

В. И. БАБЕНКО, А. М. ГЕВОРКЯН

ЛОКАЛИЗАЦИЯ МЕТАБОЛИТОВ УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА У ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ЗАКАЛИВАНИИ

Известно, что высокую морозоустойчивость озимые злаки развивают лишь после прохождения закаливания при благоприятных осенних условиях [17]. Ряд исследователей пришел к выводу, что повышение морозоустойчивости при закаливании озимых злаков обуславливается накоплением в их тканях защитных веществ. Было обнаружено наличие связи между содержанием сахаров и уровнем морозоустойчивости некоторых растений [4, 5, 7, 8, 10—12, 15, 17—19, 21]. Накопление в процессе закаливания растворимых углеводов (моно- и дисахаридов) признавалось важнейшим фактором морозоустойчивости озимых злаков.

В последнее время ряд исследователей [1—3, 6, 13, 14, 16, 20] отмечает накопление у озимых злаков в осенне-зимний период олигосахаридов, которые, согласно выдвигаемому предположению, наряду с моно- и дисахаридами, играют защитную роль при зимовке озимых злаков.

Проведенные нами ранее исследования [2, 3] показали, что в процессе закаливания в листьях и стеблях озимой пшеницы происходит накопление значительного количества углеводов, среди которых наибольший удельный вес имеют олигосахариды. При этом оказалось, что высокоморозоустойчивый сорт озимой пшеницы обладает высоким темпом образования углеводов сразу же после начала закаливания, накапливает в процессе закаливания значительные количества олигосахаридов и сохраняет сравнительно большой их запас при раскаливании. Выяснено, что при заметном повышении температуры, обуславливающим потерею озимыми состояниями закаленности к действию морозов, олигосахариды претерпевают изменения и в тканях этих растений, как правило, не обнаруживаются.

Однако целый ряд особенностей обмена углеводов у растений озимой пшеницы в процессе закаливания остается невыясненным. В частности, представляет интерес выяснение локализации растворимых углеводов и местообразования олигосахаридов у растений озимой пшеницы при закаливании, что и явилось предметом наших исследований.

Методика. Для изучения углеводного обмена у растений озимой пшеницы в контролируемых условиях закаливания был взят высокоморозоустойчивый сорт Одесская 16. Анализу подвергались листья, узлы кущения и корни опытных растений в фазе трех листьев. Первую фазу

закаливания, продолжавшуюся 14 дней, опытные растения проходили при 3—4° и освещенности 2200 люксов, вторую—в течение 8 дней при 2—3° в темноте. Для того, чтобы опытные растения лишились состояния закаленности, они выдерживались в течение 12 дней при температуре 18—20° в теплице. Повторное закаливание проводилось при таких же режимах, как и закаливание первичное; повторное раскаливание—при 15—17° в течение 6 дней.

Для выяснения местообразования олигосахаридов определялось их содержание в вегетативных органах как целых растений озимой пшеницы, так и у изолированных, т. е. отделенных от целого растения, листьев и корней. Учитывая, что в корнях углеводы не образуются, для проверки возможности синтеза олигосахаридов в изолированных корнях последние обеспечивались растворимыми углеводами (глюкоза, фруктоза, сахароза) путем выдерживания их в виде 12% водных растворов. В связи с тем, что изолированные вегетативные органы опытных растений получали необходимые для синтеза олигосахаридов углеводы извне, опыт проводился в условиях, исключающих возможность фотосинтеза (в темноте). Контролем служили изолированные органы растений озимой пшеницы, находившиеся в период закаливания на воде. Закаливанию подвергались растения в фазе трех листьев. Продолжительность закаливания—6 дней.

Определение содержания растворимых углеводов у опытных растений мы проводили, используя метод нисходящей хроматографии на бумаге. Растворителем служила смесь бензол—н-бутанол—пиридин—вода (1 : 5 : 3 : 3). Определение кетосахаров осуществлялось резорциновым методом в модификации Р. Кулька, альдосахаров—анилинфталатным методом. При определении содержания олигосахаридов (гликополифруктозанов) мы пользовались калибровочной кривой для раффинозы.

Результаты. Проведенные исследования показали (табл. 1), что в процессе закаливания в листьях, узлах кущения и корнях озимой пшеницы количество растворимых углеводов резко увеличивается. Так, после первой фазы закаливания общая сумма растворимых углеводов в вегетативных органах озимой пшеницы возросла в 4,5—6 раз. При этом оказалось, что в листьях, узлах кущения и корнях опытных растений 61—76% общей суммы растворимых углеводов составляют олигосахариды. В момент завершения второй фазы закаливания количество углеводов несколько снижается в основном за счет некоторого уменьшения содержания олигосахаридов. Олигосахариды после прохождения опытными растениями второй фазы закаливания по-прежнему составляют основную массу углеводов—50—54% общего их количества. Параллельно с уменьшением олигосахаридов в тканях опытных растений часто происходит увеличение моносахаридов и дисахаридов.

Следует отметить, что в процессе закаливания наибольшее количество растворимых углеводов накапливается в узлах кущения растений озимой пшеницы, наименьшее—в корнях. Листья в этом отношении занимают промежуточное положение. Аналогичная закономерность у ра-

Таблица 1

Содержание растворимых углеводов в вегетативных органах озимой пшеницы Одесская 16 при закаливании и последующем раскаливании, % на абсолютно сухое вещество

Состояние растений	Даты анализов	Л и с т ь я					Узлы кущения					К о р ы				
		глюкоза	фруктоза	сахароза	олигосахариды	сумма углеводов	глюкоза	фруктоза	сахароза	олигосахариды	сумма углеводов	глюкоза	фруктоза	сахароза	олигосахариды	сумма углеводов
До закаливания	1. XII. 65	5,1	2,7	0	0	7,8	2,3	1,8	1,8	4,9	10,8	0,9	1,1	1,7	2,0	5,7
Первая фаза закаливания	14. XII. 65	8,7	3,3	6,7	26,6	43,5	2,4	4,0	4,6	35,7	46,7	1,7	1,7	10,0	21,0	34,4
Вторая фаза закаливания	22. XII. 65	7,4	5,9	9,5	23,1	43,8	9,6	7,0	3,4	24,1	44,1	6,0	3,4	7,1	16,9	33,4
Раскаливание	4. I. 66	4,3	3,4	3,1	7,0	17,8	4,0	1,8	2,8	7,5	16,1	8,5	0,9	1,3	2,3	13,0
Первая фаза повторного закаливания	14. I. 66	6,1	3,9	4,6	22,1	35,6	3,3	2,8	2,5	31,6	40,2	1,0	0,9	1,7	23,7	27,3
Вторая фаза повторного закаливания	18. I. 66	7,0	5,3	6,4	21,2	38,6	3,2	3,0	4,3	29,7	40,2	1,2	0,9	1,8	18,9	22,8
Повторное раскаливание	24. I. 66	4,2	2,7	2,2	18,0	27,1	2,4	3,1	2,4	27,0	34,9	1,5	1,4	1,6	16,6	21,1

стений озимой пшеницы наблюдается в локализации олигосахаридов: наибольшее их количество обнаруживается в узлах кущения, наименьшее—в корнях. Различным содержанием растворимых углеводов, в том числе олигосахаридов, в вегетативных органах озимой пшеницы можно, по-видимому, объяснить неодинаковую их морозоустойчивость. Хорошо известный факт слабой устойчивости корней к действию морозов вполне согласуется со сравнительно малым накоплением в них в процессе закаливания растворимых углеводов. В то же время в узлах кущения озимой пшеницы, обладающих наиболее высокой морозоустойчивостью, при закаливании накапливается сравнительно наибольшее количество растворимых углеводов—на $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ больше, чем в корнях.

Раскаливание, проводившееся при сравнительно высокой температуре, обусловило резкое понижение содержания растворимых углеводов в вегетативных органах растений озимой пшеницы. В листьях, узлах кущения, корнях количество углеводов уменьшилось в среднем в 2,5 раза. Особенно заметно снижается при этом содержание олигосахаридов. Так, количество их в листьях и узлах кущения уменьшилось более чем втрое, а в корнях—еще больше. Характерно, что при раскаливании в корнях озимой пшеницы остается растворимых углеводов меньше, чем в листьях и узлах кущения.

При повторном закаливании наблюдается картина, аналогичная той, какую мы наблюдали при первичном закаливании. Во время первой фазы повторного закаливания общая сумма растворимых углеводов в тканях вегетативных органов озимой пшеницы возрастает в 2—2,5 раза. Правда, в процессе повторного закаливания темп накопления углеводов был более низким по сравнению с закаливанием первичным, вследствие чего общее содержание углеводов оказалось меньшим. Однако удельный вес олигосахаридов по сравнению с первичным закаливанием возрос, составив у вегетативных органов растений озимой пшеницы 62—87% общей суммы растворимых углеводов.

Характер количественного распределения углеводов в вегетативных органах растений озимой пшеницы в процессе повторного закаливания оказался аналогичным первичному закаливанию. Во время первой фазы повторного закаливания наибольшее количество растворимых углеводов накопилось в узлах кущения, несколько меньше—в листьях и еще меньше—в корнях. Такая же закономерность наблюдалась и во время второй фазы закаливания.

В процессе повторного раскаливания, проводившегося при сравнительно невысоких температурах, изменения в содержании растворимых углеводов оказались незначительными. Полная потеря состояния закаленности и сопровождающие ее существенные изменения в углеводном комплексе обуславливаются обычно воздействием на растения более высоких температур на протяжении более продолжительного отрезка времени.

Наряду с изучением закономерностей локализации углеводов в вегетативных органах растений озимой пшеницы представляет интерес

выяснение вопроса их местообразования во время закаливания. Особенно важным является исследование местообразования олигосахаридов. Подобный интерес объясняется тем, что олигосахариды, накапливающиеся в процессе закаливания, составляют основную массу растворимых углеводов и, по-видимому, играют важную роль в защите озимых злаков от воздействия низких температур.

Исходя из выдвинутого нами предположения, накопление олигосахаридов в узлах кушения, а особенно в корнях, при закаливании можно объяснить передвижением их из листьев, где они образуются в процессе фотосинтеза на свету при наличии невысоких положительных (закалочных) температур. Тот факт, что олигосахариды при закаливании образуются в растениях озимой пшеницы лишь на свету нами установлен экспериментально [20].

Проведенные исследования показали (табл. 2), что при закаливании опытных растений озимой пшеницы в темноте на воде количество растворимых углеводов в их листьях и корнях практически не увеличивается. Это объясняется тем, что в растениях, лишенных света, фотосинтез не происходит. Отсутствие фотосинтеза, а следовательно, и углеводов приводит к тому, что в растениях не накапливаются олигосахариды.

Если же во время закаливания в темноте опытные растения получают сахара, то как в листьях и корнях целых растений, так и в изолированных от растений вегетативных органах происходит заметное увеличение общей суммы углеводов. Следует отметить, что в листьях накапливается в среднем в два раза больше растворимых углеводов, чем в корнях. Такая закономерность наблюдается при искусственном введении в листья и корни растворов различных сахаров. При этом при всех сахарах, за исключением одного случая, в листьях и корнях целых растений накапливается больше углеводов, чем в листьях и корнях, отделенных от растений.

Что касается олигосахаридов, то они образуются в значительных количествах лишь в листьях, где наряду с глюкозой имеют наиболее высокий удельный вес. Примечательно, что изолированные листья озимой пшеницы при условии притока к ним углеводов обладают хорошо выраженной способностью энергично накапливать олигосахариды.

Обнаружение лишь незначительных количеств олигосахаридов в изолированных корнях свидетельствует о слабовыраженной их способности к синтезу этих углеводов. Можно предположить, что ферментная система, осуществляющая синтез олигосахаридов, в корнях растений озимой пшеницы обладает очень невысокой активностью. В то же время накопление значительных количеств олигосахаридов корнями целых растений можно объяснить лишь перемещением их из листьев, так как выяснилось, что сами корни обладают ограниченной способностью к синтезу этих углеводов. Таким образом, накопление олигосахаридов корнями в нашем модельном опыте с искусственным введением в опытные растения растворов сахаров можно представить следующим образом: раствор сахара всасывается корнями и далее с восходящим током

Таблица 2

Содержание растворимых углеводов в вегетативных органах растений озимой пшеницы Одесская 16 при закаливании на 12% растворах сахаров в темноте, % на абсолютно сухое вещество

Субстрат при закалива- нии	Л и с т ь я										К о р н и									
	целых растений					изолированных					целых растений					изолированных				
	глюкоза	фруктоза	сахароза	олигосаха- риды	сумма углеводов	глюкоза	фруктоза	сахароза	олигосаха- риды	сумма углеводов	глюкоза	фруктоза	сахароза	олигосаха- риды	сумма углеводов	глюкоза	фруктоза	сахароза	олигосаха- риды	сумма углеводов
До закаливания	2,2	1,9	0	0	4,1	—	—	—	—	—	2,1	2,2	0	0	4,3	—	—	—	—	—
Вода	2,3	2,2	1,1	0	5,6	2,5	2,3	1,2	0	6,0	1,6	1,3	0	0	2,9	1,2	0,9	0	0	2,1
Глюкоза	26,1	7,5	9,5	15,8	58,9	28,4	0	0	27,5	55,9	11,9	3,7	3,3	10,0	28,9	11,5	2,9	0	2,4	16,8
Фруктоза	15,6	8,2	3,0	21,3	48,1	17,8	7,1	6,1	19,0	53,0	5,4	9,0	4,8	13,0	32,2	3,5	6,9	1,0	2,6	14,0
Сахароза	24,4	8,8	8,6	28,9	70,0	27,0	5,0	5,4	13,9	51,3	3,8	11,0	2,9	22,3	40,0	7,0	8,3	0,8	1,3	17,4

перемещается в листья, где происходит трансформация части сахаров в олигосахариды, которые с нисходящим током оттекают в корни.

Результаты модельного опыта позволяют составить представление о локализации процесса образования олигосахаридов в растениях озимой пшеницы, находящихся в естественных условиях. Согласно этому представлению, в листьях из продуктов фотосинтеза образуются олигосахариды, которые перемещаются в корни.

Проведенные исследования свидетельствуют, таким образом, о том, что в процессе закаливания во всех вегетативных органах растений озимой пшеницы содержание растворимых углеводов резко увеличивается, причем наибольшее их количество накапливается в узлах кушения, наименьшее — в корнях. Основную массу углеводов, накапливающихся при закаливании в листьях, узлах кушения и корнях, составляют олигосахариды. Образование олигосахаридов в процессе закаливания происходит, главным образом, в листьях, тогда как корни обладают весьма ограниченной способностью к синтезу этих углеводов. Накопление олигосахаридов корнями растений озимой пшеницы обусловлено передвижением их из листьев.

Всесоюзный селекционно-генетический
институт, г. Одесса

Поступило 2.II 1968 г.

Վ. Ի. ԲԱԲԵՆԿՈ, Հ. Մ. ԳԵՎՈՐԳՅԱՆ

**ԱՄԵԱԶՐԱՏՆԵՐԻ ՓՈԽԱՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ԱՐԴՅՈՒՆՔՆԵՐԻ ՏԵՂԱՓԱԿՈՒՄԸ
ԱՇՆԱՆԱՑԱՆ ՑՈՐԵՆԻ ՄՈՏ ԿՈՓՄԱՆ ԺԱՄԱՆԱԿ**

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Օգտագործելով թղթի վրա տարածական խրոմատոգրաֆիայի մեթոդը, ուսումնասիրվել է ածխաջրատների փոխանակութունը աշնանացան ցորենի բույսերի մոտ կոփման ժամանակ ցածր ջերմաստիճանի նկատմամբ:

Պարզվել է, որ կոփման ժամանակ բույսի վեգետատիվ բոլոր օրգաններում լուծելի ածխաջրատների քանակը նկատելի չափով ավելացել է, ըստ որում, ամենաշատ ածխաջրատներ կուտակվել են թփակարման հանգույցում, ամենաքիչը՝ արմատներում: Աշնանացան ցորենի բույսերում կուտակված ածխաջրատների հիմնական մասը կազմում են օլիգոշաքարները (գլյուկոպոլիֆրուկտոզաներ, ուաֆրինոզա և այլն): Կոփման ժամանակ օլիգոշաքարները հիմնականում առաջանում են տերևներում, արմատները համարյա ընդունակ չեն այդ ածխաջրատների սինթեզին: Օլիգոշաքարների կուտակումը արմատներում և թփակարման հանգույցում պայմանավորվում է տերևներից եղած հոսքով:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Ахунбаева Б. О., Исхакова Н. А. Сб. Обмен веществ у животн. и раст. Фрунзе, 1964.
2. Бабенко В. И., Геворкян А. М. Докл. ВАСХНИЛ, 2, 1966.

3. Бабенко В. И., Геворкян А. М. Физиолог. раст., **14**, 4, 1967.
4. Витковская В. В. Зап. Ленингр. с. х. ин-та, **9**, 1955.
5. Витковская В. В. Зап. Ленингр. с. х. ин-та, **11**, 1956.
6. Вобликова Т. В. Физиолог. раст., **12**, 1, 1965.
7. Гунар И. И., Крастина Е. Е. ДАН СССР, **86**, 1, 1952.
8. Гунар И. И., Силева Е. М. Физиолог. раст., **1**, 2, 1954.
9. Завадская И. Г., Горбачева Г. И., Мамушина Н. С. Сб. Методика количеств. бумажной хроматогр. сахаров, орг. кислот и аминокисл. у раст., Изд-во АН СССР, М.—Л., 1962.
10. Максимов Н. А. Журн. опыти. агрономии, **1**, 4, 1912.
11. Максимов Н. А. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, **XXII**, 1, 1929.
12. Рихтер А. А. Журн. опыти. агрономии Юго-Востока, **4**, 1, 1927.
13. Рыбакова М. И. ДАН СССР, **148**, 1, 1963.
14. Салчева Г., Граматикова Х. Изв. центр. н. и. ин-та растениеводства Болгарской АН, **3**, 1965.
15. Товарницький В. І. Бюл. Іванівської дослідної та селекц. станції, **7—8**, 1928.
16. Трунова Т. И. Физиолог. раст., **12**, 1, 1965.
17. Туманов И. И. Физиолог. основы зимост. культ. раст., Сельхозгиз, М., 1940.
18. Akerman A. Berlinska Boktryckeriet Lund, 1927.
19. Dexter S. T. Plant Physiol., **8**, 1933.
20. Heber V. Planta, **52**, 1958.
21. Lidforss B. Lund Univ. Arsskrift, N. F., **2**, 13, 1907.