

Б. А. РУБИН, В. Е. СОКОЛОВА и Е. В. АРЦИХОВСКАЯ

## О ПРИСПОСОБЛЕНИИ ДЫХАТЕЛЬНОГО ГАЗООБМЕНА ЯБЛОК К УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

(Представлено академиком А. И. Опариним 4 VI 1952)

Наша лаборатория в течение ряда лет занималась изучением путей приспособления растительного организма к окружающей среде. Все исследования, проведенные в этом направлении, касались приспособления процессов обмена веществ к одному из факторов среды, а именно, температуре. С этой точки зрения рассматривалось влияние температуры на превращения углеводов в различных органах растений, а также на дыхание (<sup>1-4</sup>). Работы эти являлись лишь первым шагом на пути изучения вопросов, касающихся роли обмена веществ в становлении единства организма и среды. Было совершенно ясно, что полное представление о взаимосвязи жизнедеятельности растения с условиями существования можно получить только при изучении влияния на ход обмена не одного какого-либо фактора, а сочетания ряда условий. Последнее, однако, чрезвычайно сложно в методическом отношении. Поэтому, приступая к выяснению роли дыхательного газообмена в приспособительных реакциях сочных плодов, мы решили остановиться на изучении совместного воздействия на процессы дыхания пока лишь двух факторов — температуры и концентрации кислорода.

Работа проводилась в течение 1951 г. на яблоках Антоновка в период их роста и последующего хранения. Дыхание мякоти и кожуры (раздельно) определялось манометрическим методом по поглощению кислорода. Испытывалось влияние следующих газовых смесей: 1% O<sub>2</sub> + 99% N<sub>2</sub>, 5% O<sub>2</sub> + 95% N<sub>2</sub>, 10% O<sub>2</sub> + 90% N<sub>2</sub> и 21% O<sub>2</sub> (воздух) на фоне трех температур: 10, 20 и 30°.

В настоящее время считается, что снижение процента кислорода в воздухе, как правило, сопровождается снижением интенсивности аэробного дыхания растительных объектов. Материалы наших исследований показали, что это представление далеко не всегда соответствует действительности. Кислородный оптимум дыхания одного и того же органа меняется в ходе развития последнего и различен для разных температур.

Так, в наших опытах с яблоками в начале июля, когда плоды едва достигли 1/4 своего нормального размера, интенсивность дыхания мякоти при 30° находилась в прямой зависимости от содержания кислорода (рис. 1, 9 VII). Но уже через 16 дней наиболее благоприятной для дыхательного газообмена мякоти стала 10% концентрация кислорода (рис. 1, 25 VII), а интенсивность дыхания на воздухе оказалась на третьем месте. К концу августа оптимальными для дыхательного газообмена делаются еще более низкие концентрации кислорода (рис. 1, 23 VIII). На первое по интенсивности дыхания место выходит

5% концентрация, тогда как дыхание на воздухе идет даже на более низком уровне, чем при 1% O<sub>2</sub>.

Следующая проба была взята в момент съема плодов. С этого времени при 30° начинается перемещение кислородных оптимумов в обратном направлении. В пробе от 20 X при 30° восстановилась прямая зависимость интенсивности дыхательного газообмена от концентрации кислорода, которая сохранилась при этой температуре и в дальнейшем.

Совершенно другие соотношения были обнаружены при 10° (рис. 1). Уже в пробе от 25 VII при этой температуре последнее место по интенсивности дыхания мякоти занял воздух, тогда как дыхание при 1% O<sub>2</sub>

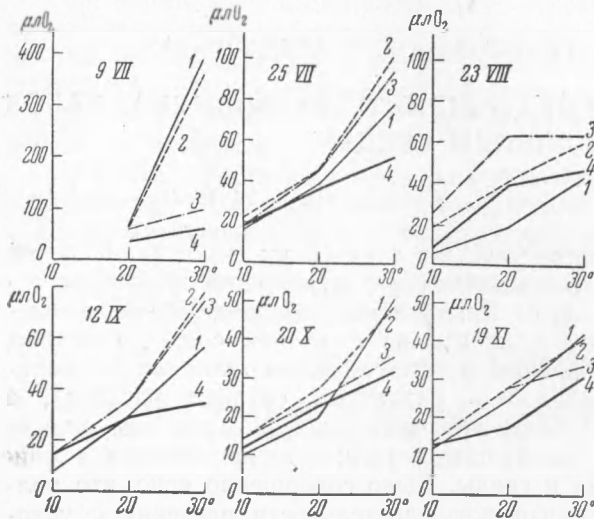


Рис. 1. Влияние температуры на интенсивность дыхания мякоти яблок при различных концентрациях кислорода на различных этапах развития плодов (в  $\mu\text{l}$  поглощенного O<sub>2</sub> на 1 г ткани в 1 час). 1 — воздух; 2 — 10% O<sub>2</sub>, 90% N<sub>2</sub>; 3 — 5% O<sub>2</sub>, 95% N<sub>2</sub>; 4 — 1% O<sub>2</sub>, 99% N<sub>2</sub>. 9 VII, 25 VII, 23 VIII — плоды на дереве; 12 IX — съем плодов; 20 X, 19 XI — плоды в хранении

достигло уровня, отмеченного для 5% O<sub>2</sub>. Перемещение кислородного оптимума дыхания в сторону повышенных концентраций кислорода, имевшее место с момента съема плодов при 30°, при 10° едва намечается, и во всех случаях дыхание на воздухе находится на самом низком уровне.

Наблюдавшееся в ходе развития плода изменение кислородного оптимума дыхания мякоти определяется, повидимому, приспособленностью внутренних тканей плода к различным условиям снабжения кислородом на разных этапах онтогенеза.

Так, смещение кислородного оптимума дыхания мякоти в сторону пониженных концентраций кислорода, отмеченное при 30° с момента начала наблюдений (9 VII) до достижения плодами почти полного размера (23 VIII), несомненно, является результатом приспособления процессов дыхательного газообмена к постепенно понижающемуся содержанию кислорода внутри плода. Это положение целиком подтверждается данными, полученными при анализе состава газа межклетников яблок. Согласно этим данным, в процессе созревания идет равномерное снижение процента кислорода во внутренней атмосфере плода (см. табл. 1).

Правда, содержание кислорода внутри плода, начиная с 26 VII, ни в одном случае не снижается до уровня концентраций, отмеченных в соответствующие сроки наших опытов как оптимальные. Однако надо учитывать, что приведенные данные относятся к газу, содержащемуся в крупных межклетниках. Несомненно, что внутри клеток, где и осуществляется дыхательный процесс, создаются условия значительно больше кислородного дефицита. Поэтому при рассмотрении данных табл. 1 следует руководствоваться не абсолютными цифрами, а тем направлением, в котором идут изменения состава газа.

В момент съема яблок (12 IX) происходит незначительное повышение кислородного оптимума дыхания мякоти. Это повышение, повидимому, обуславливается некоторым облегчением доступа кислорода в клетки

из межклетников в результате разрыхления тканей, наблюдающегося при окончательном дозревании яблок.

Резкое смещение кислородного оптимума в сторону более высоких концентраций кислорода, которое наблюдается при 30° после съема яблок (с 20 X), нельзя рассматривать как результат приспособительной реакции дыхательного газообмена ткани. Прежде всего, в этот период направление изменений кислородного оптимума дыхания отнюдь не соответствует направлению изменений состава газа внутри плода. В то время как для дыхания мякоти оптимальной концентрацией снова становится 21% O<sub>2</sub>, содержание кислорода в межклетниках продолжает неуклонно убывать. Кроме того, трудно ожидать возникновения каких-либо приспособительных реакций в хранящихся плодах, фактически прекративших свое развитие. Предыдущие исследования нашей лаборатории показали, что температурные оптимумы процессов, развивающихся в генеративных органах, так же как и в вегетативных органах запаса, в течение периода хранения остаются на том уровне, который был отмечен в момент уборки, независимо от температурных условий хранения. Можно было ожидать, что и у яблок после съема должна сохраняться приспособленность к условиям среды, ассимилированным плодами на последнем этапе пребывания их на материнском растении.

Следует напомнить, что в ходе развития плода идет приспособление процессов обмена веществ, и в частности дыхания, не только к газовому составу среды, но и к изменяющимся температурным условиям. Поэтому о кислородном оптимуме дыхания плодов нужно судить на основании результатов, полученных в температурном интервале, близком к характерному для данной фазы развития плода. Если в июле — августе кислородный оптимум дыхания будут характеризовать показатели, полученные при 30°, то в сентябре для этой цели должен быть использован интервал между 20 и 30°, а в дальнейшем 10°.

Основываясь на данных, полученных при 10°, можно сказать, что в период хранения оптимальными для дыхания яблок являются концентрации кислорода от 10 до 5%, т. е. кислородный оптимум этого процесса сохраняется на уровне, отмеченном в момент созревания плодов.

Как говорилось выше, смещение кислородного оптимума дыхания в сторону более высоких концентраций кислорода, наблюдавшееся после съема яблок при 30°, нельзя рассматривать как результат приспособления. Повидимому, для сохранения кислородного оптимума дыхательного газообмена на низком уровне в период хранения требуется полное соблюдение тех условий, на фоне которых выработалось приспособление процессов дыхания к недостаточному снабжению клеток кислородом. Температура 30° в этот период является столь несвойственной плодам, что при ней нарушается весь комплекс приспособительных реакций, присущий спелому плоду.

Дыхание кожуры в общем подчиняется тем же закономерностям, которые были установлены для мякоти. Однако дыхательный газообмен кожуры явно приспособлен к более высокому уровню содержания кислорода. В ряде случаев, когда у мякоти кислородный оптимум находится при 10% O<sub>2</sub>, кожа наиболее интенсивно дышит при 21%. Там, где у мякоти этот оптимум снижается до 5% O<sub>2</sub>, у кожуры он расположен при 10% O<sub>2</sub>. Интенсивность дыхания кожуры на воздухе ни разу не снижается ниже интенсивности этого процесса при 1% O<sub>2</sub>, что неоднократно

Таблица 1

Состав газа, содержащегося в межклетниках яблок (в %)

Газ	12 VII	26 VII	23 VIII	12 IX	30 X	19 XI
CO <sub>2</sub>	0	0,97	2,50	2,95	5,45	3,35
O <sub>2</sub>	18,79	18,06	16,32	16,17	15,31	16,62

но отмечалось для мякоти. Можно предположить, что повышенная по сравнению с мякотью потребность кожицы в кислороде выработалась в результате лучшей аэрации этой ткани.

Полученные в настоящей работе материалы показывают, что кислородный оптимум дыхания определяется температурными условиями среды, фазой развития растения, различен для разных тканей даже одного и того же органа и является таким же относительным, как и оптимум температурный.

Известно, что высокие концентрации кислорода, значительно превышающие содержание его в воздухе, приводят у растительных тканей к явлениям, аналогичным тем, которые наблюдаются при недостатке кислорода. В свете полученных нами данных для органов, подобных листу, развивающихся при свободном доступе воздуха, оптимальной концентрацией для дыхания, естественно, будет 21%  $O_2$ . Значительное увеличение содержания кислорода по сравнению с этим уровнем вызывает нарушение дыхательного процесса. В органах, обладающих многослойной паренхимой, дыхательный газообмен которых приспособлен к затрудненному доступу кислорода, подобное действие вызывается более низкими концентрациями кислорода. В ряде случаев не только воздух, но даже и 5%  $O_2$  является слишком высокой концентрацией для нормального хода процессов, связанных с дыхательным газообменом.

Настоящая работа показала существование приспособленности дыхательного газообмена плодов к определенному сочетанию кислородного и температурного режимов, различному на разных этапах онтогенеза.

Проведенные исследования приводят к заключению, что нельзя характеризовать процессы, идущие в развивающемся организме, основываясь на данных, полученных в одинаковых условиях. Для каждого отдельного этапа развития необходимо пользоваться показателями, отвечающими условиям, свойственным этому этапу. Только таким образом может быть выявлен тот комплекс приспособительных реакций, существованием которого обеспечивается нормальный ход развития растения на фоне непрерывно изменяющихся факторов среды.

Поступило  
14 IV 1952

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Б. А. Рубин и В. Е. Соколова, ДАН, 54, № 4 (1946); 64, № 3 (1949).  
<sup>2</sup> В. Е. Соколова и Б. А. Рубин, ДАН, 65, № 5 (1949). <sup>3</sup> В. Е. Соколова, Биохимия плодов и овощей, сборн. 1, 1949, стр. 45; сборн. 2, 1951, стр. 67; Изв. АН СССР, сер. биол., № 2 (1952). <sup>4</sup> Б. А. Рубин, Е. В. Арциховская и Т. М. Иванова, Биохимия плодов и овощей, сборн. 1, 1949, стр. 30; сборн. 2, 1951, стр. 21.