхания побегов велось по методу Варбурга при температуре 28°C . Контролем служили побеги, срезанные с не укрытых на зиму кустов, находившихся при плюсовых температурах и не подвергавшихся охлаждению в лабораторных условиях.

Определение локализации и активности ферментов осуществлялось с помощью гистохимической методики [2]. Изменения активности ферментов в тканях побега учитывались по интенсивности окраски тканей, возникающей в процессе гистохимических реакций, выраженной в условных единицах по пятибалльной системе.

Таблица 1

Последствие низких температур на интенсивность поглощения кислорода однолетними побегами винограда (мкл/О₂ в час на 1 г сырого веса)

Наименование сорта	Контроль (низкие положительные температуры мкл/О ₂)	—10°		—20°		—30°	
		мкл О ₂	Возрастание поглощения О ₂ по отношению к контролю	мкл О ₂	Возрастание поглощения О ₂ по отношению к контролю	мкл О ₂	Возрастание поглощения О ₂ по отношению к контролю
Воскеат	100	124	1,2	160	1,6	206	2,0
Гибрид 846/5	85	89	1,04	120	1,4	246	2,9

Приведенные цифры показывают, во сколько раз под воздействием минусовых температур увеличилось поглощение О₂ по сравнению с контролем. Как видно из табл. 1, энергия дыхания контрольных побегов морозостойкого и неморозостойкого сортов оказалась различной: в естественных условиях (контроль) сорт Воскеат дышал энергичнее морозостойкого гибрида 846/5. После обработки низкими температурами у обоих сортов наблюдалось повышение энергии дыхания. Воздействие температурами —10 и —20° вызвало более заметное возрастание энергии дыхания у сорта Воскеат, у гибрида 846/5 в тех же условиях выражено менее резко. Однако различия между сортами оказались не особенно значительными. Иная картина наблюдалась после воздействия на побеги температурой —30°. В этом случае энергия дыхания у морозостойкого гибрида 846/5 дала более резкое возрастание, чем у чувствительного к морозу сорта Воскеат (рис. 1).

Физиологическое значение этой температурной реакции различающихся по морозостойкости сортов выясняется при сравнении данных табл. 1 и 2.

Из табл. 2 видно, что обработка температурой —10° совсем не отразилась на жизнеспособности обоих сортов. Температура —20° вызвала довольно значительное повреждение почек у чувствительного к морозу сорта Воскеат и в меньшей степени сказалась на гибриде 846/5. Наконец, воздействие температурой —30° привело к полной гибели почек у сорта Воскеат, тогда как гибрид 846/5 пострадал не в большей, а в меньшей степени, чем сорт Воскеат после промораживания побегов при —20°.

Поскольку побеги обоих сортов при промораживании до —10° и —20° в значительной степени сохраняют жизнеспособность, постольку повышение у них энергии дыхания при этих условиях можно расценивать как защитную реакцию тканей против структурно-физиологических нарушений, которые могут быть вызваны низкими температурами. Характерно, что эта реакция выражена у чувствительного к морозу сорта Воскеат более ярко.

Иная картина наблюдается при воздействии на побеги температурой —30°. В этом случае энергия дыхания возрастает более резко у гиб-

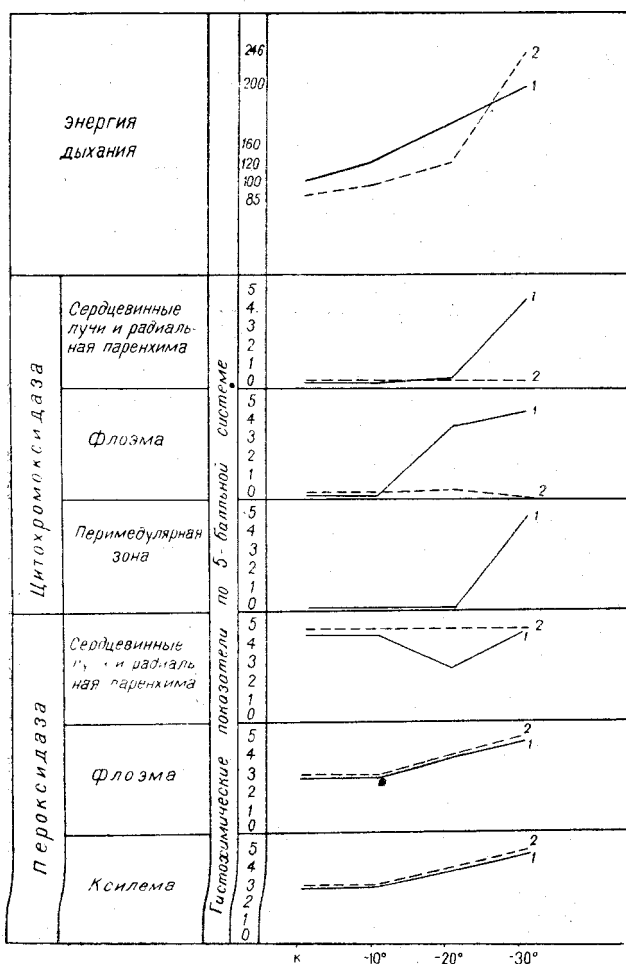


Рис. 1. Интенсивность дыхания побегов винограда и активность окислительных ферментов при минусовых температурах. 1. Воскеат. 2. Гибрид 846/5.

Таблица 2

Повреждаемость почек винограда в зависимости от условий закаливания

Наименование сорта	Температура промораживания в °	Повреждено почек (в %)	
		основных	замещающих
Воскеат	-10	0	0
	-20	35	16
	-30	100	100
Гибрид 846/5	-10	0	0
	-20	6	0
	-30	38	10

рида 846/5. Так как побеги этого сорта и после обработки температурой -30° в большой степени сохраняют жизнеспособность, т. е. все основания считать, что реакция на холод со стороны морозостойкого сорта носит в этом случае также защитный характер и отнюдь не указывает на какие-либо расстройства функционирования дыхательной системы, которые нередко наблюдаются у не стойких к морозу растений под влиянием губительных для них минусовых температур [1]. Повышение энергии дыхания, наступающее после обработки побегов температурой -30° у сорта Воскеат, говорит о том, что эта реакция неморозостойкого растения на такое глубокое охлаждение должна, по-видимому, рассматриваться как результат патологических изменений дыхательной системы, ведущих к ее разобщению с процессами жизнедеятельности, в первую очередь с фосфорилированием. Отмирание растения сопровождается повышением энергии дыхания, несомненно лишенным какой-либо физиологической эффективности. Более высокий подъем энергии дыхания после воздействия температурой -30° у гибрида 846/5 по сравнению с сортом Воскеат особенно ярко характеризует устойчивость дыхательного аппарата этого растения и соответственно его морозостойкость, поскольку гибрид 846/5 при таких тяжелых условиях сохраняет свою жизнеспособность.

Из приведенных наблюдений видно, что у обоих сортов существенные различия в степени морозостойкости проявляются только при снижении температуры ниже -20° , этот вывод соответствует и полевым наблюдениям.

В предыдущей статье [2] нами было показано, что в полевых условиях, в период осенне-зимнего покоя, реакция на цитохромоксидазу в тканях побегов у обоих сортов была отрицательной. Материалом для настоящей работы служили побеги, взятые из сада в ноябре; контрольные срезы обоих сортов также давали отрицательную реакцию на цитохромоксидазу.

После промораживания у гибрида 846/5 реакция на цитохромоксидазу во всех тканях побега оставалась отрицательной, в том числе и после обработки побегов температурой -30° . Однако, если в естественных условиях исчезновение реакции на цитохромоксидазу в период осенне-зимнего покоя совпадает с глубоким снижением энергии дыхания, то после промораживания, как видно из изложенного, энергия дыхания побегов заметно возрастает, хотя реакция на цитохромоксидазу по-прежнему остается полностью отрицательной. Это дает основание предполагать, что в побегах винограда в условиях низких температур происходит перестройка дыхательной системы, заключающаяся, в частности, в изменении характера терминального окисления. Оно подтверждается и тем, что в течение всей осени и зимы виноградные побеги продолжают давать реакцию на сукциндегидразу и сохраняют высокую активность каталазы.

Опыты с промораживанием сорта Воскеат показали, что поведение

цитохромоксидазы в этих условиях довольно значительно отклоняется от тех показателей, которые установлены для гибрида 846/5.

По неопубликованным данным Цингер и Петровской при промораживании проростков пшеницы активность цитохромоксидазы возрастает, причем она более ярко выражена именно у менее морозостойких форм. Этот факт, по мнению авторов, служит указанием на то, что промораживание ведет к разрушению структурных механизмов, регулирующих функции цитохромоксидазы.

Наши опыты с промораживанием побегов сорта Воскеат подтверждают эту точку зрения. Если в сердцевинных лучах и радиальной паренхиме стебля этого сорта, при обработке его температурой -10° , реакция на цитохромоксидазу остается, как и у гибрида 846/5, отрицательной, то при переходе к -20° она становится уже заметной, а после -30° довольно интенсивной.

Еще ярче сказывается это различие между сортами в тканях флоэмы. Появление слабой синеватой окраски здесь наблюдается уже после обработки побегов сорта Воскеат температурой -10° . При -20° интенсивность окраски возрастает, а при -30° она достигает своего максимума.

Особенно характерно ведет себя перимедулярная зона, окаймляющая сердцевину стебля.

Опыты с промораживанием побегов сорта Воскеат показали, что после обработки их температурой -10° перимедулярная зона не дает реакции на цитохромоксидазу. Однако после воздействия на стебель температурой -20° в нем появляются окрашенные в голубоватый цвет отдельные участки, а после -30° окраска перимедулярной зоны становится интенсивно синей. Таким образом, низкие минусовые температуры переводят цитохромоксидазную систему в активное состояние даже в тех тканях, жизненный цикл которых фактически уже закончен и где эта активность с физиологической точки зрения является уже излишней.

Описанная реакция неморозостойкого сорта на промораживание демонстрирует разрушительное влияние низких минусовых температур на те клеточные структуры, с которыми связана активность цитохромоксидазы.

Гистохимическое исследование поведения пероксидазы в тканях побегов после промораживания дало совсем другие результаты. В предыдущей работе [2] мы указали на то, что никакой связи между уровнем активности пероксидазы и дыхательным циклом не обнаруживается. Отсутствие такой связи зарегистрировано нами и в опытах с промораживанием. После воздействия низких температур, существенно отражающихся на уровне дыхания и активности цитохромоксидазы, кривые активности пероксидазы в незначительной степени отклоняются от тех кривых, которые были получены нами для побегов, развивающихся в естественных условиях в осенне-зимний период. Сколько-нибудь заметного повышения активности пероксидазы под влиянием низких минусовых температур до -30° включительно не наблюдалось. По-видимому,

это указывает, с одной стороны, на большую прочность цитологических структур, от которых зависит активность пероксидазы, с другой -- эти данные подтверждают выводы, сделанные в предыдущей работе и сводящиеся к тому, что в тканях побега пероксидаза, по-видимому, не играет роли дыхательного фермента.

Армянский институт виноградарства,
виноделия и плодоводства

Поступило 5.VIII 1967 г.

Կ. Ս. ՊՈՂՈՍՅԱՆ, Ի. Ա. ՄԿՅԱՐՈՎԱ

**ՑԱԾՐ ԲԱՅԱՍԱԿԱՆ ԶԵՐՄԱՍՏԻՃԱՆՆԵՐԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԽԱՂՈՂԻ
ՇԻՎԵՐԻ ՇՆՀԱՌՈՒԹՅԱՆ ԻՆՏԵՆՍԻՎՈՒԹՅԱՆ ԵՎ ՕԲՍԵՐՎԱՑՆՈՂ
ՖԵՐՄԵՆՏՆԵՐԻ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ**

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ուսումնասիրվել է ցածր բացասական ջերմաստիճանների ազդեցությունը շնչառության ինտենսիվության և օքսիդացնող ֆերմենտների ակտիվության վրա խաղողի թույլ ցրտադիմացկուն Ոսկեհատի և ցրտադիմացկուն 846/5 հիբրիդի շիվերում:

Բացասական ջերմաստիճանների ազդեցությունից հետո շիվերի շնչառության էներգիայի ցուցանիշների և նրանց կենսունակության պահպանման տվյալների համադրումը մեզ բերում է այն եզրակացության, որ շնչառության էներգիայի բարձրացումը սառեցման ազդեցության տակ պետք է դիտվի որպես բույսի պաշտպանական ռեակցիա կառուցվածքային-ֆիզիոլոգիական խախտումների դեմ, որը կարող է առաջ գալ ցածր ջերմաստիճաններից:

Սակայն այդ եզրակացությունը չպետք է տարածել Ոսկեհատ սորտի այն շիվերի վրա, որոնք ենթարկվել են — 30 ջերմաստիճանի ազդեցությանը: Այդ սորտի մոտ ցրտից սպանված շիվերի շնչառության էներգիայի բարձրացումը հետևանք է շնչառական սիստեմի պաթոլոգիկ փոփոխությունների, որոնք կապված են կենսական պրոցեսների մեկուսացման և, առաջին հերթին, ֆոսֆորացման հետ:

Ցրտադիմացկուն և սակավ ցրտադիմացկուն սորտերի ցիտոքսիդազայի տարբեր վարքագիծը նվազագույն ջերմաստիճանների ժամանակ պետք է դիտել ոչ թե որպես նորմալ հյուսվածքի ռեակցիա ցրտահարման ժամանակ, այլ որպես թույլ ցրտադիմացկուն սորտի բջջային կառուցվածքա-ֆիզիոլոգիական մեխանիզմի պաթոլոգիկ փոփոխությունների արդյունք, որը առաջ է բերում ցիտոքրոմօքսիդազայի սիստեմի գործունեության խանգարում:

Ցիտոքրոմօքսիդազայի հիշատակված վարքագիծը միաժամանակ հիմք է տալիս ենթադրելու, որ աշնանա-ձմեռային հանգստի շրջանում խաղողի վաղի շիվերում տեղի է ունենում շնչառության սիստեմի վերակառուցում, ըստ որում գազաթնային օքսիդազների դերը ցիտոքսիդազայի փոխարեն վերցնում են իրենց վրա ֆլավոնային ֆերմենտները:

Պերօքսիդազայի ակտիվության կորը սառեցումից հետո ղզալի շափով չի փոխվում, ինչպես և տարեկան ցիկլում, չի դրսևորվում նաև որևէ զուգահեռականություն շնչառության էներգիայի կորերի ցիտոքրոմօքսիդազայի ակտիվության հետ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Жолкевич В. Н., Холлер В. А., Кушниренко С. В. Физиология растений, т. 9, 3, 1962.
2. Складорова И. А., Погосян К. С. ДАН АрмССР, т. 45, 5, 1967.