

К. С. ПОГОСЯН, О. А. КРАСАВЦЕВ

## СОДЕРЖАНИЕ НЕЗАМЕРЗШЕЙ ВОДЫ И ДИНАМИКА ЛЬДООБРАЗОВАНИЯ В ПОБЕГАХ ВИНОГРАДА

Морозостойкость растений связана с изменением в них состояния воды. При замерзании растительных тканей в естественных условиях лед обычно начинает образовываться в межклетниках, а клетки в большей или меньшей степени обезвоживаются. Обезвоживание может вызвать повреждение, поэтому способность клеток удерживать воду в незамершем состоянии может быть полезным свойством. Но помимо степени обезвоживания для сохранения жизнеспособности клеток большое значение имеет скорость этого процесса в них и место образования льда. При критических температурах лед часто образуется внутри клеток, что и вызывает их гибель. Своевременный отток воды из клеток в межклетники и образование внеклеточного льда позволяет многим растениям выдерживать даже самые сильные морозы [8]. Морозостойкость различных растений достигается разными способами регулирования скорости и степени обезвоживания клеток. Среди различных видов и сортов растений корреляция между морозостойкостью и водоудерживающей способностью может иметь место или отсутствовать [6].

Для изучения морозоустойчивости наибольший интерес представляет определение водоудерживающей способности растительных тканей не при положительной температуре, а непосредственно в процессе замерзания, что можно произвести путем калориметрии. Использование калориметра типа Кальве дает возможность исследовать динамику процессов замерзания [1].

В наших опытах однолетние побеги нескольких сортов винограда срезались в конце осени или зимой с открыто зимующих кустов. Осенью побеги получали вторую фазу закалывания в лаборатории [5] (побеги, срезанные зимой, имели высокую естественную закалку). После замораживания в охлаждаемом шкафу до различных температур с помощью адиабатического калориметра в побегах измерялось количество льда. Параллельно определялось общее содержание воды. Количество незамерзшей воды устанавливалось путем расчетов.

Опыты с применением калориметра типа Кальве проводились в лаборатории зимостойкости Института физиологии растений АН СССР. Срезанные зимой ветви до опыта хранились в охлаждаемой камере при  $-5^{\circ}$ . В ячейки калориметра погружались междуузлия однолетних побегов.

После проведения опытов определялась жизнеспособность побегов по распусканию почек и побурению тканей в оранжерее. В некоторых вариантах опытов, как с адиабатическим калориметром, так и с калориметром типа Кальве, в параллельных пробах исследовались побеги, предварительно убитые паром в аппарате Коха.

Оба исследованных калориметрических метода дали сходные результаты, хотя цифры все же имеют различия (табл. 1 и 2). Точность

Таблица 1  
Количество незамерзшей воды в закаленных однолетних побегах винограда (в % к сухому весу) и повреждаемость почек при разных температурах. Данные адиабатического калориметра

Варианты	Живые	Убитые	Повреждение основных и запасных почек, %
<b>Воскеат (неустойчивый)</b>			
—20° 24 час.	63,5	35,3	$\frac{65}{12}$
—25° 15 час.	43,6	32,5	$\frac{100}{100}$
—30° 15 час.	36,0	33,0	$\frac{100}{100}$
<b>Гибрид 846/5 (морозостойкий)</b>			
—20° 24 час.	65,5	44,5	$\frac{20}{8}$
—25° 15 час.	54,0	34,5	$\frac{40}{20}$
—30° 15 час.	50,0	34,0	$\frac{80}{60}$

Таблица 2  
Содержание незамерзшей воды (в % к сухому весу) в закаленных междуузлиях однолетних побегов винограда. Данные калориметра типа Кальве

Варианты	Температура °С						
	—5	—10	—15	—20	—25	—30	—35
Гибрид 846/5	ж	ж	ж	ж	ж	п	г
живые	75,0	69,0	65,9	62,9	57,1	49,5	40,2
убитые паром	58,2	52,0	46,5	41,5	37,1	36,7	36,0
Воскеат	ж	ж	ж	п	п	г	г
живые	72,8	67,2	63,1	56,3	45,3	36,3	34,2
убитые паром	53,3	47,2	42,3	36,4	34,5	34,0	33,9

Примечание: ж — живые, п — повреждения, г — гибель.

боих методов составляет 3—4% [1, 6]. Различия в результатах в аналогичных вариантах могли быть обусловлены спецификой индивидуальных

свойств побегов. В целом наши данные позволяют установить ряд закономерностей (при этом оба использованных метода подтверждают друг друга).

Первый важный факт, который явствует из полученных результатов, состоит в высоком содержании незамерзшей воды у закаленных побегов винограда. При этом более морозоустойчивый сорт 846/5 отличается от менее устойчивого сорта Воскеат повышенной водоудерживающей способностью клеток. Высокое содержание незамерзшей воды при отрицательных температурах обнаружено также у закаленных растений озимой пшеницы и в ветвях плодовых деревьев [2, 9]. Столь высокая водоудерживающая способность, какая наблюдается у закаленных клеток, не может быть объяснена только высокой осмотической концентрацией клеточного сока.

Это положение подтверждается также тем фактом, что у побегов, убитых паром, водоудерживающая способность резко понижается (табл. 1, 2), хотя под воздействием пара концентрация клеточного сока значительно не изменяется. Очевидно, что водоудерживающая способность живых клеток связана с их живой структурой, которая при обработке в аппарате Коха разрушается.

Уже в первых работах, в которых устойчивость растений к неблагоприятным условиям связывалась с водоудерживающей способностью клеток, различалась вода, связанная осмотически активными веществами, и вода, связанная коллоидами [6]. В современной физической химии системы, которые прежде назывались лиофильными коллоидами, рассматриваются как истинные растворы высокомолекулярных веществ [3]. Многие особенности высокомолекулярных веществ, в том числе их водоудерживающая сила, объясняются наличием длинных цепных молекул, которые в разных условиях могут иметь свою конфигурацию. При характеристике водоудерживающей способности клеток нужно учитывать количество содержащихся в них высокомолекулярных веществ, их химический состав и возможные изменения структуры на молекулярном и надмолекулярном уровнях.

Туманов [7] предложил гипотезу, согласно которой в механизме морозостойкости растений большую роль играет переход высокомолекулярных веществ, особенно воднорастворимых белков, из состояния золя в гель. При этом в клетках петли геля заполняются не чистой водой, а растворами низкомолекулярных веществ, в том числе защитных веществ (в частности, сахаров), которые, пропитывая плазменные гели, улучшают их свойства и могут таким способом еще больше повысить морозоустойчивость [10]. Это положение подтверждается также в опытах с виноградом. Во время второй фазы закаливания, при воздействии слабых морозов, в клетках виноградной лозы повышается содержание сахаров в результате гидролиза крахмала [4]. Соответственно этому увеличивается и водоудерживающая способность клеток (табл. 3). Однако различия в водоудерживающей способности между побегами, полученными только первой или первой и вторую фазу закаливания, были не

Таблица 3

Количество незамерзшей воды в однолетних побегах винограда в зависимости от условий закаливания (в % на сухой вес). 1 фаза закаливания: 0°—15 дней; 2 фаза: —2°, —6°, —8°, —10°, —12°, —15°—16 дней.

Варианты	—15°С	—27°С
После I и II фаз закаливания		
Спитак Араксени	56,9	40,1
Воскеат	57,5	39,0
После I фазы закаливания		
Спитак Араксени	54,6	36,0
Воскеат	56,0	32,0

большими, особенно при температуре —15°, не вызывающей повреждений. Высокая водоудерживающая способность у винограда, так же как и у плодовых деревьев [1, 2], возникает в основном уже в процессе вхождения растений в покой и в первую фазу закаливания. Увеличение содержания сахаров при прохождении второй фазы закаливания приводит не только к повышению осмотической концентрации клеточного сока, но также к повышению устойчивости живой структуры протопласта. Это можно объяснить пропитыванием высокомолекулярных структур защитными веществами и улучшением свойств клеточных гелей [7, 10].

В соответствии с этим при —27° побеги, прошедшие только первую фазу закаливания, повреждались сильнее, чем получившие полную закалку. Различия в количестве незамерзшей воды в зависимости от условий закаливания были при —27° более заметны, чем при —15°.

При гибели от мороза количество незамерзшей воды в побегах винограда резко уменьшается, тогда как при температурах выше критической оводненность клеток по мере охлаждения снижается более равномерно (табл. 1, 2). Этот факт также можно объяснить тем, что водоудерживающая способность закаленных клеток винограда связана с особенностями их живой структуры: при вымерзании структура нарушается, вместе с тем нарушается и водоудерживающая способность.

Динамику льдообразования в тканях виноградной лозы при различных температурах наглядно показывают кривые, записанные с помощью калориметра типа Кальве (рис. 1). В начале замерзания (в интервале от 0 до —5°) льдообразование проходит неравномерно: кривая тепловыделений имеет волнистый вид, имеет много изгибов. Такой ход кривой объясняется переохлаждением отдельных участков тканей побега [1, 9]. После того как во всех тканях образуется внеклеточный лед, дальнейшее замерзание проходит равномерно, и кривые имеют гладкий ход. Но при критических температурах на кривой снова возникает много изгибов. Это можно объяснить неравномерным внутриклеточным льдообразованием [9]. Округлая форма изгибов кривой связана, по-видимому, с тем, что

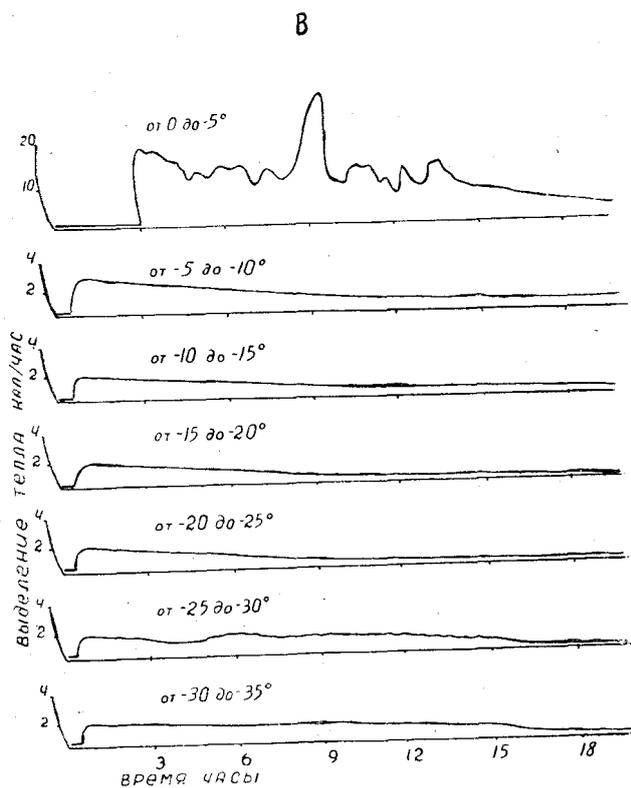
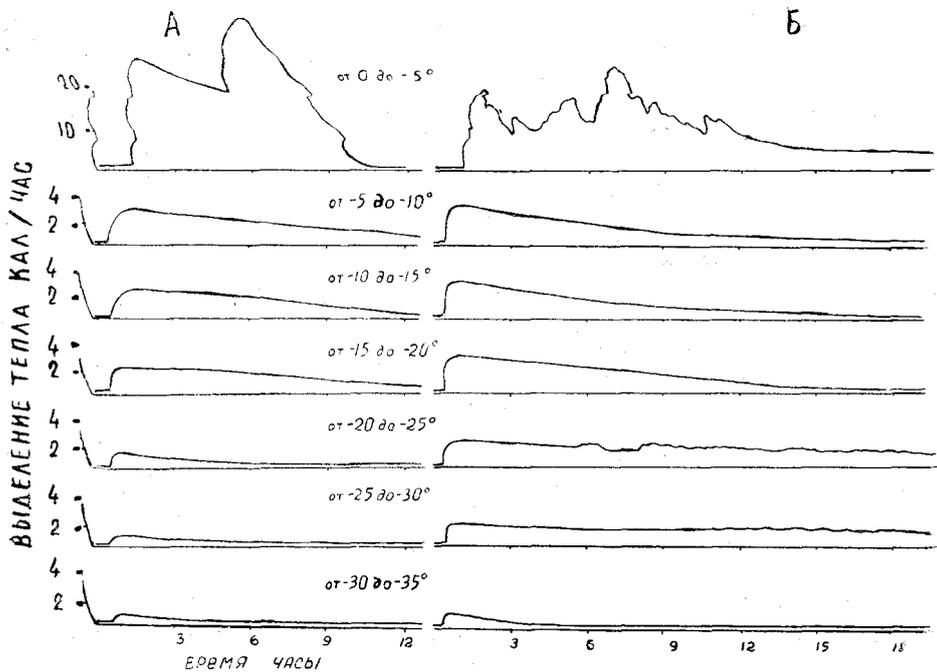


Рис. 1. Выделение тепла при замерзании междуузлий однолетних побегов винограда в разных температурных интервалах. А—сорт Воскеат, побеги перед замораживанием убиты паром. Б—Воскеат, живые побеги, в интервале температур от  $-20$  до  $-25^\circ$  начинаются повреждения, при  $-30^\circ$  все ткани погибают. В—гибрид 846/5, живые побеги, в интервале от  $-25$  до  $-30^\circ$  начинаются повреждения, они увеличиваются в интервале от  $-30$  до  $-35^\circ$ .

вызванные замерзанием клеток тепловые выделения сглаживаются большой теплоемкостью и слабой теплопроводностью побегов. Если побеги перед замораживанием были предварительно убиты паром, то кривые тепловыделений во всех температурных интервалах имели гладкий ход (рис. 1 А). В начале замерзания было, однако, два пика тепловыделений: это связано с одновременным замерзанием побегов в двух рабочих ячейках калориметра [1, 9].

Таблица 4

Количество незамерзшей воды и повреждаемость почек (в %) при разной продолжительности замораживания до  $-22^{\circ}$

Вариант	% незамерзшей воды к сухому весу	Повреждение основных и запасных почек, %
Воскеат		
12 час.	59,0	$\frac{60}{24}$
24 час.	45,0	$\frac{88}{63}$
Гибрид 846/5		
12 час.	58,7	$\frac{8}{3}$
24 час.	55,0	$\frac{16}{10}$

Полученные путем регистрации тепловых выделений кривые показывают также, что вымерзание может представлять собой длительный процесс, продолжающийся в течение суток. Это подтверждается в опытах с адиабатическим калориметром (табл. 4). В нашем опыте при  $-22^{\circ}$  у малоустойчивого сорта Воскеат в течение суток увеличивались повреждения и соответственно сильно уменьшалось содержание незамерзшей воды. У устойчивого гибрида 846/5 на вторую половину суток приходилось незначительное изменение в количестве незамерзшей воды, и повреждения были небольшими.

Данные калориметра типа Кальве показывают, что ход таяния у побегов винограда отличается от хода их замерзания (табл. 5). Например, у сорта 846/5 в температурных интервалах от  $-25$  до  $-30^{\circ}$  и от  $-30$  до  $-35^{\circ}$  при таянии поглощалось меньше тепла, чем выделялось при замерзании. Это объясняется тем, что при обогреве таяло меньше льда (чем образовывалось при охлаждении), вследствие резкого падения водоудерживающей способности тканей после морозных повреждений. При обогреве выше  $-20^{\circ}$  наблюдалось обратное соотношение: льда таяло больше, чем образовывалось при охлаждении в тех же температурных интервалах. Аналогичная картина наблюдалась у сорта Воскеат.

С сортом 846/5 в одном варианте замораживание проводилось до  $-25^{\circ}$ , когда повреждений в тканях междоузлий не наблюдалось. В этом

Таблица 5

Теплообмен замерзания—оттаивания междоузлий однолетних побегов винограда, живых и убитых паром, при изменении температуры на 5° за сутки. Сырой вес образцов—8 г. Часть теплоемкости уравновешена

Варианты	Выделение или поглощение тепла (в кал.) в температурных интервалах (С°)							Всего
	0, —5	—5, —10	—10, —15	—15, —20	—20, —25	—25, —30	—30, —35	
Гибрид 846/5 живые								
замерзание	195,2	22,0	14,4	13,7	13,8	22,0	24,0	305,1
таяние	212,9	22,2	23,4	13,2	9,1	9,0	8,1	297,9
разница	17,7	—0,2	—9,0	0,5	—4,7	—13,0	—15,9	—7,2
замерзание	192,5	18,8	16,3	15,2	12,8			255,6
таяние	199,7	18,0	14,8	10,1	7,1			249,7
разница	7,2	—0,8	—1,5	—5,1	—5,7			—5,9
Воскеат живые								
замерзание	210,9	23,0	18,7	24,0	31,8	23,3	8,5	340,2
таяние	253,1	21,8	18,6	11,7	11,5	11,0	11,2	338,9
разница	42,2	—1,2	—0,1	—12,3	—20,3	—12,3	2,7	—1,3
Убитые								
замерзание	258,8	22,0	18,2	20,0	10,6	7,4	5,5	342,5
таяние	262,1	23,5	10,9	20,0	11,5	8,2	6,7	342,9
разница	3,3	1,5	—7,3	0,0	0,9	0,8	1,2	0,4

варианте различия между ходом замораживания и оттаивания были небольшими. Незначительные различия имели место в том случае, когда побеги убивались паром (сорт Воскеат).

В итоге на основании наших исследований можно сделать заключение, что морозоустойчивость виноградной лозы связана с водоудерживающей силой тканей. Способность клеток удерживать воду обусловлена их живой структурой; при сильных морозах она нарушается. В конечном счете, морозоустойчивость объясняется свойствами протопласта.

Институт виноградарства, виноделия  
и плодоводства МСХ АрмССР,  
Институт физиологии растений  
АН СССР

Поступило 26.V 1970 г.

Կ. Ս. ՊՈԳՈՍՅԱՆ, Օ. Ա. ԿՐԱՍԱՎՑԵՎ

ՉՍԱՌՈՒՑԱՑԱԾ ԶՐԻ ՔԱՆԱԿԸ ԵՎ ՍԱՌՑԱԳՈՅԱՑՄԱՆ ԴԻՆԱՄԻԿԱՆ  
ԽԱՂՈՂԻ ՎԱՋԻ ՄԱՏԵՐՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ազիպատիկ և Կարվե տիպի կալորիմետրով ուսումնասիրված է սառցա-  
գոյացումը մի քանի սորտերի խաղողի վազի մատերում:

Խաղողի վազը ցրտադիմացկուն վիճակում բնորոշվում է բարձր ջրա-

պահունակութեան հատկութեամբ, ընդ որում ցրտադիմացկուն սորտերի մոտ այդ ունակութիւնը ավելի բարձր է:

Կոփված բջիջների շատուցված ջուրը պահպանելու ունակութիւնը կապված է նրանց կենդանի ստրուկտուրայի հետ և ցրտերից վնասվելու դեպքում այն խիստ թուլանում է: Բջիջների ցրտահարվելը բնութագրվում է ջերմարտադրութեան անհավասար կորագծով: Այդ բացատրվում է բջջի մեջ սառույցի գոյացմամբ:

Վազի ցրտադիմացկունութիւնը կարելի է բնութագրել բջիջների ջրապահունակութեան դինամիկայով բացասական ջերմաստիճանների պայմաններում:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Красавцев О. А. Физиология растений, т. 15, вып. 2, 1968.
2. Красавцев О. А. Физиология растений, т. 16, вып. 6, 1969.
3. Пасынский А. Г. Коллоидная химия. Изд-во Высшая школа, М., 1963.
4. Погосян К. С. Изв. АН АрмССР, (биолог. науки), т. 13, 9, 1960.
5. Погосян К. С. Биологический журнал Армении, т. 20, 5, 1967.
6. Туманов И. И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений, Сельхозгиз, М.—Л., 1940.
7. Туманов И. И. Физиология растений, т. 14, вып. 3, 1967.
8. Туманов И. И. и Красавцев О. А. Физиология растений, т. 6, вып. 6, 1959.
9. Туманов И. И., Красавцев О. А. и Трунова Т. И. Физиология растений, т. 16, вып. 5, 1969.
10. Туманов И. И. и Трунова Т. И. ДАН СССР, т. 175, 5, 1967.