

ՀՈԴԿԱՄԵՐ • СТАТЬИ

Биол. ж. Армении, т. 41, № 2, 1988

УДК 581.1/04:634.8(479.25)

РОЛЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В ФОРМИРОВАНИИ ЯГОД И ГРОЗДЕВ ВИНОГРАДА

М. М. САРКИСОВА, М. Х. ЧАПЛАХЯН

Институт виноградарства, виноделия и плодоводства Госагропрома АрмССР, Ереван,
Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, Москва

Выявлено специфическое действие отдельных фитогормонов и ретардантов на различных сортах винограда, обусловленное особенностями их химической природы и функциональной роли.

Обнаружено новое свойство пуринов—участие в регуляции запыливания, роста и развития ягод как у функционально женских, так и у обоеполых сортов винограда.

Հայտնաբերված է առանձին ֆիտոհորմոնների և ռետարդանտների առանձնահատուկ ազդեցությունը խաղողի տարբեր տարտերի վրա, որը պայմանավորված է նրանց քիմիական բնույթի և ֆունկցիոնալ դերի առանձնահատկությամբ: Հայտնաբերված է պուրինների նոր հատկություն՝ նրանց մասնակցությունը պարարկացման կարգավորմանը, պտույթների աճին ու զարգացմանը, ինչպես ֆունկցիոնալ իգական, այնպես էլ երկսեռ խաղողի տարտերի համար:

Several phytohormones and retardants have specific effect on different grape varieties, which is conditioned by the peculiarities of their chemical characteristics and functional role. A new characteristics of purines has been found out: they have certain effect on fruitset regulation, fruit growth and development of both feminine and bisexual grape varieties.

Растение винограда—физиологически активные соединения.

Несмотря на многочисленные исследования, посвященные выяснению действия физиологически активных соединений на рост, развитие и плодоношение целого ряда сельскохозяйственных культур, диапазон этих соединений еще полностью не изучен. Много вопросов, связанных с ростом и плодоношением виноградного растения, по настоящее время остаются малозученными. Это в первую очередь относится к действию таких гормональных соединений, как цитокинины, (кинетины и 6-бензил-аминопурин).

Как известно, цитокинины относятся к классу фитогормонов, стимулирующих клеточное деление (цитокинез). Они оказывают значительное влияние на процессы дифференциации клеток, снимают дей-

ствие апикального доминирования, оказывают защитное действие при повышении и понижении температуры, обезвоживании, грибной и вирусной инфекции и химических воздействиях [2, 8, 12, 14].

Важную роль играют цитокинины и в мобилизации и притяжении питательных веществ к местам их локализации (растущие плоды, семена, клубни). Наиболее эффективно действие цитокининов при взаимодействии с другими фитогормонами, особенно с ауксинами, как например, в культуре *In vitro* при микроклональном размножении декоративных, лекарственных и др. культур.

После открытия цитокининов процессы роста и развития растений рассматривались уже с точки зрения взаимодействия трех фитогормонов стимулирующего действия—ауксинов, гиббереллинов и цитокининов.

В растительных органах имеются также фитогормоны ингибирующего действия, к которым относятся этилен и абсцизовая кислота. Этилен подавляет ряд метаболических процессов, активируемых ауксинами [9, 13], обладает способностью снижать активность фитогормонов или непосредственно подавлять рост, тормозя его через обмен веществ. Свойством торможения ростовых процессов обладает также абсцизовая кислота.

Среди синтетических регуляторов, тормозящих рост-ретардантов, наиболее хорошо изучен ретардант ССС (хлорхоллхлорид).

Из всех упомянутых физиологически активных соединений ауксины, гиббереллины и ретарданты наиболее широко испытывались на виноградной лозе и нашли практическое применение в виноградарстве. Сравнительно меньше исследований посвящено действию цитокининов и этилена. Имеются данные, согласно которым цитокинины индуцируют завязывание ягод и способствуют увеличению массы грозди [11, 15]. Исследования австралийских ученых Сринивасана и Муллинса показали, что под действием 6-(бензиламино)-9-(тетрагидропиридил)-9-Н-пурина из усиков гермафродитного винограда (сорт Мускат Александрийский) могут образоваться соцветия, а в дальнейшем и плодоносящие грозди. Показано также, что обработанные цитокинином грозди, листья, побеги и корни притягивают больше C^{14} меченых ассимилятов, чем необработанные органы. Высказывается гипотеза, согласно которой цветение винограда регулируется взаимодействием гиббереллина и цитокинина [16]. Что касается этилена, то имеются данные о действии этрела—этиленпродуцента на виноградную лозу [10]. При обработке растений этрелом в фазу бутонизации, цветения и начального периода ягодообразования наблюдалось раннее созревание ягод, увеличение урожая, активное накопление сухого вещества, снижение кислотности.

Ранее нами и Агамьяном [1, 5] было показано положительное влияние этрела на формирование ягод и гроздей у бессемянных и семенных сортов винограда и их стимулирующее действие на женскую генеративную систему—формирование крупных семенных рудиментов у бессемянных сортов и увеличение массы семян у семенных. Усиление формирования семенных рудиментов у бессемянных сортов винограда было получено не только при обработке этрелом, но и цитокининами [4].



Рис. 1. Влияние гибб релатива на закладывание ягод у винограда с функционально женским типом цветка. Сорт Пимранг: а—контроль с искусственным опылением; б—контроль со свободным опылением; в—обработка соцветий в условиях строгой изоляции. Сорт Арагани: г—контроль без опыления; д—контроль со свободным опылением; е—обработка соцветий гиббереллином. Сорт Катта Курган: ж—контроль со свободным опылением; з—контроль с искусственным опылением; и—обработка соцветий 6-BAH в условиях строгой изоляции.

К ст. М. М. Саркисовой и М. Х. Чепеляня,

В настоящей работе приведены новые данные о влиянии цитокининов и этрела на формирование ягод и гроздей винограда.

Материал и методика. В опытах использовали две группы сортов: сорта с функционально женским типом цветка, на которых изучалась возможность нормального завязывания ягод под влиянием указанных выше физиологически активных соединений и сравнении с таковыми при искусственном опылении (Нимранг, Катта Курган, Арагаши, Сев Айгени) и обоеполые сорта (Наири, Мускат Венгерский, Венгерка, Гибрид 261/32, Севан, Шаумяни), в опытах с которыми была предпринята попытка устранения таких биологических недостатков, как осыпаемость цветков и завязей, клейстогамный тип опыления цветков и ломкость гроздевой лозы и гребня. Для сравнения использовали уже испытанные фитогормоны (ауксины и гиббереллины) и ретарданты.

Соцветия винограда в зависимости от цели исследования обрабатывали гиббереллинами (ГК), кинетином, 6-бензиламинопурином (6-БАП), этрелом, хлорхлоридхлоридом (ССС) тремя методами—смачиванием, опрыскиванием, наложением пластыря с физиологически активным соединением—в два срока за 10—15 дней до цветения и в период массового цветения. Повторность опыта—10-кратная. До обработки соцветия индентифицировали пергаментными мешочками с указанием названия сорта, варианта, порядкового номера соцветия, а также даты обработки. Этикетки с такими же надписями прикрепляли к каждой гроздевой лозе. После окончания цветения и заметного разрастания завязей мешочки снимали и в лабораторных условиях подсчитывали количество опавших с данного соцветия бутонов, цветков и мелких завязей. Затем по методу Лазаревского [3] определяли процент осыпания, или процент завязывания ягод. После созревания ягод определяли механический состав и механические свойства гроздей и ягод. В соке ягод определяли содержание сахаров, титруемой кислоты и сухого вещества (при помощи рефрактометра).

Результаты и обсуждение. Одним из наиболее интересных аспектов изучения действия физиологически активных соединений на сорта винограда с функционально женским типом цветка представляется завязывание ягод в грозди. Установлено, что на процесс завязывания ягод оказывают влияние все испытанные соединения, в той или иной степени в зависимости от времени и способа обработки, а также от сорта. Наиболее оптимальным сроком обработки является период бутонизации, а действенным методом ее—обмакивание соцветий в раствор препарата. На рис. 1 показаны грозди винограда сортов Нимранг и Арагаши с функционально женским типом цветка, обработанные в условиях строгой изоляции гиббереллином.

Обработка гроздей винограда кинетином методом смачивания способствовала такому же повышению завязываемости ягод у сорта Нимранг. У сорта Арагаши кинетин, напротив, ни при одном из методов обработки не оказывал подобного действия.

Значительному повышению процента завязываемости ягод у функционально женских сортов Нимранг и Катта Курган способствовала обработка соцветий 6-бензиламинопурином методом смачивания. Наложение же пластыря приводило к снижению эффекта препарата. Видимо, это связано с избыточным количеством препарата, приходящегося на долю одного соцветия при этом способе обработки. Обмакивание соцветий винограда в раствор 6-БАП способствовало сильному разветвлению гроздей, в результате чего гроздь приобретала округлую форму.

Таким образом, у сортов с функционально женским типом цветка Нимранг, Катта Курган и Арагаши гиббереллин и 6-БАП в одинаковой

мере увеличивают завязываемость ягод даже в условиях, неблагоприятных для опыления цветков. Это весьма важное свойство указанных соединений можно использовать в практике виноградарства для получения нормального урожая в годы с неблагоприятными погодными условиями во время цветения. Осуществление поставленной задачи будет зависеть от правильного выбора регулятора роста, от сорта, фазы развития растения и метода обработки. Обработка соцветий этими соединениями отрицательного влияния на качество ягод винограда не оказывает. Из табл. 1 по сорту Нимранг видно, что грозди и ягоды, обработанные ГК и 6-БАП, по механическим и химическим показателям выгодно отличаются от контрольных. Аналогичные результаты, за исключением исключений, получены и на остальных сортах.

Интересно отметить, что эти фитогормоны, обладая определенной специфичностью действия, оказывают одинаково положительное воздействие на сорта винограда с функционально женским типом цветка. Оба вещества способствуют увеличению процента завязываемости ягод, размеров гроздей, повышению урожая. Однако специфичность действия, обусловленная различиями в химической природе и функциональной роли, при этом не утрачивается. Так, если при воздействии гиббереллином у винограда с функционально женским типом цветка формируются крупные грозди с бессемянными ягодами, где имеются как крупные ягоды, так и горошащиеся, то при воздействии 6-БАП образуются разветвленные грозди с нормальными ягодами, имеющими приплюснутую форму и содержащими рудименты семян. При обработке гиббереллином процент сухого вещества и сахаров в ягодах несколько ниже, чем в контроле, а в варианте с 6-БАП эти показатели, наоборот, выше. Очевидно, что эти соединения, проявляя свои специфические качества, и то же время влияют на какой-то общий эндогенный гормональный механизм, обуславливающий одинаковую реакцию их.

Сорта винограда с обоеполым типом цветка, как показали исследования, более чувствительны к указанным соединениям. Ранее нами была выявлена отрицательная реакция этих сортов винограда на действие гиббереллина при обработке их смачиванием и наложением пластира как в период бутонизации, так и в период массового цветения, выражающаяся в формативных изменениях и ростовых аномалиях грозденочек, гребня и ягод. Грозденочки и гребни сильно разрастались в толщину, до размеров однолетнего побега, на котором росла эта гроздь.

Положительную реакцию обоеполых семенных сортов винограда вызывает обработка соцветий 6-БАП, кинетином, этрелом и ретардантом ССС в период массового цветения, исключение составляют сорта с клеистогадным типом опыления, обработку которых проводили в период бутонизации за 10—15 дней до раскрытия цветков.

Установлено, что наиболее эффективное действие на завязывание ягод у сортов указанной группы оказывают этрел и ретардант ССС, способствующие также увеличению размера и массы ягод и гроздей, повышению содержания сахаров и сухого вещества. Так, у сорта Нанри процент завязываемости ягод в грозди при обработке этрелом и ретардантом ССС составлял соответственно 171,0 и 151,7, а средняя масса

Таблица 1. Влияние гиббереллина и 6-бензиламинопурина на завязывание ягод и некоторые показатели механической и химической структуры гроздей и ягод винограда сорта Нимранг

Варианты обработки	Процент завязывания ягод ($M \pm m$)	Размеры ягод, см ($M \pm m$ от 1,2 до 1,9)		Масса грозди, г ($M \pm m$)	Масса гребня, г ($M \pm m$)	Масса одной ягоды, г ($M \pm m$)	Масса семян в одной ягоде, г	Процент сухого вещества ($M \pm m$)	Процент сахаров ($M \pm m$)
		длина	ширина						
Контроль	100,0 $\pm$ 4,3	21,8	10,5	185,8 $\pm$ 4,8	9,5 $\pm$ 1,6	1,52 $\pm$ 0,3	0,8	20,5 $\pm$ 0,08	20,4 $\pm$ 0,02
ГК	303,0 $\pm$ 4,9	28,5	15,3	462,5 $\pm$ 3,6	21,3 $\pm$ 1,7	2,05 $\pm$ 0,4	—	20,5 $\pm$ 0,06	20,4 $\pm$ 0,03
6-БАП	216,2 $\pm$ 3,5	25,8	14,8	342,5 $\pm$ 4,2	13,8 $\pm$ 1,1	1,61 $\pm$ 0,6	0,5	22,0 $\pm$ 0,08	21,7 $\pm$ 0,01

Таблица 2. Влияние физиологически активных соединений на завязывание ягод и некоторые показатели механического и химического состава у сортов винограда с обоепокрытым типом цветка

Варианты опыта	Процент завязывания ягод ($M \pm m$)	Размеры грозди, см ($M \pm m$) от 1,1 до 2,8)		Масса грозди, г ($M \pm m$)	Масса гребня, г ($M \pm m$)	Масса одной ягоды, г ($M \pm m$)	Масса семян из 100 ягод, г	Процент сухого вещества ($M \pm m$)	Процент сахаров ($M \pm m$)
		длина	ширина						
Сорт Севан									
Контроль	100 $\pm$ 3,8	26	14	314 $\pm$ 2,5	7,2 $\pm$ 0,1	4,13 $\pm$ 0,1	11,6	19,3 $\pm$ 0,01	18,7 $\pm$ 0,003
6-БАП	128 $\pm$ 2,6	26	15	431 $\pm$ 3,8	9,9 $\pm$ 1,8	4,54 $\pm$ 0,3	13,8	21,4 $\pm$ 0,03	20,4 $\pm$ 0,03
Кинетин	126,9 $\pm$ 3,8	29	14	421 $\pm$ 4,3	10,1 $\pm$ 1,2	4,25 $\pm$ 0,4	15,1	19,3 $\pm$ 0,01	18,7 $\pm$ 0,01
Этрел	155 $\pm$ 3,2	27	18	575 $\pm$ 4,0	11,4 $\pm$ 1,5	4,75 $\pm$ 0,1	14,2	21,5 $\pm$ 0,03	20,4 $\pm$ 0,05
ССС	137 $\pm$ 4,3	30	13	440 $\pm$ 3,9	10,0 $\pm$ 1,1	4,10 $\pm$ 0,3	15,8	20,0 $\pm$ 0,05	19,4 $\pm$ 0,01
Сорт Шаумян									
Контроль	100 $\pm$ 4,7	33	13	344 $\pm$ 3,3	4,7 $\pm$ 1,6	4,4 $\pm$ 0,7	8,4	15,2 $\pm$ 0,07	15,1 $\pm$ 0,04
6-БАП	151 $\pm$ 3,9	29	18	521 $\pm$ 4,3	8,4 $\pm$ 1,3	4,4 $\pm$ 0,3	10,2	15,4 $\pm$ 0,06	15,4 $\pm$ 0,06
Кинетин	129 $\pm$ 6,0	33	16	444 $\pm$ 3,2	8,3 $\pm$ 2,0	4,4 $\pm$ 0,6	9,2	15,9 $\pm$ 0,04	15,8 $\pm$ 0,07
Этрел	149 $\pm$ 3,8	35	18	580 $\pm$ 4,1	9,6 $\pm$ 1,4	4,98 $\pm$ 0,3	12,0	15,9 $\pm$ 0,05	15,8 $\pm$ 0,08
ССС	175 $\pm$ 4,1	35	17	618 $\pm$ 5,4	11,0 $\pm$ 1,3	4,51 $\pm$ 0,4	13,0	16,0 $\pm$ 0,07	15,7 $\pm$ 0,05

грозди—209,0, 193,0 г (против контроля 100% и 117,4 г соответственно).

У сортов винограда, характеризующихся ломкостью грозденожки и гребня (Севан и Шаумяни), обработка соцветий этрелом вызвала такое разрастание и утолщение этих органов, что отрывать гроздь от побега возможно было только с помощью острого секатора. Контрольные же грозди отрывались легким прикосновением к грозденожке. Вместе с тем, несмотря на то, что эти сорта не отличаются ни клейстогамным типом опыления, ни осыпаемостью цветков и завязей, физиологически активные соединения вызывали у них повышение завязываемости ягод и увеличение массы гроздей (табл. 2, рис. 2).

Отчетливо проявляются как общность, так и специфичность действия этрела и 6-БАП на формирование ягод и гроздей у обоеполого сорта Шаумяни: значительно увеличивая массу грозди, эти фитогормоны по-разному влияют на формирование ягод и грозди. Данные табл. 2 показывают, что все испытанные соединения—6-БАП, кинетин этрел, ретардант ССС—в отличие от гиббереллина вызывают увеличение ягод и гроздей и повышают процентное содержание сухого вещества и сахаров у обоеполых сортов Севан и Шаумяни.

Проведенными исследованиями выяснено, что обработку соцветий у сортов винограда с обоеполым типом цветка, отличающихся различными физиологическими недостатками (клеистогамией, осыпаемостью цветков и завязей, ломкостью грозденожки и гребня), целесообразно производить методом смачивания в период массового цветения. Устранению указанных недостатков способствуют в той или иной степени все испытанные нами соединения, кроме гиббереллина. Кинетин, 6-БАП, этрел и ретардант ССС отрицательного влияния на вкусовые качества ягод не оказывают (рис. 2 а, б, в).

Проявляя свои специфические свойства, физиологически активные соединения в то же время способствуют устранению биологических недостатков у обоеполых сортов винограда, хотя действие каждого из этих соединений на отдельные сорта совсем не идентично. Можно предположить, что действие физиологически активных соединений тесно связано с биологическими особенностями сорта, обменом эндогенных гормональных факторов, а также с регуляцией притока и активацией питательных веществ.

Таким образом, проведенные нами исследования позволили выявить специфичность влияния указанных физиологически активных соединений, обусловленную различием химической природы и функциональной роли их при применении на различных сортах винограда. При этом обнаружено новое свойство пуринов—участие в регуляции завязывания, роста и развития ягод как у функционально женских, так и у обоеполых сортов винограда. Действие пуринов проявляется как в условиях изоляции, так и при свободном опылении. У сортов винограда с функционально женским типом цветка обработка ГК и 6-БАП способствует нормальному завязыванию ягод даже в условиях строгой изоляции с помощью пергаментных мешочков.

Показано, что 6-БАП, кинетин, этрел и ретардант ССС способствуют устранению таких биологических недостатков, как клейстогамия, осыпание цветков и завязей, ломкость гроздевой лозы и гребней у сортов винограда с обоеполым типом цветка.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агамян Л. Б. Канд. дисс., Тбилиси, 1981.
2. Кулаева О. Н. Цитокинины, их структура и функция. М., 1973.
3. Лазаревский М. А. Изучение сортов винограда. Ростов, 1963.
4. Миллева Э. Л., Смирнова Н. К., Чайлахян М. Х. ДАН СССР, 1, 1983.
5. Саркисова М. М., Чайлахян М. Х. ДАН АрмССР, 80, 2, 92—95, 1985.
6. Чайлахян М. Х., Саркисова М. М. Регуляторы роста у виноградной лозы и плодовых культур, Ереван, 1980.
7. Bangerth F., Glötz G. Wein—Wiss. 30, 3, 121—128, 1975.
8. Das N., Patil K., Skoog F. Physiol. plantarum, 9, 1956.
9. Jackson M. B., Osborne D. Z. Nature, 225, 1019, 1967.
10. Martinez H. D., Diaz M. D., Ruggert G. Agrociencia, 21, 13—23, 1975.
11. Nelson J. M., Sharples G. C. Hort. Science. Sec., 1, 9, 6, 598—600, 1971.
12. Nitsch I. In Biochemistry and physiology of plant growth substances. Ottawa, 1968.
13. Osborne D. In Biochemistry and physiology of plant growth substances. Ottawa, 1968.
14. Richmond A. A., Lang A. Science, 125, 3219, 1958.
15. Weaver R. J., Van Overbeek J., Pool R. M., Nature, 206, 952—953, 1965.
16. Weaver R. J., Stindly N. W., Klierer N. M. Plant Physiol., 44, 183—188, 1969.

Поступило 13.X 1987 г.

Биол. ж. Армении, т. 41, № 2, 1988

УДК 577.1

К МЕХАНИЗМУ АКТИВАЦИИ ПРОЦЕССА ТРАНСФОРМАЦИИ *Escherichia coli* дс-РНК

Р. А. ЗАХАРЯН, Ю. В. ТАДЕВОСЯН, Н. Г. АЗАРЯН, К. Г. КАРАГЕЗЯН

Институт экспериментальной биологии АН АрмССР, Ереван

Показано, что дс-РНК существенно повышает степень трансформации у *E. coli*. Появление свободных ненасыщенных жирных кислот и промежуточных в ходе высвобождения последних лизоформ фосфолипидов являются факторами, в условиях воздействия дс-РНК повышающими проницаемость клеточной мембраны бактерий, способствующими переносу ДНК в клетку и трансформации.

Ցույց է տրվել, որ դս-ԲՆԲ-ն զգալիորեն բարձրացնում է տրանսֆորմացիայի աստիճանը *E. coli*-ի մոտ: Ազատ չհագեցած ճարպաթթուների և լիզոլիզների անջատման ընթացքում միջանկյալ ֆոսֆոլիպիդների լիզոֆորմների ի հայտ գալը այնպիսի գործոններ են, որոնք դս-ԲՆԲ-ի ազդեցության պայմաններում բարձրացնում են բակտերիայի բջջային թաղանթի թափանցելիությունը և նպաստում են ԴՆԲ-ի փոխադրմանը բջջի ներս և տրանսֆորմացիային:

The obtained data demonstrate that ds-RNA essentially elevates the level of *E. coli* transformation. The appearance of free nonsaturated fatty acids and mediatory lysoforms of phospholipids under the action of ds-RNA appears to be the factor which provides the increasing of bacterial cells membrane permeability and promotes the DNA transport into the cells.

Мембрана—трансформация—дс-РНК—фосфолипиды.