

К. С. ПОГОСЯН.

доктор биологических наук
зав. отделом физиологии и биохимии растений.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТИ ВИНОГРАДА

Эффективные меры борьбы с вымерзанием растений, большое значение которых для сельского хозяйства нашей страны очевидно, могут быть разработаны лишь исходя из понимания причин гибели растений от мороза и тех особенностей физиологических процессов, протекающих в организме, которые обуславливают их высокую морозостойкость. Особенное значение эта проблема приобретает для многолетнего теплолюбивого растения—виноградной лозы, которая в зонах ее культуры с переменным температурным режимом подвергается опасности повреждения морозами в осенний, зимний и весенний периоды.

Известно, что европейско-азиатский виноград (*Vitis Vinifera*) обладает низкой морозостойкостью и поэтому наибольшее распространение он получил в районах умеренно теплого климата.

По подсчетам Е. И. Захаровой (1964), около 85% мировой площади виноградников находится в условиях сравнительно теплого климата и ведется при неукрывной культуре. и только 15% насаждений укрывается на зиму.

Виноградные насаждения в Армянской ССР в основном расположены в условиях умеренно холодного климата, характеризующегося сравнительно суровыми зимами, что нередко приводит к значительным повреждениям кустов и не-

обходимости в связи с этим вести укрывную культуру винограда.

Устранение необходимости ежегодного проведения дорогостоящего и крайне трудоемкого мероприятия по укрывке кустов земляным валом и освобождение от него весной несомненно даст большой экономический эффект.

В настоящее время в этом направлении развернуты исследования в области селекции, физиологии, биохимии. Эффективное и быстрое разрешение этого теоретически важного вопроса, имеющего большое народнохозяйственное значение, может быть ускорено комплексным подходом к изучению этого явления.

Очевидно, что без ясного понимания действия на клетки отрицательных температур и сущности вызываемых ими вредных изменений невозможно составить представления о свойствах клеток, от которых зависит их морозоустойчивость, а следовательно и целого растительного организма в различных условиях выращивания и действия экстремальных факторов внешней среды.

Исследованиям морозоустойчивости культуры винограда предшествовали многочисленные работы, выдвигающие ряд теорий и гипотез относительно механизма устойчивости растений к морозу. Хотя проведенные исследования многое прояснили в проблеме морозоустойчивости, однако до сих пор нет общепризнанной единой теории. Не вскрыты еще многие вопросы физиологии морозоустойчивости ряда культурных растений, связанные с происхождением и биологией сорта, природными условиями их возделывания, с процессами, протекающими при перестройке организма из вегетирующего в зимостойкое состояние и приводящие к высокой их устойчивости.

Исторический обзор всех выдвигавшихся в разное время для объяснения вымерзания теорий и предположений можно найти в ранее вышедших монографиях (Максимов, 1913; Туманов, 1940; Васильев, 1956; Luget, Geheio 1940 Levit 1956). Поэтому мы ограничимся лишь кратким упоминанием основных представлений о причинах гибели клеток от мороза, которые легли в основу современного понимания вопроса мо-

розоустойчивости растений. Первые исследования по изучению причин гибели растений от мороза относятся к XVII—XVIII столетиям. Однако только выход в свет монографии Максимова Н. А. (1913) положил начало новому этапу изучения морозостойкости растений. Им выдвинута теория относительно гибели клеток от совместного действия двух вредных факторов—обезвоживания протоплазмы и давления льда на клетки. Впоследствии эту теорию развил Туманов И. И. (1940, 1951), считая, однако, что приведенные факторы недостаточны, поскольку они лишь способствуют образованию внутриклеточного льда, что и приводит к гибели клетки. Наряду с этим, всесторонними исследованиями им был вскрыт механизм повреждения растительной ткани при действии отрицательных температур и намечены пути правильного понимания всего хода перестройки и подготовки растения к перенесению морозов, связывая морозостойкость с сезонными изменениями в растительном организме, в частности, с торможением ростовых процессов. Им разработана и экспериментально обоснована теория двух фаз закаливания (Туманов 1940, 1945, 1960, 1967) согласно которой для прохождения растениями первой фазы закаливания требуется значительный период времени и накопление в клетках определенного количества и качества защитных веществ, среди которых преобладают сахара: у озимых за счет фотосинтеза (на этом этапе освещение имеет первостепенное значение), а у древесных—за счет гидролиза ранее накопленных полисахаридов, протекающего одинаково успешно на свету и в темноте.

Причинная связь повышения морозоустойчивости с накоплением сахаров в настоящем доказана в опытах с целыми растениями и изолированными от них частями (Васильев, 1956; Туманов И. И., Трунова Т. И., 1957, 1963; Сергеева, 1959; Кондо И. Н., 1960; Погосян К. С., 1960; Белкин, 1961; Сергеев Л. И. и др., 1961; Оголовец И. В., 1966).

В первой фазе закаливания в растениях происходят также изменения свойств протоплазмы.

Полную морозостойкость растение приобретает лишь после прохождения второй фазы закаливания, протекающей

при температуре ниже 0°. При этом происходит медленное обезвоживание клеток вследствие перехода значительной части воды в межклетный лед, перестройка субмикроскопического строения протопласта, что обеспечивает относительно высокую проницаемость для дальнейшего оттока воды и возможность протопласту переносить обезвоживание и механическую деформацию, а также глубокие изменения биокolloидов, протоплазмы (Туманов И. И., 1967; Levit, J., 1959, Parker, J., 1963; Siminovitch, D., 1963; Генкель П. А., Окнина Е. З., 1964; Хебер, 1964; Самыгин Г. А., 1970; Красавцев О. А., 1972).

Современные методы тонких исследований (рентгеноструктурный анализ, электронномикроскопические наблюдения, термография, калориметрирование) позволили уточнить ряд важных вопросов, дополняющих сведения относительно механизма выживаемости тканей, в частности: способность повышения морозоустойчивости у некоторых древесных растений до сверхнизких температур (Sakai, 1956, Туманов, Красавцев, 1962); влияние скорости замораживания и оттаивания на выживаемость ткани (Самыгин Г. А., 1970; Mazur 1965; Туманов И. И., 1967; Sakai, A. 1967; Красавцев О. А., 1969), процесс образования льда, значение его размеров и места возникновения в тканях (Туманов И. И., Красавцев О. А., 1966, Hatakeyama, 1965; Sakai, A. 1971; Weizer, C. 1970; Красавцев О. А., 1972).

Приведенный краткий обзор относится в основном к однолетним и древесным растениям и свидетельствует о глубине исследований относительно этих культур.

Исследования морозоустойчивости винограда начаты примерно с 30-х годов. Изучались некоторые биологические процессы, связанные с перезимовкой виноградного растения при укрытии землей и без него, динамика морозостойкости различных сортов, влияние условий культуры и отдельных агроприемов на морозостойкость лозы, а также вопросы регенерации и ускоренного восстановления вымерзшей части куста (Мищуренко А. Г., 1947; Кондо И. И. 1950—1970; Гриненко В. В., 1947, 1972; Потапенко Я. И., 1949, 1962; Шутков, 1952; Саакян Р. Г., 1953—1963; Михайлов В. М., 1956,

1964; Погосян К. С., 1960—1975; Марутян С. А., 1962, 1968; Амбарцумян М. А., 1965).

В настоящей работе мы попытались проанализировать основные стороны проблемы морозоустойчивости виноградной лозы с точки зрения физиологии закаливания и зимовки растения, специфичности механизма выживаемости тканей лозы при низких температурах, обуславливающих различную степень устойчивости тканей и органов растения различных сортов и гибридов винограда в зависимости от их происхождения.

Исследования в этом аспекте являются лишь частью тех работ, которые охватывают более широкий круг вопросов морозоустойчивости винограда, проводимых в лаборатории физиологии растений с 1956 года.

Способность виноградного растения переносить низкие температуры и другие неблагоприятные условия осенне-зимнего периода, в значительной степени зависит от ритма роста, динамики вызревания и состояния зимнего покоя. Несмотря на изученность этих процессов у винограда (Негруль, 1959; Кондо И. Н., 1960; Стоев К. Д., 1971) все же иметь представление в этом аспекте в каждой конкретной зоне возделывания винограда, является необходимым. Многолетними исследованиями установлено, что в условиях континентального климата юга у сортов восточной группы побеги полной физиологической зрелости достигают в конце ноября—первой декаде декабря, имея по сравнению с морозоустойчивыми межвидовыми гибридными формами и сортами, более слабовыраженный слой коры, феллоген охватывает лишь периферические пучки. У морозостойких же форм полного вызревания побеги достигают несколько раньше—в основном в середине ноября и характеризуются глубокой дифференциацией тканей: феллоген захватывает два—три пучка твердого луба. У них изменение внешней окраски побега коррелируется с физиологическим состоянием вызревшей лозы.

Несмотря на разновременное завершение процесса вызревания побегов, растения почти всех культивируемых на юге сортов и гибридов входят в зимний период с вполне одревесневшими побегами, что обуславливается в основном

благоприятными климатическими условиями затяжной осени.

Наряду с приостановкой роста и вызревaniem побегов необходимым условием для успешной подготовки виноградной лозы к зимовке является вступление ее в период покоя.

По данным наших исследований, глубокий покой у винограда в условиях юга начинается с середины сентября и охватывает почти весь октябрь. Резкий перелом в сторону выхода из этого состояния отмечается в начале ноября, а в январе—феврале (в зависимости от сорта) зимующие почки из состояния органического покоя переходят в вынужденный покой.

Разновременное распускание почек у различных по происхождению сортов винограда в условиях юга не связано с разновременным выходом их из состояния органического покоя, а объясняется различной потребностью к теплу в предвегетационный период.

Общая продолжительность периода органического покоя и особенно фазы глубокого покоя у сортов и гибридов не одинакова и зависит от температурного режима, в условиях которого создавалась и формировалась их наследственность. Принадлежащие к восточной эколого-географической группе сорта имеют более длительный органический покой и более сильно выраженную фазу глубокого покоя, чем морозоустойчивые сорта межвидового происхождения.

В наших исследованиях не обнаружено прямой корреляции между степенью морозоустойчивости виноградного растения, глубиной и продолжительностью покоя почек в каждый отдельный момент осенне-зимнего периода. У ряда высокоморозоустойчивых сортов и форм глубина и продолжительность покоя почек значительно слабее и короче, чем у слабоустойчивого европейского винограда.

Максимальная морозостойкость проявляется именно в период, когда почки находятся в состоянии выхода из органического покоя, или в фазе вынужденного покоя, что на юге наблюдается в конце января, начале февраля. Данные наших исследований находят подтверждение с выводом Мищуренко А. Г. (1947), Кондо И. Н. (1969) и не согласуются с данными Потапенко Я. И., Костиной В. А. и Дашкевич А. В.

(1958), обнаруживших прямую корреляцию между морозостойкостью и глубиной покоя. Наряду с этим, бесспорна, исключительно важная роль периода покоя в подготовке растения к зимовке. Особенно период глубокого покоя создает предпосылки для лучшего вызревания побегов, накопления в тканях запасных продуктов, прохождения физиолого-биохимических процессов, обеспечивающих закаливание лозы к низким температурам и развитие морозоустойчивости.

Морозоустойчивость у виноградного растения, как и у древесных, успешно развивается только при последовательном прохождении первой и второй фаз закаливания, при которых имеют место существенные и взаимосвязанные процессы, требующие определенных температурных условий.

Процесс закаливания у однолетних и многолетних растений изучен сравнительно глубоко. Однако имеющиеся по культуре винограда данные о закаливании лозы в полевых условиях и особенно по второй фазе, неполноценно отражают сложность и механизм изменений, происходящих в тканях винограда в процессе закаливания.

Результаты наших лабораторных и полевых исследований позволили раскрыть ряд важных сторон процессов первой и второй фаз закаливания, а также природы морозоустойчивости виноградной лозы в зависимости от видового и эколого-географического происхождения.

Выявлено, что в различные периоды осени уровень прохождения первой фазы закаливания у различных по морозоустойчивости сортов винограда неодинаковый.

В период (октябрь), когда температура воздуха колеблется в пределах от 8° до 20° оптимальным для прохождения лозой первой фазы закаливания является градиент $0+2^{\circ}$ продолжительностью действия 14—20 дней, а при более длительном действии аналогичных температур (24—30 дней) эффект первой фазы закаливания слабее.

Из отрицательных температур, особенно в ноябре, наиболее оптимальной для этой фазы является $-1-3^{\circ}$ с продолжительностью действия 10—15 дней, что обеспечивает более интенсивный гидролиз крахмала и значительное накопление сахаров.

На юге в условиях продолжительной осени виноградное растение эффективно начинает воспринимать закалочные температуры, в основном, в начале ноября, когда глубина покоя значительно ослаблена. На условия первой фазы растения морозоустойчивых сортов и форм реагируют значительно раньше, чем неморозоустойчивые. Между проявлением способности воспринимать условия первой фазы и накоплением сахаров существует некоторая корреляция. В наших исследованиях эта способность у изучаемых сортов приурочена примерно к периоду крахмального их максимума. Первая фаза закаливания у винограда на юге начинается в основном с первой декады ноября и продолжается до середины декабря. В этот период побеги винограда уже способны воспринимать условия второй фазы закаливания в более широком температурном диапазоне (от -3° до -12°), что способствует более эффективной закалке и проявлению в конечном итоге большей морозоустойчивости.

Следовательно виноградное растение на определенном этапе подготовки к зиме при -3° первую фазу закаливания способно проходить также успешно, как и вторую, но в недостаточной степени. Видимо, при температуре -3° растение в первые дни находится в переохлажденном состоянии и в нем интенсивно происходят только гидролитические процессы, свойственные первой фазе закаливания. При длительном же выдерживании при -3° —переохлаждение мало вероятно (исходя из температуры промораживания клеточного сока— $1,1^{\circ}$), почему и надо полагать, что наряду с гидролитическими процессами происходит уже и замораживание тканей, слабое обезвоживание и образование льда—процессы свойственные второй фазе.

Для ряда культур в процессе первой фазы закаливания большое значение имеет воздействие света. У древесных растений первая фаза закаливания одинаково успешно проходит и на свету и в темноте (Туманов И. И., 1960). Результаты наших исследований, проведенных с обезлиственными растениями и черенками в полевых и лабораторных условиях с применением искусственного затемнения (Погосян К. С., 1966) позволяют заключить, что у винограда, в силу истори-

чески сложившейся гелеофитности, первая фаза закаливания успешнее проходит в условиях освещения, растение лучше подготавливается ко второй фазе, в конечном итоге проявляется большая морозоустойчивость, чем при закаливании в условиях затемнения.

Повышение морозоустойчивости у обезлиственных растений при закаливании на свету мы склонны объяснить более интенсивным снижением содержания эндогенных стимуляторов роста в сторону увеличения ингибиторов. Не исключена возможность, что на свету наряду со специфическими ферментативными изменениями, освещение может повлиять и на удлинение периода накопления эндогенных ингибиторов роста, тормозящие скрытые ростовые процессы.

Таким образом, у виноградной лозы первая фаза закаливания характеризуется интенсивным накоплением сахаров, основная функция которых заключается в стабилизирующем действии на фракционный состав воды, комплексообразование с белками, ферментами (в смысле повышения их устойчивости к различным физико-химическим воздействиям), а также, в ингибировании различных физиологических процессов (как рост, дыхание и др.), в результате чего в клетках происходят существенные изменения, способствующие повышению устойчивости протоплазмы. В этой фазе морозостойкость лозы повышается (до -14 , -16°), но не достигает своего максимума.

Наибольшая устойчивость достигается, когда высокие концентрации защитных веществ комбинируются с другим физическим состоянием протопласта, изменяющегося только под воздействием отрицательных температур.

У древесных при второй фазе закаливания происходит сильное обезвоживание клеток, перестройка субмикроскопического строения протопласта, обеспечивающая различную проницаемость для дальнейшего оттока воды, выносливость к обезвоживанию и механическим деформациям как и ряд других процессов влияющих на устойчивость клеток (Туманов И. И., 1967; Sakai. A. 1968, 1970; Красавцев О. А., 1972). В отношении винограда детальных исследований по второй фазе закаливания почти не было. Результаты наших

изучений позволили установить, что в условиях континентального климата юга с продолжительной теплой осенью виноградное растение вторую фазу закаливания наиболее успешно начинает с середины декабря, когда обеспечиваются оптимальные закалочные температуры воздуха в диапазоне -3° — -6° и несколько ниже. Однако нередко случаи резкого спада температуры в этот период до -17 — -20° , что может нарушить нормальный ход второй фазы закаливания.

В таких случаях морозостойкие сорта винограда на юге способны проходить закаливание даже при -17 — -20° и ниже, в то время как для слабоморозостойких эти условия уже губительны. При медленном, ступенчатом закаливании температурный режим второй фазы значительно смещается: для слабоморозостойких форм он может оказаться в диапазоне от -3° до -20° с повышением устойчивости до -27 — -28° , для морозостойких—от -6° до -30° , с последующей выживаемостью почек при -35 — -40° в зависимости от происхождения сорта (Погосян К. С., 1967 а, б).

Для повышения морозоустойчивости в процессе ступенчатого закаливания существенное значение имеет длительное и последовательное понижение температуры в диапазоне -2° до -11° (рис. 1).

Необходимость длительного закаливания лозы в этом диапазоне температур вероятно обусловлена тем, что в этих условиях, кроме обезвоживания клетки имеют место структурные изменения, скорость которых с понижением температуры постепенно слабеет. В начале весны для слабозакаленных растений эффективно длительное закаливание в интервале 0 — 3° , а также при -5° с продолжительностью действия 1 сутки. Более длительное воздействие -5° в этот период может отрицательно повлиять на ткани виноградного растения. Следовательно в зависимости от физиологического состояния растений действие температуры -5° может быть закаливающим или повреждающим (Pogolian K., Sakai A. 1969).

Установлено, что виноградное растение подобно многим древесным породам, при благоприятных условиях закаливания в потенции способно развивать более высокую моро-

зоустойчивость, чем это проявляется в природе. Следовательно гибель от мороза нельзя объяснить только факторами, предшествующими зимнему периоду, или снижением температуры критического уровня, характерного для данного вида или сорта. Устойчивость к отрицательным температурам проявляется в способности растений к соответствующей структурной и функциональной перестройке в изменившихся условиях.

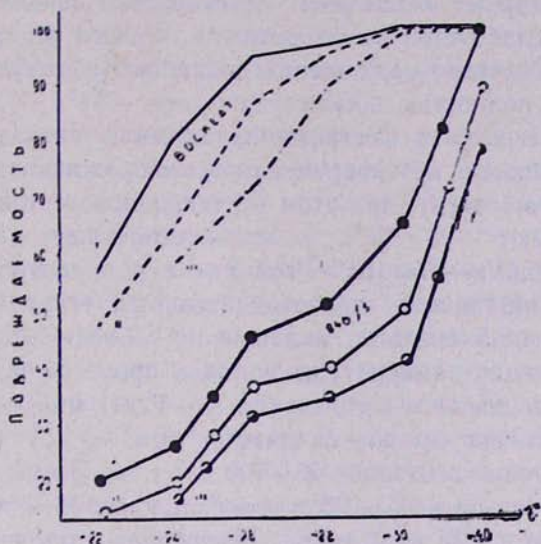


Рис. 1. Повреждаемость основных почек винограда в зависимости от темпов нарастания морозов. I—кратковременное действие температур от -1° до -10° (4 суток), затем продолжительное от -11° до -20° (15 суток), II—продолжительное действие температур от -1° до -10° (15 суток), затем кратковременное от -11° до -20° (4 суток), III—ступенчатое понижение температур от -1° до -20° в течение 20 дней.

Одной из важных особенностей такой перестройки является приспособительная реакция растений к скорости замораживания, образования в растительных тканях льда, быстрота процесса оттаивания, т. е. к физиологическим процессам, имеющим часто решающее значение для устойчивости против критических температур.

Наши исследования с применением быстрого охлаждения черенков винограда, в частности в области критических температур, а также регистрацией динамики замерзания тканей показали, что растения морозостойких видов винограда (*V. Amurensis*, *V. Coignetiae* Pul.), обладающих высокой устойчивостью к замораживанию при сравнительно медленном снижении температуры (со скоростью 3—4° в 1 мин., близким к естественным суровым условиям) относительно устойчивы и к быстрому охлаждению со скоростью 50—70° в 1 мин. Растения слабоустойчивых сортов *V. Vinifera* в аналогичных условиях быстрого охлаждения проявляют высокую чувствительность, полностью погибая даже при —14°.

Устойчивость к быстрому охлаждению значительно повышается после кратковременного замораживания при —5 и —10° (по 1 часу); при этом растения морозостойких видов выдерживают —23—28°, а слабоустойчивые с большими повреждениями—17—18°. Различия в устойчивости тканей лозы к одним и тем же отрицательным температурам, но при различной скорости охлаждения, объясняются быстротой понижения температуры в них в процессе замораживания. При медленном охлаждении (3—4° в 1 мин) замерзание клеточного сока обычно начинается при —4—5° (время переохлаждения составляет 60—100 сек.), а при быстром промораживании при —11—12° с переохлаждением в течение 3—8 сек., в то время как точка замерзания клеточного сока в зимующих тканях винограда составляет —1,9—2,6°. Следовательно, продолжительность переохлаждения тканей при медленном замораживании превышает таковое при быстром замораживании примерно в 15—20 раз. При скорости охлаждения 50—70° в 1 мин. льдообразование хотя и начинается в межклетниках, но кристаллы льда легко и быстро (за 10—15 сек.) могут проникать и в клетку, вызывая внутриклеточное замерзание и их гибель (Sakai, A. 1967; Красавцев О. А., Туткевич, 1970).

Предварительное замораживание черенков при —5 и —10° способствует уже некоторому обезвоживанию клетки, при этом период переохлаждения составляет 25—40 сек., а минимальная точка переохлаждения доходит до —7, —9°.

обеспечивая тем самым лучшую приспособляемость тканей к последующему быстрому охлаждению.

При медленном охлаждении, лед образуется внеклетный и когда охлаждение достигает критических температур, клетки уже бывают обезвожены в определенной степени, достаточной для выживания при краткосрочном действии критической для данного индивидуума температуры.

Следовательно устойчивость виноградной лозы к быстрому охлаждению достигается благодаря своевременному оттоку внутриклеточной воды в межклетники и способностью протопласта препятствовать льдообразованию внутри клеток.

Выживаемость тканей виноградной лозы в значительной степени зависит от скорости оттаивания, что в свою очередь обусловлено температурой и теплопроводностью среды, в которой протекает этот процесс.

При быстром оттаивании (со скоростью от 35 до 180° в 1 м.) важное значение имеет конечная температура замораживания: для закаленных растений различных по устойчивости видов винограда критическая температура, после которой быстрый обогрев приводит к гибели тканей, находится в интервале —15—18°, в то время как полная выживаемость у тех же сортов после —23°—30° соответственно обеспечивается при оттаивании со скоростью 6—12° в 1 мин. Быстрое оттаивание после слабых морозов (—10, —13°) уже не оказывает вреда. Вероятно обезвоживание до —15° не опасно для тканей винограда.

Согласно нашим исследованиям одной из причин гибели клеток у винограда при быстром оттаивании, особенно сильно обезвоженных внеклетным льдом, является очень высокая скорость обогрева тканей (от 60 до 120° в 1 мин.) в температурных интервалах от —20° до —5° и от —5° до 0°.

Высокая выживаемость клеток проявляется в тех случаях, когда при одном из указанных интервалов обеспечивается низкая скорость оттаивания тканей—в пределах 2—8° в 1 мин. Повреждение виноградного растения при быстром оттаивании является результатом сильного притока талой воды в клетку из межклеточного пространства при температурном градиенте, близком точке замерзания.

Устойчивость лозы в процессе оттаивания достигается ступенчатым всасыванием талой воды в клетки и медленным восстановлением нормального ее состояния. Оптимальным условием для впитывания талой воды и частичного восстановления структуры клетки, обеспечивающим последующее безвредное быстрое оттаивание, является температура в диапазоне $-5-7^{\circ}$.

Следовательно можно полагать, что в природных условиях, где оттаивание в основном происходит значительно медленно (максимум с $0,8-1,0^{\circ}$ в 1 мин.), гибель тканей лозы при этом, за редким исключением, не имеет места: она происходит в основном при критических для винограда температурах.

Таким образом, механизм приспособления тканей винограда к быстрому оттаиванию сходен с древесными с той лишь разницей, что у винограда уровень протекающих приспособительных процессов несколько смещен, что в значительной степени связано со свойствами протопласта.

Следовательно, изменение состояния воды в тканях виноградного растения в зимний период и особенно в диапазоне критических температур играет решающую роль в степени их выживаемости, что обусловливается способностью растения сохранять динамическое равновесие клеточных систем, нарушение которого ведет к повреждению или гибели клеток. Предотвращение образования внутриклеточного льда у различных растений достигается различными путями.

Наши исследования с использованием разнообразных методов определения состояния воды (калориметрирование, термография, гипертонические растворы сахарозы) показали, что морозоустойчивость винограда основана на вододерживающей силе тканей благодаря чему вредное действие мороза уменьшается по мере снижения степени обезвоживания клеток в результате внеклеточного замерзания (Погосян К. С., Красавцев О. А., 1970). У растений морозоустойчивых сортов в закаленном их состоянии вододерживающая способность клеток выше, чем у слабоустойчивых и обуславливается не только осмотическими силами, но и жизненной организацией протопласта (табл. 1).

Таблица 1

Содержание незамерзшей воды (в % к сухому весу) в закаленных
междоузлиях однолетних побегов винограда
(данные калориметра типа Кальве)*

Варианты	Температура С°						
	-5°	-10°	-15°	-20°	-25°	-30°	-35°
Межвидовой гибрид 846/5	ж	ж	ж	ж	ж	п	г
1) живые	75,0	69,0	65,9	62,9	57,1	49,5	40,2
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
1) живые	72,8	67,2	63,1	56,3	45,3	36,3	34,2
2) убитые паром	53,3	47,2	42,3	36,4	34,5	34,0	33,9

* ж—живые, п—повреждения, г—гибель.

При умеренных морозах в клетках винограда по сравнению с древесными содержится значительное количество незамерзшей воды, связанной с их живой структурой (у винограда при -20° незамерзшая вода составляет примерно 56%, у вишни Ширпотреб—33%). Это свидетельствует о способности различных растений в диапазоне одинаковых температур отдавать в межклетники неодинаковое количество воды, что обусловлено различной их водоудерживающей способностью и неодинаковой степенью проницаемости протоплазмы для воды.

Высокая водоудерживающая способность у винограда, как и у плодовых, возникает, в основном, в процессе вхождения растений в покой и первой фазы закаливания. Увеличение содержания сахаров при второй фазе закаливания приводит не только к повышению осмотической концентрации клеточного сока, но и к повышению устойчивости живой структуры протопласта.

Динамика льдообразования в тканях винограда при различных температурах наглядна на кривых, записанных с помощью калориметра типа Кальве. Различный характер кривых льдообразования в живых и предварительно убитых тканях, вероятно связан со скоростью этого процесса. В жи-

вых тканях замерзание идет медленнее, так как живая протоплазма оказывает сопротивление оттоку воды из клеток и межклетники. В интервале от 0 до -5° замерзание начинается после переохлаждения отдельных участков тканей, в соответствии с этим кривая тепловыделения имеет много изгибов. При дальнейшем охлаждении (не губительном) льдообразование происходит сравнительно равномерно и кривые имеют гладкий ход, а в интервале температур, вызывающих повреждение клеток, что сопровождается внутриклеточным льдообразованием кривые снова имеют много изгибов (рис. 2). Поскольку при отрицательных температурах, не вызывающих повреждений, в живых клетках винограда содержится много незамерзшей воды, то отмирание их вероятно связано с замерзанием сравнительно большой массы воды.

Кривые по регистрации тепловых выделений показывают также, что вымерзание может представлять собой длительный процесс, продолжающийся даже в течение суток.

Таким образом, можно заключить, что обезвоживание клеток винограда в процессе замораживания значительно затрудняется наличием больших водоудерживающих сил. Поэтому переохлажденное состояние воды при умеренных температурах в какой-то мере полезно, способствует временной задержке внутриклеточного льдообразования, что создает возможность своевременного оттока воды в межклетники в количестве, соответствующем данной температуре. При сильных морозах переохлажденное состояние уже опасно, поскольку в силу слабой проницаемости протопласта у винограда происходит скопление значительного количества незамерзшей воды. Одновременно, водоотнимающая способность критической температуры становится больше, превышая водоудерживающую способность клетки. Такое нарушение согласованности процессов обезвоживания и водоудерживания в итоге приводит к замерзанию воды внутри клетки, что уже губительно для нее. У морозостойких сортов винограда, особенно межвидовых гибридов (с участием амурского винограда) переохлажденное состояние может сохраняться более длительное время, что обеспечивает возможность еще некоторого обезвоживания и относительно позднего начала внут-

риклеточного льдообразования по сравнению со слабоустойчивыми.

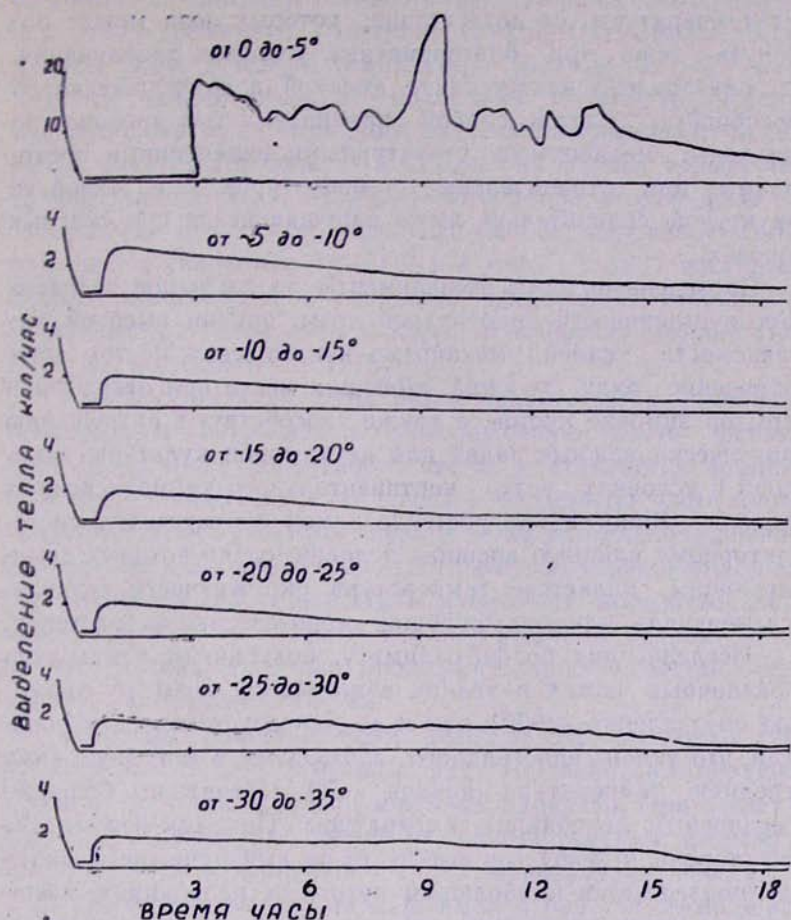


Рис. 2. Выделение тепла при замерзании междоузлий однолетних побегов винограда в разных температурных интервалах. Гибрид 846/5 (морозоустойчивый), живые побеги, в интервале от -25° до -30° начинаются повреждения, они увеличиваются от -30° до -35° .

Однако такой механизм не обеспечивает высокую морозоустойчивость винограда: поэтому достигаемая ступенчатым закаливанием максимальная морозостойкость лозы не

превышает -30 — -40° . Следовательно у винограда в соответствии с природой сорта существуют определенные критические температуры, от воздействия которых лоза может погибнуть даже при благоприятных условиях закаливания, что обусловлено недостаточно высокой водоудерживающей способностью клеток, слабой проницаемостью протопласта для воды, медленными структурными изменениями протоплазмы при отрицательных температурах, т. е. живой ее структурой, сравнительно легко нарушающейся при сильных морозах.

Проведенные нами эксперименты по изучению свойства морозоустойчивости виноградной лозы, причин высокой выживаемости тканей, механизма повреждения клеток дают объяснение ряду явлений, имеющих место при открытой и укрытой зимовке кустов, а также способствуют разрешению практически важных задач для неукрывной культуры винограда в условиях резко континентального климата южных районов. Виноградное растение зимой подвергается многофакторному влиянию внешних условий, среди которых доминирующим является температура окружающего воздуха, усиливающая или ослабляющая морозостойкость растения.

Исследования по фитоклимату, колебаниям температур в различных частях и тканях виноградной лозы (с точностью определения $\pm 0,2^{\circ}$) как и ее морозоустойчивости показали, что ткани виноградного куста даже в морозную зиму (средняя температура января -5°) подвержены большим ежедневным колебаниям температуры. При этом флоэма южной стороны штамба (на высоте 10 см выше снежного покрова) подвергается наибольшим суточным колебаниям температуры, кратковременный перепад которых в отдельные солнечные дни может достигнуть 35° (от -17° до $+18^{\circ}$). Сравнительно слабым (16 — 20°) колебаниям температуры подвергаются ткани почек и однолетнего побега. В отличие от надземной части растения, южная сторона штамба (флоэма) на глубине 20 см от поверхности снега в течение морозной зимы (2—2,5 месяца) находится в замороженном состоянии в диапазоне температур от -2 до -6° , в результате чего блокируется передвижение воды из корней в надземную

часть куста, хотя и последняя подвергается ежедневному солнечному обогреву. Аналогичное явление наблюдается и у ряда древесных растений (Sakai. A., 1968). В холодные зимы (средняя температура воздуха $-3-6^{\circ}$) ежедневные кратковременные колебания температур в тканях надземной части виноградного растения не вызывают ослабления морозоустойчивости: в тканях происходит только частичное таяние льда, образовавшегося при второй фазе закаливания, поэтому последующее ночное понижение температуры (со скоростью $0,2-0,6^{\circ}$ в 1 мин.) легко восстанавливает первоначальное состояние, обеспечивая стабильную устойчивость тканей лозы к морозам в зимние месяцы (Погосян К. С., Сакаи А., 1972).

Морозостойкость лозы резко падает, когда колебания температуры затрагивают замороженную часть штамба ($10-12$ см ниже поверхности снега) и становится возможным поступление воды из почвы в надземную часть куста, подвергающуюся уже в этот период более длительному дневному обогреву. Однако пока недостаточно выяснено, что является наиболее ответственным в понижении морозостойкости винограда в конце зимы и в ранне-весенний период—начало поступления воды или продолжительность действия температур в пределах $10-12^{\circ}$.

Согласно нашим данным, действие отрицательных температур на открыто зимующие растения винограда неравномерно и часто носит локализованный характер. При этом характер повреждения тканей различных участков и органов лозы выражен в различной степени. Виноградная лоза, у которой на отдельных участках штамба и побегов погибла вся флоэма и $2/3$ камбия, способна продолжать свою жизнедеятельность за счет ксилемы и регенерационных процессов, сохранившихся камбиальных клеток, интенсивно создающих новые элементы флоэмы и ксилемы. Установлено, два основных вида повреждения штамба: кольцевое—полная гибель камбия и флоэмы, при котором штаб не восстанавливается и сохранившиеся почки после распускания и некоторого роста высыхают, и секториальное—при котором ткани штамба повреждаются с одной стороны или частично на отдель-

ных участках. В этом случае растение восстанавливается с обеспечением небольшого урожая в год повреждения. У большинства слабоустойчивых сортов камбиальные клетки более чувствительны к морозам, чем у морозоустойчивых и среднеустойчивых.

Восстановление такого растения и его долговечность зависят от глубины зимних повреждений, агротехнических мероприятий в период вегетации, нагрузки урожаем и других факторов.

Наши исследования в этом аспекте позволили научно обосновать вопрос возможности ведения высокоштамбовой формировки куста в определенных микроразонах и районах укрывного виноградарства, которому за последние годы уделяется значительное внимание.

Сравнительное изучение ряда сортов и элитных форм различной морозоустойчивости, сформированных на высоком штамбе и по веерной системе показали, что в зоне укрывного виноградарства с резко континентальным климатом, высокоштамбовая формировка куста имеет преимущество над веерной, однако не может быть применена повсеместно и не на всех сортах.

В районах где температура воздуха в зимний период понижается до -26° — -27° , для высокоштамбовой культуры могут быть рекомендованы лишь сорта с повышенной морозоустойчивостью почек, и особенно, штамба, обладающие высокой восстановительной способностью, высоким коэффициентом плодоношения, способные обильно плодоносить с запасных почек. Такие сорта и в годы с особо неблагоприятной зимой обеспечат удовлетворительную урожайность.

Изучение большого числа сортов и элитных сеянцев различного происхождения (*V. Vinifera*, *V. Amurenses*, *V. Labrusca*, *V. Coignetiae* Pull и др.) путем лабораторного закаливания и замораживания, с учетом вышеприведенных физиологических особенностей морозоустойчивости тканей и органов лозы, а также наблюдениями в полевых условиях за ряд лет с суровыми зимами позволило из гибридного фонда отдела селекции винограда НИИ виноградар-

ства, виноделия и плодоводства МСХ Арм.ССР (авторы Погосян С. А., Хачатрян С. С.) безошибочно выделить 5—6 морозоустойчивых элитных форм амуроевропейского происхождения: 1507/15а—(Адиси×«Амурский×Черный сладкий»), 842/9—(С. Маленгра×Амурский), С-1224—(Амурский×Мускат венгерский), 1563/21—(«Мадлен Анжевин×Амурский»×Сеянец 65/16), 1647/3—(«Мадлен Анжевин×Шасла Мускатная»×«Ичкимар×Январский черный») и некоторые другие, без укрытия выдерживающие морозы в пределах —29—30°C.

Из них три уже приняты в Государственное сортоиспытание под названием Бурмунк, Кармрени и Меграбуйр как морозоустойчивые технические сорта, дающие высокого качества белое и красное десертное вино. Все они перспективны для внедрения в производство с целью неукрывного их возделывания. Одновременно наши данные подтверждают мнение о возможности выведения морозоустойчивых сортов винограда путем межсортового скрещивания в пределах вида *V. vinifera*. Такими в наших исследованиях оказались две элитные формы из комбинации Адиси×Каберне, выдерживающие критические температуры в пределах —26—28°C.

Կ. Ս. ՊՈՂՈՍՅԱՆ

Կենսաբանական գիտությունների դոկտոր
Ֆիզիոլոգիայի և բիոֆիզիայի բաժնի վարիչ

ԽՍՀՄ-Ի ՎԱՋԻ ՑՐՏԱԳԻՄԱՅԿՈՒՆՈՒԹՅԱՆ
ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ՀԻՄՈՒՆՔՆԵՐԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ուսումնասիրելով տարբեր ծագում ունեցող մեծ թվով սորտեր ու հիբրիդներ և կիրառելով բազմազան նորագույն մեթոդներ, մեզ հաջողվել է մշակել խաղողի վազի ցրտադիմացկունության ֆիզիոլոգիական հիմունքները:

Սույն աշխատանքում ներկայացված են այդ ուղղությամբ մեր կողմից կատարված բազմամյա տարիների ուսումնասիրության արդյունքները:

Հատուկ ուշադրություն է դարձվել բույսերի ակտիվ վեգետացիայից ձմռան հանգստի անցնելու ժամանակաշրջանին, կոփման

փուլերին և ցրտադիմացկունութիւն հատկանիշի դրսևորմանը ազ-
տաքին ու ներքին տարբեր գործոնների ազդեցութեան ժամանակ:

Ստացված տվյալները հնարավորութիւն են տվել ավելի խորը
բացահայտել և տեսականորեն հիմնավորել խաղողի կոփման և
ցրտադիմացկունութեան մեխանիզմի առանձնահատկութիւնները:

Խաղողի վազի ֆիզիոլոգիայի ասպարեզում կատարված ֆի-
զիոլոգիական ուսումնասիրութիւնների հիման վրա գիտականո-
րեն հիմնավորվել և ապացուցվել է որոշակի միկրոզոնանների հա-
մար խաղողի բարձրարուն ձևավորման արդյունավետութիւնը:

Ֆիզիոլոգիական բազմակողմանի ցուցանիշների ուսումնասի-
րութեան հիման վրա ինստիտուտի սելեկցիայի ֆոնդից (հեղինակ-
ներ՝ Ս. Հ. Պողոսյան և Ս. Ս. Խաչատրյան) ընտրված և արտադրու-
թեանն են առաջադրված ցրտադիմացկուն նոր սորտեր՝ Կարմրա-
հյութ, Լեռնատու, Կարմրենի, Բուրմունք, Մերձավան, որոնք
ձմռանը առանց հողածածկի դիմանում են մինչև —26—28°
ցրտերի: