

УДК 634.1:631

Адаптация к гипотермии плодово-ягодных растений и прогнозирование способности полученного урожая к холодильному хранению

Бобко А.Л. amoh1987@mail.ru

д-р. техн. наук Мурашев С.В. s.murashev@mail.ru

*Санкт-Петербургский национальный исследовательский университет ИТМО
Институт холода и биотехнологий
191002, Санкт-Петербург, ул. Ломоносова, 9*

В работе рассмотрено влияние адаптационной способности плодово-ягодных растений к гипотермии на качество урожая и его лежкоспособности. По изменениям, наступившим в древесной ткани плодовых и ягодных растений в ходе адаптации к отрицательным температурам, возможно прогнозирование способности к холодильному хранению урожая полученного в вегетационный период, который следует за состоянием покоя растений.

Ключевые слова: плодово-ягодные растения, холодовой стресс, низкомолекулярные углеводы.

Fruit plants hypothermia adaptation and prediction of yielded crop cold storage ability

Bobko A.L., D.Sc Murashev S.V.

*Saint-Petersburg National Research University of Information Technologies, Mechanics and Optics.
Institute of Refrigeration and Biotechnology
191002, St. Petersburg, Lomonosov str., 9*

Influence of fruit plants hypothermia adaptation ability on crop quality and its shelf-life was investigated. It is possible to predict cold storage ability of crops yielded during its growing period by changes occurred in fruit plants woody tissue during the low temperatures adaptation.

Keywords: fruit plants, cold stress, low-molecular carbohydrates.

Быстрое понижение температуры сопровождается повсеместным образованием мелких кристаллов льда в растительной ткани, в том числе и в протопласте. В природных условиях чаще всего наблюдается медленное понижение температуры. При медленном замораживании кристаллы льда в первую очередь начинают образовываться в межклетниках и сосудах ксилемы. Образование льда начинается с межклетников вследствие того, что в них содержатся менее концентрированные растворы, которые замерзают при более высоких температурах [1].

Образование льда в межклетниках сопровождается рядом повреждающих факторов. Прежде всего, оно вызывает обезвоживание протопласта и механическое повреждение ткани. Возникшие в апопласте кристаллы льда растут за счет воды поступающей по градиенту концентрации из протопласта, что приводит к его обезвоживанию. Одновременно растущие в апопласте кристаллы льда оказывают механическое и режущее воздействие на ткани. Вследствие обезвоживания растет концентрация электролитов в протопласте, приводящая к денатурации белков, нарушению функций мембран и клеточных органелл. При денатурации усиливается окисление сульфгидрильных групп в белках, изменяющее их функциональные свойства, в том числе и каталитические у ферментов.

Клетки разных растений имеют определенные пределы сжатия и обезвоживания, превышение которых, а не только понижение температуры приводит к их гибели [2]. Таким образом, обе причины: обезвоживание протопласта и механическое повреждение вызывают необратимые изменения и приводящие к гибели клеток.

У многолетних растений отсутствует возможность защиты от действия отрицательных температур за счет сокращения длительности онтогенеза. Поэтому у них вырабатываются приспособительные защитные механизмы, сущность которых сводится к предотвращению образования внутриклеточного льда при действии отрицательных температур, и повышению устойчивости к появлению внеклеточного льда [3]. Вегетативные периоды у многолетних растений прерываются периодами покоя. Зимой в состоянии покоя деревья и кустарники могут полностью промерзнуть и переносить отрицательные температуры до $-35\text{ }^{\circ}\text{C}$ и ниже. Способность переносить столь низкие температуры формируется у многолетних растений осенью в ходе закалки, при сокращении светлого периода дня в результате перестройки метаболизма в ответ на понижение температур [1].

В состоянии покоя растения обладают максимальной устойчивостью к действию отрицательных температур. Выход из покоя и активизация жизнедеятельности снижают устойчивость. Поэтому весенние заморозки в марте более опасны для растений, чем морозы в состоянии покоя.

Закалка (по И.И.Туманову) происходит в два этапа. На первом этапе при низких положительных температурах тормозится рост, сокращается интенсивность дыхания, вследствие чего происходит накопление низкомолекулярных углеводов, являющихся криопротекторами. Существенно изменяется гормональный фон растений. Растет активность ИУК-оксидазы и сокращается количество ауксинов (ИУК). Напротив, происходит накопление абсцизовой кислоты (АБК), антагониста ИУК, вызывающее адаптивные изменения в липидном составе мембран, стимулирующее синтез стрессорных белков, образование эндогенных криопротекторов и другие изменения [1].

При понижении температуры для увеличения текучести липидов мембран с участием десатураз жирных кислот увеличивается содержание ненасыщенных жирных кислот и уменьшается содержание насыщенных жирных кислот в фосфолипидах мембран.

Второй этап закалки протекает при температурах несколько ниже 0 °С и он не зависит от дневного света. На этом этапе благодаря увеличению проницаемости плазмалеммы, в том числе и для воды, происходит обезвоживание клеток. Вода поступает в межклетники. Количество свободной воды в клетках уменьшается, а структура белков изменяется таким образом, что они становятся более гидрофильными и лучше связывают воду. В результате происходящих изменений увеличивается вязкость цитозоля и возникают препятствия для образования кристаллов льда в клетках. Метаболические процессы в растении замедляются, и наступает состояние покоя.

К действию отрицательных температур более устойчивы завершившие свой рост ветви деревьев, чем молодые растущие побеги, поскольку в первых меньше воды и даже на сильном морозе в них образуется мало льда.

Функции криопротекторов выполняют низкомолекулярные углеводы (моно- и олигосахариды), гидрофильные белки, аминокислоты. Синтез криопротекторов прежде всего происходит в эпидермисе и клетках непосредственно окружающих межклеточные полости, где и начинается образование льда при замерзании [1].

Низкомолекулярные углеводы накапливаются в клеточном соке и органеллах и обладают способностью хорошо связывать воду. С повышением их концентрации увеличивается количество связанной воды. У связанной воды замедляется диффузия и понижается температура замерзания, что препятствует образованию льда. Взаимодействуя с белками мембран, низкомолекулярные углеводы стабилизируют их структуру. Так, например, установлено, что хорошими протекторами для мембран хлоропластов при их промораживании в течении 3 – 4 ч при температуре –25 °С является не только сахароза, но и раффиноза, а также органические кислоты: лимонная и янтарная [1].

Углеводы препятствуют образованию токсических веществ в клетках, накапливающихся вследствие их обезвоживания. В период закаливания при низких положительных температурах они являются основным дыхательным субстратом необходимым для обеспечения синтетических процессов происходящих в это время. Сахароза и пролин защищают белки от инактивации в условиях обезвоживания, понижают водный потенциал клетки и тем самым препятствуют их интенсивной дегидратации.

Низкомолекулярные углеводы (глюкоза, фруктоза, сахароза и др.) выполняют в клетках растений не только криопротекторную, но и ряд других важнейших функций: энергетическую, метаболическую, осморегуляторную. Кроме того они являются также весьма эффективными ловушками для активных форм кислорода. [4, 5]

Эффективно перехватывая такой реакционноспособный радикал как радикал $\cdot\text{OH}$, они выполняют важную защитную роль от окислительного стресса, развивающегося при действии низких температур. Стабилизация структуры мембран и белков при низкотемпературном стрессе также невозможна без участия углеводов, поскольку они способны замещать молекулы воды, связанные с полярными группами фосфолипидов и белков [4, 5, 6].

Лучше приспосабливаются к холодовому стрессу растения с повышенной активностью форм кислых инвертаз, благодаря которым в период адаптации к гипотермии происходит накопление низкомолекулярных форм углеводов [5].

Обезвоживание клеток вызывает денатурацию, сближение и агрегацию белков. Воспрепятствовать обезвоживанию клеток и изменению свойств белков могут гидрофильные группы, расположенные на поверхности белков. К таким группам относятся и сульфгидрильные группы, между содержанием которых и морозоустойчивостью растений существует положительная корреляция [2]. Следовательно, восстановительные свойства растительной ткани непосредственно связаны с ее морозоустойчивостью. С другой стороны к нуклеаторам льда принадлежит комплекс в состав, которого входит белок с сульфгидрильными группами, окисленными до дисульфидных связей [2]. Следовательно, восстановительный потенциал растительной ткани также влияет на её устойчивость к действию отрицательных температур.

От глубины покоя растений зависит их способность переносить неблагоприятные последствия зимне-весеннего периода, а, следовательно, зависит продуктивность растений в следующем вегетационном периоде и способность урожая к хранению с минимальными потерями [2].

Накопление АБК для древесных растений является необходимым условием для преодоления неблагоприятного зимнего периода. Переход почек к покою или росту определяется соотношением АБК и гиббереллинов в ткани. Устойчивость многих растений к заморозкам повышается закаливанием и обработкой АБК [7]. Под влиянием АБК, усиливающей состояние покоя, растения способны с наименьшими повреждениями переносить зимне-весенний период.

АБК относится к веществам терпеноидной природы и синтезируется в результате окислительного разрыва эпоксикаротиноидов во всех органах растений, но преимущественным местом ее синтеза являются листья и кончики корней. Поскольку каротиноиды содержатся только в мембранах тилакоидов, то ранние этапы синтеза АБК в зеленых и не зеленых частях растений протекают в пластидах [7].

В листьях растений зеаксантин и виолаксантин взаимопревращаясь, выполняют протекторную функцию, регулируя аккумуляцию солнечной энергии в хлоропластах. При сильной освещенности виолаксантин, аккумулирующий солнечную энергию, и непосредственно необходимый для синтеза АБК, превращается в зеаксантин, который, напротив, рассеивает солнечную энергию. В нормальных условиях содержание виолаксантина в зеленых тканях существенно превышает содержание АБК, поэтому скорость синтеза виолаксантина и его превращение в зеаксантин не лимитирует синтез АБК.

АБК интенсивно метаболизируется, поэтому ее уровень в растительных тканях поддерживается балансом быстро протекающих реакций биосинтеза и инактивации. Инактивация АБК в основном происходит окислением до фазеевой кислоты [7].

Таким образом, под влиянием АБК, усиливающей состояние покоя растений, повышается их морозоустойчивость и зимостойкость. В состоянии более глубокого покоя растения способны с наименьшими повреждениями переносить зимне-весенний период. Важнейшее значение в адаптационных механизмах принадлежит эндогенным криопротекторам. После глубокого покоя растения лучше плодоносят, увеличивается их продуктивность, а полученный урожай обладает усиленными постоянно действующими защитными механизмами и поэтому способен храниться с меньшими потерями и более длительное время.

Поэтому открывается возможность по изменениям в древесной ткани плодовых и ягодных растений, носящим адаптационный характер к холодному стрессу, задолго до сбора урожая в период покоя растений, прогнозировать способность полученных плодов и ягод к холодильному хранению. К таким адаптационным процессам относятся

изменения: активности ферментов, содержания эндогенных криопротекторов и других соединений.

Выводы

По изменениям, наступившим в древесной ткани плодовых и ягодных растений в ходе адаптации к отрицательным температурам, возможно прогнозирование способности к холодильному хранению урожая полученного в вегетационный период, который следует за состоянием покоя растений.

Список литературы:

1. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А.. Физиология растений. – М.: Высш. шк., 2005. – 736 с.
2. Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс, (Тимирязевские чтения LXIV). – М.: Наука, 2007. – 54 с.
Кошкин Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур. – М.: Дрофа, 2010. – 638 с.
3. Туманов И.И. Физиология закаливания и зимостойкости растений. – М.: Наука, 1979. – 350 с.
4. Дерябин А.Н., Синькевич М.С., Дубинина И.М., Бураханова Е.А., Трунова Т.И. Влияние сахаров на развитие окислительного стресса, вызываемого гипотермией (на примере растений картофеля, экспрессирующих ген инвертазы дрожжей). // Физиология растений, 2007, т. 54, № 1. – С. 39-45.
5. Синькевич М.С., Сабельникова Е.П., Дерябин А.Н., Астахова Н.В., Дубинина И.М., Бураханова Е.А., Трунова Т.И. Динамика активности инвертаз и содержания сахаров при адаптации растений картофеля к гипотермии. // Физиология растений, 2008, т. 55, № 4. – С. 501-506.
6. Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс. – М.: Наука, 2007. – 60 с.
7. Медведев С.С., Шарова Е.И. Биология развития растений. В 2-х т. Том 1. Начала биологии развития растений. Фитогормоны: Учебник. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2011. – 253 с.