

УДК 581—12

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

С. А. Марутян, А. Д. Дограмаджян

Влияние ингибиторов на метаболизм побегов винограда в условиях низких температур

(Представлено академиком М. Х. Чайлахяном 2/III 1971)

При низких температурах замедляется доступ кислорода, понижается уровень дыхания растений (¹) и затрудняется подача энергии, необходимой для поддержания функций клетки. Синтез АТФ главным образом зависит от процессов окислительного фосфорилирования в дыхательной цепи. Значительные изменения от холода претерпевают также белки, особенно при быстрых сменах температуры.

Для выяснения роли процессов окислительного фосфорилирования в дыхательной цепи, как поставщика энергии, а также участия белкового обмена в процессах закалки и промораживания побегов винограда были поставлены модельные опыты с блокированием этих звеньев соответствующими ингибиторами. В качестве объекта исследования служили побеги винограда, взятые до начала закалки растений при +10°C у морозостойкого сорта Русский Конкорд и неморозостойкого—Спитак Араксени. Побеги отрезались в виде одноглазковых черенков длиной 10 см. Образцы каждого сорта были разделены на 3 части по 100 штук в каждой. Для блокирования окислительного фосфорилирования часть образцов погружалась в водный раствор 2,4 динитрофенола (ДНФ) из расчета 2 г/л, для блокирования синтеза белков—в раствор хлорамфеникола (ХФ) 1 г/л, контроль—в воду. Диффузия химикатов в побеги проводилась в течение 12 часов при +10°C и pH 7,0. Такая обработка не была летальной, что проверялось проращиванием черенков. Затем образцы промывались водой, сушились на фильтровальной бумаге при +10°C до приближения к первоначальному весу ($\pm 15\%$). По 25 черенков в полиэтиленовых мешочках подвергали температурной обработке по следующей схеме:

контроль: +10°C;

режим 1—15 дней 0°C;

режим 2—15 дней 0°C и 4 дня—18°C (0°—18°);

режим 3—4 дня—18°C.

Во всех образцах нами определялось количество крахмала, моносахаридов, сахарозы, олигосахаридов, галактолипидов и свободного жира.

Предпосылкой для наших опытов явились многочисленные литературные сведения относительно закономерных изменений углеводов в побегах винограда в условиях пониженных температур.

Фактический материал экспериментов по изменению содержания метаболитов после всех режимов обработки побегов винограда приведен в табл. 1. На основании таблицы составлена схема (рис. 1), систематизирующая полученный материал и облегчающая его разбор. Исходя из наличия обратной корреляции между количественными изменениями метаболитов в наших экспериментах основное внимание было обращено

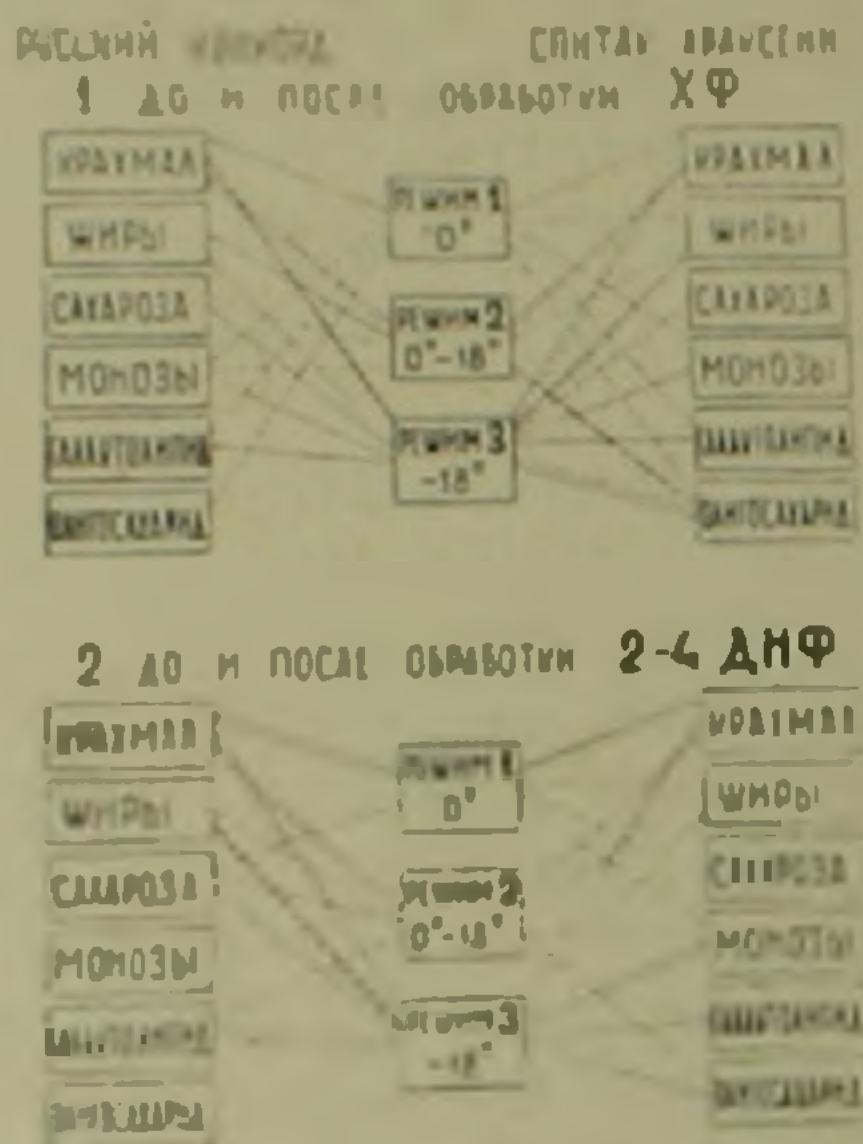


Рис. 1 Использование метаболитов при обработке побегов ингибиторами и холодом

— — — — — контроль.
- - - - - ингибиторы

не столько на накопление, сколько на использование данного метаболита. Д. Симинович и др. (2) повышение морозостойкости растений предлагают искать не в прибавке сахара, а в использовании крахмала. В середине схемы (рис. 1) указаны режимы опыта, которые стрелками соединены с теми метаболитами, количество которых уменьшается при данном режиме промораживания по сравнению с их первоначальным содержанием в побегах при $+10^{\circ}\text{C}$. Сплошными стрелками обозначено использование метаболита в контрольных побегах (вода). Пунктирными стрелками обозначено использование метаболита в опытах после обработки побегов ДНФ и ХФ.

Из схемы и таблицы явствует, что количество крахмала всегда уменьшается (кроме образцов ХФ при режиме 0°). Расходование крахмала происходит многими каналами через совершенно разные метаболиты при всех режимах холода независимо от сорта и ингибитора. Следовательно, крахмал является универсальным запасным веществом, используемым растением всегда.

Таблица 1

Изменение содержания метаболитов после обработки побегов винограда ингибиторами и холодами

Режимы опыта	Контроль		ХФ		ДНФ	
	Русский Конкорд	Спитак Араксени	Русский Конкорд	Спитак Араксени	Русский Конкорд	Спитак Араксени
К р и х м а л (°о)						
+10°C	7,76	12,84	7,15	10,20	8,92	11,68
0°C	5,56	9,92	7,32	10,20	6,84	10,80
0°-18°C	5,28	9,50	6,28	9,40	8,08	11,80
-18°C	6,56	10,20	6,00	9,08	6,72	9,36
С в о б о д н ы й ж и р (°о)						
+10°C	5,8	2,9	3,6	4,9	1,9	4,6
0°C	7,1	4,1	5,6	2,2	2,5	3,1
0°-18°C	4,3	4,2	3,7	2,5	2,6	2,8
-18°C	5,6	2,0	4,7	3,1	1,6	4,7
С а х а р о з а (°о)						
+10°C	7,90	4,55	6,25	4,80	8,75	4,95
0°C	8,05	6,80	6,55	6,55	6,40	3,50
0°-18°C	8,05	6,50	2,15	4,90	2,05	4,80
-18°C	2,15	5,05	6,90	3,75	7,55	5,90
М о н о с а х а р и д ы (°о)						
10°C	3,40	4,20	4,05	3,05	3,20	3,15
0°C	3,15	3,75	3,20	3,75	3,15	3,30
0°-18°C	4,30	3,40	3,30	3,85	3,40	2,15
-18°C	3,30	3,50	3,40	3,20	3,30	2,75
Г а л а к т о л и п и д ы (мг % галактоза)						
10°C	20	27	17	20	16	21
0°C	22	27,5	16	17	28	42
0°-18°C	30	43,5	26	42,5	11,5	30
-18°C	16	20	20	22	10,5	23,5
О л и г о с а х а р и д с т а х и о з а (мг %о)						
10°C	220	224	543	353	450	175
0°C	706	211	500	186	726	586
0°-18°C	390	168	703	237	610	278
-18°C	580	169	596	223	540	204

Совершенно иначе обстоит дело с жиром. Жиры расходуются у морозостойкого сорта при режиме 0°—18°. При данном режиме расходование жира прекращается в опытах с ХФ и ДНФ. Интересно, что при дли-

тельном воздействии 0° в контрольных образцах обоих сортов происходит увеличение количества жира.

Снижение температуры до -18°C (режим 0— -18°) у неморозостойкого сорта в отличие от морозостойкого не вызывает использование жира. В опытах при воздействии сразу -18°C (без предварительного 15-дневного действия нулевой температуры) в контрольных побегах морозостойкого сорта сразу используется сахароза. Это звено перестает действовать после обработки побегов ХФ, что указывает на связь использования сахарозы только с белковым обменом. В опытах с ДНФ расходование сахарозы при -18° не приостанавливается. Если рассмотреть поведение неморозостойкого сорта, то при режиме -18° происходит использование не сахарозы (как у морозостойкого), а жира.

Использование жира у неморозостойкого сорта связано с процессом окислительного фосфорилирования и приостанавливается от ДНФ. При этом же режиме (-18°) у обоих сортов наблюдается снижение количества галактолипидов. Этот процесс у морозостойкого сорта связан с белками, а у неморозостойкого сорта еще и с окислительным фосфорилированием. Поскольку морозостойкий сорт в процессе закалки накапливает жир с последующим его использованием при воздействии холода и благодаря тому, что весь этот процесс находится в тесной связи с белковым обменом и окислительным фосфорилированием, можно допустить вероятность образования у морозостойких сортов липидобелковых комплексов (-). В том случае, когда внешние условия среды не способствуют закалочным реакциям и растения подвергаются воздействию холода без предварительной закалки, вместо жира используются сахароза и галактолипиды. При этом усвоение обоих метаболитов происходит с участием белков и поэтому создается возможность образования олигосахаридов. Неморозостойкий сорт при режиме 3 (-18°), в отличие от морозостойкого, вместо сахарозы использует жир, галактолипиды и даже стахиозу.

Результаты опытов с ингибиторами показывают, что при воздействии холода использование метаболитов в побегах винограда тесно связано с белковым обменом и процессом окислительного фосфорилирования в дыхательной цепи. Эти процессы в отдельности могут либо способствовать, либо мешать использованию того или иного метаболита. Так, во время закалки при 0° крахмал, сахароза, галактолипиды, стахиоза у изученных сортов имеют одинаковое отношение к ингибиторам.

Накопление жира в побегах во время закалки у морозостойкого сорта не связано с белками и окислительным фосфорилированием, а у неморозостойкого сорта происходит только с их помощью. Такая разноречивость приводит к тому, что морозостойкий сорт после закалки, подвергаясь воздействию низкой температуры (0°— -18°), использует накопленный свободный жир.

Мы считаем наиболее вероятным объяснением использования этого жира — преобладание синтетических реакций липопротендов у морозостойкого сорта, поскольку, по предварительным анализам, уровень липопротендов за время зимовки все время держится на более высоком уровне.

не по сравнению с неморозостойким сортом. По данным И. Г. Сулейманова (⁴), зимой в конституционных белках количество липопротеидов тоже возрастает, хотя и известно, что связь липидов с белками очень лабильна и легко разрушается от холода. Здесь уместно привести высказывание Ловелока (⁵), согласно которому уровень липопротеидов в живой клетке поддерживается благодаря непрерывно протекающему их синтезу.

В контрольных опытах в случае промораживания побегов без предварительной закалки морозостойкий сорт сразу прибегает к использованию сахарозы. Если исходить из того, что сахароза может являться исходным материалом для образования олеиновой и других жирных кислот (⁶), то можно предположить, что морозостойкий сорт в данных условиях применяет этот путь обмена. А количество сахарозы потом вновь легко пополняется за счет ее синтеза на пути распада крахмала. Неморозостойкий сорт выбирает другой путь обмена: здесь использование сахарозы ингибируется белками и приходится использовать и без того скудных резервов жира с помощью окислительного фосфорилирования.

Все это говорит о том, что во время закалки создается существенное различие в механизме между морозостойкими и неморозостойкими сортами винограда. Основные изменения за время закалки касаются белковых фракций, которые, приобретая новое качество, обуславливают в дальнейшем различные пути метаболизма при критических холодах у сортов с разным генотипом.

Институт виноградарства, виноделия
и плодоводства МСХ Армянской ССР

И. А. ИСАХАНЯН, Э. В. ЧОЛПАНАЗЯН

Ինհիբիտորների ազդեցությունը խաղողի մատերի մետաբոլիզմի վրա զամբ շերմաստիճանի սլայմաններում

Ուսումնասիրվել են բլրամփենիկոլի (ՔՖ) և 2,4 դինիտրոֆենոլի (ԴՆՖ) ազդեցությունը ցրտադիմացկուն՝ Խուսկի Կոնկորդի և ոչ ցրտադիմացկուն՝ Սպիտակ Արաքսենու մատերում պարունակվող օսլայի, ադատ ճարպի, սախարոզայի, մոնոսախարիդների, օլիգոսախարիդների, գալակտոլոպիդների քանակական փոփոխությունների վրա՝ տարբեր ցրտային ռեժիմներում (0°C , $0^{\circ}\text{C} - 18^{\circ}\text{C}$ և միանգամից -18°C)։ Նկատվել է, որ համարյա բոլոր ցրտային ռեժիմներում երկու սորտերի մոտ էլ օսլայի քանակը նվազում է և այդ պրոցեսը համարյա չի փոփոխվում ինհիբիտորներից։ Մյուս մետաբոլիտների նկատմամբ նկատում ենք փոփոխություններ՝ կախված ցրտային ռեժիմից և ինհիբիտորի տեսակից։ Այսպես, թեև երկարատև 0°C ազդեցության ժամանակ երկու սորտի մոտ էլ ադատ ճարպի քանակն ավելանում է, բայց երբ շերմաստիճանն իջեցվում է մինչև -18°C , ցրտադիմացկուն սորտը, ի տարբերություն ոչ ցրտադիմացկունի, օգտագործում է այդ ճարպի ճարպի օգտագործումը արգելակվում է ՔՖ-ով և ԴՆՖ-ով մշակելուց։ Հետևապես, հիմք կա են-

թաղանթի, որ աղատ ճարպի ծախսումը ցրտադիմացկուն սորտի մոտ կատարվում է լիպոպրոտեիդների սինթեզի վրա՝ օքսիդացիոն ֆոսֆորիլացումից ստացվող մակրոէներգիայի օգտագործման շնորհիվ: Հետաքրքիր է սորտերի վերաբերմունքը շեշտակի- -18°C հնթարկվելու դեպքում: Այդ ուժիմում շնայած երկու սորտերն էլ օգտագործում են գալակտոլիպիդներ, սակայն ցրտադիմացկունի մոտ այն արգելակվում է միմիայն ՔՖ-ից, իսկ ոչ ցրտադիմացկունի մոտ՝ նաև ԴՆՖ-ից: -18°C ուժիմում ցրտադիմացկուն սորտն անմիջապես օգտագործում է սախարոզա, որն արգելակվում է ՔՖ-ից: Ոչ ցրտադիմացկուն սորտը այդ նույն ուժիմում օգտագործում է ճարպ, որն ազդվում է ԴՆՖ-ից: Այդ սորտը տվյալ ուժիմում օգտագործում է նաև մոնոսախարիդներ (որոնք ազդվում են ՔՖ-ից) և օլիգոսախարիդներ (որոնք ազդվում են ԴՆՖ-ից):

Այսպիսով, մեր կողմից կատարված փորձերը ցույց են տալիս, որ ցածր ջերմաստիճանների, ինչպես նաև կոպման ուժիմի ժամանակ, խաղողի շվերում ընթացող պաշտպանողական ուսկցիաները և մետաբոլիտների ծախսումն սերտ կերպով կապված են օքսիդացնող ֆոսֆորիլացման և սպիտակուցի սինթեզի պրոցեսների հետ: Նրանց համատեղ կամ մասնակի արգելակումը ստիպում է բույսին գործի դնելու պաշտպանողական նոր ուղիներ:

Л И Т Е Р А Т У Р А — Գ Ր Ա Կ Ա Ն Ո Ւ Թ Յ ՈՒ Ն

¹ R. Pouget, Ann. de l'amél. des plantes, V. 13, hors serie, 1, 1963. ² D. Simlno-
vitch, F. Gfeller, B. Rheaume, Cell Injury and Resistance in Freezing Organisms,
Proc. VII, Univ. Of Hokaido (Japan) 1967. ³ А. Д. Дограмаджян, С. А. Марутян,
Ж. А. Петросян, Физиология раст., 16, 3 (1969). ⁴ И. Г. Сулейманов, Липонный
обмен в корнях клевера. Научн. конф. Казанского ун-та, 11, Казань, 1960. ⁵ J. E.
Lovelock, Proc. Roy. Soc. 147, 427-433, 1957. ⁶ И. К. Штумпф, Тр. пятого Между-
научн. конгресса. Симп. VII, изд. АН СССР, 1962.