

ВСЕСОЮЗНАЯ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК
имени В. И. ЛЕНИНА

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НИКИТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД



ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В КРЫМУ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

ТОМ 96

ВСЕСОЮЗНАЯ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК
имени В. И. ЛЕНИНА

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НИКИТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

ВВЕДЕНИЕ
Содержание
1. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В КРЫМУ
2. СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ
3. ТОМ 96
4. Под общей редакцией кандидата биологических наук Е. А. ЯБЛОНСКОГО

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В КРЫМУ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ
ТОМ 96

Под общей редакцией кандидата биологических наук
Е. А. ЯБЛОНСКОГО

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НИКИТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

П-126 П106326
Никитский ботани-
ческий сад.
Св.науч.тр. Т.96.
Ялта, 1985. 0-65к.

г/х 1854 МДН ср 4

П106326

УДК 581.1/5:635.054(477.75)

В сборнике обобщены результаты многолетних экспериментальных и поисково-теоретических исследований в области физиологии устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. Дана эколого-физиологическая характеристика наиболее ценных видов, сортов и гибридов древесных растений в связи с их интродукцией и селекцией в Крыму. Обсуждаются методологические аспекты теоретических основ экологической стойкости растений, поиска объективных критериев для ее оценки с целью ускорения интродукционного и селекционного процессов.

Материалы сборника представляют интерес для физиологов и биофизиков растений, интродукторов и селекционеров, студентов-биологов.

РЕДАКЦИОННО-ИЗДАТЕЛЬСКИЙ СОВЕТ:

Ю. А. Акимов, В. Н. Голубев, А. А. Гостев,
Т. К. Еремина, В. Ф. Иванов, И. З. Лившиц,
А. И. Лищук (зам. председателя), В. И. Машанов,
В. И. Митрофанов, Е. Ф. Молчанов (председатель),
Г. О. Рогачев, Н. И. Рубцов, В. А. Рябов,
Л. Т. Синько, В. К. Смыков (зам. председателя),
Л. Е. Соболева, А. В. Хохрин, А. М. Шолохов,
Е. А. Яблонский, А. А. Ядров, Г. Д. Ярославцев

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В КРЫМУ.

ЯЛТА, 1985

П106526



THE ALL-UNION V. I. LENIN ACADEMY OF AGRICULTURAL
SCIENCES

THE STATE NIKITA BOTANICAL GARDENS

ECOLOGO-PHYSIOLOGICAL
FEATURES OF WOODY PLANTS
IN THE CRIMEA

COLLECTED SCIENTIFIC WORKS

VOL. 96

General editorship by Candidate of Biology
E. A. YABLONSKY

YALTA 1985

In this book the results of long-year experimental and research-theoretical studies in the field of physiology of plants resistance to inferior environmental factors are summarized. The ecologo-physiological characteristics of most valuable species, varieties and hybrids of woody plants in relation to their introduction and breeding in the Crimea are presented. Methodological aspects of theoretical principles of the plants ecological stability, search of objective criteria for its evaluation with purpose of accelerating the introduction and breeding processes are discussed.

The materials of works are of interest for specialises in plant physiology and biophysics, in introduction and breeding, and also for students in biology.

EDITORIAL-PUBLISHING BOARD:

Y. A. Akimov, V. N. Golubev, A. A. Gostev, A. V. Khokhrin, V. F. Ivanov, A. I. Lishchuk (Deputy Chairman), I. Z. Livshits, V. I. Mashanov, V. I. Mitrofanov, E. F. Molchanov (Chairman), G. O. Rogachev, N. I. Rubtsov, V. A. Ryabov, A. M. Sholokhov, L. T. Sinko, V. K. Smykov (Deputy Chairman), L. E. Soboleva, E. A. Yablonsky, A. A. Yadrov, G. D. Yaroslautsev, T. K. Yeriomina.

ВВЕДЕНИЕ

Исследования по физиологии растений в Государственном Никитском ботаническом саду направлены, в конечном счете, на сохранение генофонда и обогащение культурной флоры юга СССР. Традиционно продолжая и развивая предшествующие разработки, они прямо или косвенно способствуют ускорению интродукционной и селекционной работы с плодовыми и декоративными культурами. Одной из самых актуальных проблем физиологии растений как науки является вскрытие закономерностей индивидуального развития растений, их устойчивости к неблагоприятным условиям среды. Именно экологическому аспекту проблемы посвящен предлагаемый тематический сборник статей, в котором излагаются результаты многолетних поисково-теоретических и методических разработок.

Известно, что в основе явлений жизни лежит биологическое саморегулирование, и задача физиологов состоит в выяснении сопряженности и координации отдельных, элементарных реакций, выполняющих регуляторные и защитно-приспособительные функции. Для решения подобной задачи уже недостаточны те методологические подходы, при помощи которых изучаются одни стороны жизнедеятельности растения вне их связи с другими. Вот почему главное внимание в ряде статей сборника сосредоточено на разработке и использовании инструментальных (биофизических) методов исследования и на системном анализе экспериментальных данных.

Преимущества этого подхода очевидны, так как наиболее ответственной и трудоемкой операцией в подготовке и осуществлении исследований с системным анализом по-прежнему остается получение исходных первичных данных, количественная характеристика изучаемых морфофизиологических признаков. Здесь привычные методы измерения и химического определения тех или иных компонентов клет-

ки заменяются инструментальными, биофизическими (электрофизиология, хемилюминесценция, спектрометрия и т. п.). Они обеспечивают максимальную автоматизацию, возможность непрерывно и одновременно регистрировать изменения нескольких физиологических показателей и параметров внешней среды.

Сопряженность и соподчиненность физиологических процессов на всех уровнях биологической организации — фундаментальное свойство растительного организма, причем степень нарушения этой согласованности зависит от напряженности экстремальных факторов и уровня устойчивости растения. Приведенные в сборнике результаты многолетних исследований вносят определенный вклад в разработку теоретических основ интродукции и селекции плодовых и декоративных растений, в практическое использование диагностических методов оценки экологической стойкости коллекционно-селекционного фонда.

СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД В ИЗУЧЕНИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТОЙКОСТИ РАСТЕНИЙ

Е. А. ЯБЛОНСКИЙ,

кандидат биологических наук

В заключительной главе книги «Жизнь растения» К. А. Тимирязев /50/ писал: «Мы убедились, в каком совершенстве каждый отдельный орган исполняет свое отправление, как приспособлен он к своей среде, как необходимо и согласно взаимодействие различных органов...» (с. 283). «Только при совокупном и равномерном исполнении всех... отправлений деятельность растения будет вполне правильной» (с. 170). Очевидно, эта «правильная», или, иначе, согласованная деятельность организма возможна лишь в оптимальных условиях существования. В экстремальных условиях она неизбежно должна нарушиться. А последствия подобных нарушений проявляются в виде различных повреждений и даже полной гибели тканей, органов и целого растения.

Влаголюбие и засухоустойчивость, жаростойкость и морозоустойчивость — эти и другие экологические особенности растений возникли и сформировались в процессе эволюции, закрепились наследственно /35/. Поиски каких-то особых анатомо-морфологических или биохимических признаков, определяющих тот или иной вид устойчивости, не приводят к желаемым результатам. Это объясняется тем, что исторически сложившаяся адаптация к условиям существования предполагает такие ответные реакции на неблагоприятные факторы, которые затрагивают не одно, а многие звенья метаболизма. Вот почему при исследовании устойчивости растений определению какого-либо одного показателя всегда сопутствует изучение другого.

Здесь уже налицо попытка подходить к проблеме устойчивости с позиций комплексного рассмотрения связей между исследуемыми показателями, с одной стороны, и уровнем устойчивости объекта — с другой. Так, была отмечена сопряженность динамики связанной воды в период зимовки с содержанием растворимых углеводов в тканях растений, и сделан вывод о необходимости проведения в целях диагностики анализа обоих показателей /41/. Количество связанной воды, отнесенное к единице сухой массы коллоида, то есть число гидратации /2/, коррелировало с содержанием

фосфорорганических соединений, причем особенно тесно — с наиболее гидрофильными нуклеопротенидами, и гораздо слабее — с фосфатидами /13, 14/.

Для выделения индикаторов из множества изучаемых признаков в каждом конкретном случае вычисляют все возможные парные коэффициенты корреляции между ними /4, 49/. Не говоря уже об известной трудоемкости счетных операций, парные коэффициенты корреляции, как и сравнение частот, непригодны для определения причинной зависимости явлений. Однако последнее обстоятельство не играет существенной роли, так как причинно-следственные отношения между признаками могут быть заранее известны, особенно когда некоторые из них являются факторами, безусловно влияющими на ход физиолого-биохимических процессов. Поэтому исследователи большей частью лишь констатируют наличие функциональных взаимоотношений, например, между корневой системой и надземной частью растения, тесной прямой корреляции прироста побегов с длительностью воздействия на них температур определенной диапозона, причинных взаимосвязей между белковым обменом и состоянием воды в растении /20/, тесной зависимости водного режима от процессов роста и развития почек /15/, параллелизма между динамикой накопления моносахаридов и скоростью роста побегов, взаимосвязи их роста, дыхания, водоудерживающей способности и биоэлектрической активности /3/.

К сожалению подобные факты о связи отдельных физиологических процессов между собой и с факторами внешней среды приводятся нередко без соответствующих вычислений коэффициентов корреляции или других количественных показателей взаимной согласованности признаков /25, 45, 46/. Между тем, для сравнительного изучения устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды важна именно количественная характеристика связей. Так, при изменении степени гидрофильности веществ, находящихся в коллоидном состоянии в генеративных почках косточковых плодовых культур, обнаруживается довольно четкая ее зависимость от температуры воздуха осенне-зимнего периода у зимостойких сортов и менее существенная — у неустойчивых.

Если связь между отдельными физиологическими процессами в условиях резких колебаний гидротермического режима среды остается одинаково тесной, то может измениться знак коэффициента корреляции. Например, скорость

движения воды по стеблю и его тургесцентность (диаметр) в нормальных условиях увлажнения почвы связаны обратной корреляционной зависимостью. Однако недостаточная водообеспеченность растения приводит к снижению величины обоих показателей, связь между ними становится прямой, положительной /43/.

Прямая и обратная зависимость от температуры воздуха в осенне-зимний период свойственны динамике, соответственно, крахмала или сахаров в однолетних побегах персика /19/. Наиболее значимые отрицательные коэффициенты корреляции между теплоустойчивостью листьев и их оводненностью характерны для стойких к обезвоживанию растений терна, сумаха и жимолости /52/. Перемена знака от отрицательного к положительному происходит также при установлении корреляционных связей между темпами ростовых процессов в генеративных почках и их оводненностью в зависимости от устойчивости сортов косточковых плодовых культур. Эта закономерность определяется неодинаковым характером роста: у зимостойких он в осенне-зимний период обычно логарифмический, тогда как у менее стойких — экспоненциальный.

Различия в абсолютной величине или в знаке коэффициента корреляции достаточно четко определяют такое сложное свойство растений, как экологическая стойкость. Тесная положительная связь оводненности листьев с влажностью почвы имеет место у мезофитов, менее тесная — у ксерофитов /23/. Сорта абрикоса располагаются в порядке уменьшения отрицательных значений коэффициента корреляции в соответствии с уровнем их зимостойкости, и только наименее устойчивый из них обнаруживает слабую положительную связь динамики сахаров с температурой воздуха в течение всего периода зимовки. Аналогичные сортовые различия в величине корреляционных связей между динамикой сахаров и органического фосфора в однолетних побегах отмечены у персика, сливы и миндаля. Из приведенного краткого обзора следует, что коэффициенты корреляции являются мерой не только сопряженности признаков, но и классификации объектов по тем или иным их особенностям /1/, в данном случае — по уровню экологической устойчивости.

С этой точки зрения значительный интерес представляет изучение связей между одним физиолого-биохимическим показателем и несколькими внешними факторами, каждый из

которых в отдельности и во взаимодействии обуславливает его изменчивость. Так, удается обнаружить своеобразное влияние температуры воздуха и влажности почвы на оводненность генеративных почек у сортов плодовых культур с различной степенью зимостойкости. Способом обнаружения подобных связей и взаимодействий обычно служит двухфакторный дисперсионный анализ экспериментальных данных, поскольку его показатель — квадрат корреляционного отношения (η^2), то есть отношение факториальной дисперсии к общей (C_x/C_y), является наиболее надежным, мало зависящим от структуры выборочных комплексов /37/.

Возможен и такой вариант двухфакторного анализа, когда в выборочный комплекс входят градации лишь одного внешнего фактора (вернее, единой совокупности условий среды) и двух или нескольких результирующих признаков. Целесообразность и необходимость применения именно статистических методов анализа экспериментальных данных вытекает из стохастической (вероятностной) природы всех физиологических процессов и развивающихся на их основе биологических свойств /27/. Упомянутый выше особый вариант анализа с двумя переменными позволяет сравнивать течение одновременно идущих процессов, устанавливать их идентичность или принципиальные различия /40/, что особенно важно в экологических исследованиях.

А. Л. Курсанов /30/ считает крайне необходимым выяснение такой сопряженности и соподчиненности отдельных реакций и целых систем, которая осуществляется с помощью регуляторных приспособлений, средств координации и управления на всех уровнях организации растительного организма. В жизни целого растения эту регуляторную, координирующую роль выполняет транспорт ассимилятов /31/, но в зависимости от степени устойчивости неблагоприятные условия среды могут вызывать обратимую или необратимую его остановку /32/. В первом случае наблюдается лишь временное нарушение взаимосвязанных функций распределения между органами и тканями пластического материала и сигнальных веществ, во втором — координирующая деятельность транспортной системы после прекращения экстремальных воздействий полностью не восстанавливается /33, 34/. Как фактор целостности, интеграции растительного организма, она многозначна и включает, по-видимому, большое разнообразие материальных, энергетических, информационных, функциональных и других взаимосвязей и взаимо-

действий элементов и подсистем /26/. Вместе с тем, все они связаны с окружающей средой, причем некоторые ее воздействия могут оказаться чрезвычайно важными для системы в целом. Имея в виду столь большое разнообразие элементов и подсистем, а также факторов, действующих извне, приходится выделять и рассматривать лишь тот комплекс связей, в рамках которого возможно решение данного конкретного вопроса.

Важны, очевидно, поиски не вообще каких-либо связей, а наиболее слабых, ненадежных звеньев в цепи реакций, нарушение которых ставит под угрозу всю систему /48/. Одним из таких звеньев можно, по-видимому, считать водный обмен между надземной частью и корневой системой. Во время летней засухи или зимних холодов поступление воды из почвы задерживается, и надземная часть растения испытывает водный дефицит. Он усиливает гидролитические процессы в стеблях, листьях, почках, тем самым нарушая нормальный обмен веществ /38/. Это в свою очередь отражается на интенсивности роста, клеточной дифференциации, генеративном развитии и так далее. Эти и другие интегральные процессы жизнедеятельности растения целесообразно принять в качестве физиолого-биохимических показателей для обнаружения меры их взаимной согласованности и степени ее нарушения под действием неблагоприятных факторов. Последние, однако, бывают не только внешними, но и внутренними.

Если проследить за изменениями какого-либо процесса в генеративных почках, например, темпов накопления сухой массы и воды, уровня оводненности тканей, динамики содержания растворимых углеводов и других веществ, то обращает на себя внимание неадекватность этих изменений естественному ходу гидротермического режима среды. Действительно, весной и в начале зимы, а иногда в конце осени температурные условия на Южном берегу Крыма, обычно, весьма сходны. Между тем, скорость роста почек и других физиолого-биохимических процессов в эти периоды зимовки очень разная, и объяснить эти различия влиянием только внешних факторов не представляется возможным. Они обусловлены неодинаковым физиологическим состоянием растения на разных этапах осенне-зимнего и весеннего развития генеративных органов, которое зависит от последовательного прохождения ими фаз морфогенеза.

Медленный или ускоренный темп морфогенеза, продол-

жительный или короткий период покоя — это наиболее важные внутренние, наследственно обусловленные, факторы, влияющие на функциональную деятельность растения не меньше, чем внешние воздействия. Рассмотрим вопрос о роли внутренних и внешних факторов на примере трех сортов абрикоса, два из которых — зимостойкие, а один — менее устойчивый. Надо иметь в виду, что прохождение фаз морфогенеза зависит от условий года наблюдений. Сроки начала и окончания каждого этапа развития мужской генеративной сферы не остаются постоянными, но ритм морфогенеза прежде всего определяется генетическими особенностями растения, сорта: незимостойкий сорт абрикоса Шалах отличается в нашем примере от Нарядного и Ананасного Августовского более ранним наступлением фаз археспория и мейоза. Оба зимостойких сорта по срокам прохождения фаз морфогенеза несколько между собой не различаются (табл. 1).

Таблица 1

Средние, минимальные и максимальные температуры воздуха в 1981—1982 гг. и прохождение фаз морфогенеза генеративными почками абрикоса (по декадам)

Температура воздуха, °С			Фазы морфогенеза		
средняя	минимальная	максимальная	Сорт Нарядный	Сорт Ананасный Августовский	Сорт Шалах
Сентябрь					
20,9	14	26	оц	оц	оц
16,8	11	26	оц	оц	оц
19,3	14	26	оц	оц	оц
Октябрь					
18,4	14	23	оц	оц	оц
14,7	10	22	оц	оц	оц
15,0	11	21	оц	оц	оц
Ноябрь					
8,6	0	18	оц	оц	ар
6,0	1	11	ар	ар	ар
9,6	2	18	ар	ар	ар

Температура воздуха, °С			Фазы морфогенеза		
средняя	минимальная	максимальная	Сорт Нарядный	Сорт Ананасный Августовский	Сорт Шалах
Декабрь					
9,9	4	16	ар	ар	ар
7,1	0	14	ар	ар	ар
9,0	2	16	ар	ар	ар
Январь					
4,6	-8	13	ар	ар	ар
2,6	-6	12	ар	ар	мз
3,5	-2	9	ар	ар	мз
Февраль					
1,8	4	9	ар	ар	мз
-0,2	-5	6	мз	мз	мз
4,4	-1	14	мз	мз	мз
Март					
3,8	-3	13	мс	мс	мс
4,6	-1	15	мс	мс	мс
4,1	-5	17	дп	дп	дп
Апрель					
7,8	3	16	дп	дп	дп

Примечание. Оц — образование органов цветка, ар — археспорий, мз — мейоз, мс — микроспоры, дп — двуклеточная пыльца.

Преимущественно генетическая, наследственная, обусловленность темпов морфогенеза подтверждается результатом дисперсионного анализа однофакторных комплексов. Здесь градациями качественного признака (морфогенеза) служили пять его основных этапов (фаз), тогда как градациями фактора являлись среднесуточные температуры. Влияние последних оказалось довольно слабым: $\eta^2=0,56\pm 0,07$ и $\eta^2=0,48\pm 0,09$ для зимостойких и менее устойчивого сортов абрикоса, соответственно. Еще слабее непосредственное

Таблица 3

Динамика оводненности генеративных почек абрикоса в 1981—1982 гг. (г на 1 г сухой массы) в двух повторностях (1, 2)

Дата определения	Сорт Нарядный		Сорт Ананасный Августовский		Сорт Шалах	
	1	2	1	2	1	2
27/X	0,88	0,89	0,92	1,00	0,88	1,02
16/XI	0,92	1,01	0,86	0,93	0,91	0,92
2/XII	1,02	1,12	0,80	0,94	0,90	0,92
17/XII	1,10	1,21	0,89	0,91	0,87	0,94
6/I	1,16	1,19	0,86	0,91	1,00	0,90
20/I	1,00	1,13	0,88	0,88	0,86	0,91
4/II	1,03	1,13	1,00	1,00	0,77	0,96
23/II	1,22	1,22	1,17	1,24	1,20	1,22
16/III	2,20	2,25	2,07	2,24	2,43	2,46
9/IV	3,17	3,21	2,84	2,77	3,64	3,69

Таблица 2

Влияние минимальных (А), максимальных (В) температур и их взаимодействия (АВ) на морфогенез генеративных почек абрикоса в 1981—1982 гг.

Сорт	Показатель силы влияния (η^2) факторов		
	А	В	АВ
Нарядный	0,00	0,00	0,77
Ананасный Августовский	0,00	0,00	0,77
Шалах	0,00	0,07	0,68

Очень слабо влияют среднесуточные температуры воздуха и на содержание воды в генеративных почках. Сопоставление экспериментальных данных таблиц 1 и 3 позволяет вскрыть причину этого явления. Она чрезвычайно проста и сводится к тому, что в диапазон температур порядка 3—10° (вторая и третья градации однофакторного комплекса) попадают сильно варьирующие значения исследуемого признака, которые приурочены к различным фазам развития почек от органогенеза до двуклеточной пыльцы. Конкретно для 1981—1982 гг. сюда вошли данные с ноября по первую декаду января, а также почти за весь зимне-весенний период с конца февраля до начала апреля. Ясно, что такое смешение качественно различных этапов развития не могло выявить достоверную связь динамики оводненности почек с температурой.

Совершенно другой результат получен при анализе тех же данных таблицы 3, но организованных в однофакторный комплекс по пяти основным фазам морфогенеза независимо

от температурного фактора. Здесь уже связь оводненности с морфогенезом, физиологическим состоянием генеративных органов очень тесная, но одинаковая у зимостойких и менее устойчивого сортов абрикоса. Сортные различия, однако, в полной мере выявляются двухфакторным дисперсионным анализом. Структура этого комплекса была следующей: одна из градаций первого фактора включала начальные этапы морфогенеза — оргонообразование и археспорий, другая — последующие фазы от мейоза до двуклеточной пыльцы. Каждая такая градация первого, внутреннего фактора в свою очередь состояла из двух уровней второго, внешнего фактора, то есть среднесуточных температур воздуха, соответственно, от 1,8 до 4,6° и от 4,6 до 15,0°.

Анализ комплекса выявил четко выраженную закономерность в величине показателей силы влияния фаз морфогенеза и температуры в их взаимодействии на содержание воды в генеративных почках. Преобладает влияние внутреннего фактора, который определяет физиологическое состояние плодового дерева на разных этапах зимовки. Это влияние максимально у наиболее зимостойкого абрикоса Нарядный и заметно слабее у менее устойчивого сорта Шалах.

Таблица 6

Среднее содержание сухой массы (V_1) и массы воды (V_2) в генеративных почках абрикоса по фазам морфогенеза в 1981—1982 гг.

Фазы морфогенеза	Нарядный		Ананасный Августовский		Шалах	
	V_1	V_2	V_1	V_2	V_1	V_2
Образование органов цветка	1,8	1,6	2,6	2,4	7,2	6,4
Археспорий	2,9	3,2	3,5	3,2	7,8	6,9
Мейоз	3,6	4,4	4,0	4,8	8,0	8,1
Микроспоры	4,4	9,9	5,8	12,3	11,9	29,1
Двуклеточная пыльца	10,3	32,9	11,7	32,8	26,7	98,6

внутреннего фактора, например, морфогенеза, обусловленного наследственными особенностями растения.

Рассмотрим типичный для этого случая пример с экспериментальными данными по динамике массы сухого вещества и воды в генеративных почках тех же сортов абрикоса (табл. 5). Если сгруппировать весь фактический материал так, чтобы каждую фазу морфогенеза характеризовали соответствующие ей величины сухой массы и воды, то итогом такой группировки окажутся средние массы сухого вещества и воды (табл. 6). Нетрудно заметить, что внутригрупповое варьирование полученного комплекса из двух результативных признаков в десятки раз меньше факториального. Поэтому все показатели анализа (η^2) оказались весьма существенными и достоверными (табл. 7).

Таблица 7

Влияние фаз морфогенеза генеративных почек абрикоса в 1981—1982 гг. на содержание в них сухой массы и воды, взаимосвязь процессов

Сорт	Показатель силы влияния (η^2) факторов на динамику		
	сухой массы	массы воды	взаимосвязь процессов
Нарядный	0,05	0,75	0,19
Ананасный Августовский	0,06	0,73	0,20
Шалах	0,03	0,80	0,16

Общая сумма всех трех показателей связи в данном комплексе приближается к единице, и зависимость накопления сухой массы (то есть роста почек) и сопутствующего ему увеличения их оводненности от темпов морфогенеза является, следовательно, почти функциональной. Очень велика доля влияния фактора на изменение содержания массы воды, особенно у наименее зимостойкого сорта. Напротив, доля влияния фаз морфогенеза на содержание сухой массы во много раз меньше, причем закономерность сортовых различий здесь противоположна предыдущей. Нарушение согласованности в течении обоих процессов заметнее всего проявляется у абрикоса Шалах. Устойчивые сорта характеризуются практически одинаковыми показателями взаимосвязи, но различия между ними становятся контрастнее и полностью соответствуют фактическому уровню зимостойкости каждого из них, если анализ комплекса провести не за весь период зимовки, а только от органообразования до мейоза включительно. В этом случае показатель взаимосвязи признаков остается высоким лишь у наиболее устойчивого абрикоса Нарядный ($\eta^2=0,19$). Ананасный Августовский приобретает несколько меньшую величину ($\eta^2=0,15$), тогда как у сорта Шалах происходит фактически полное нарушение согласованности параллельно идущих процессов накопления сухой массы и воды ($\eta^2=0,04$). Такие контрастные сортовые различия уже вполне пригодны для целей сравнительной диагностики.

Разрабатывая и используя на практике косвенные, физиологические методы оценки экологической стойкости растений, исследователи приходят к единому мнению о необходимости рассматривать любые подходящие для этой цели функции и свойства в их развитии, динамике. Но если физическая и химическая кинетика — реально существующее научное направление, то в биологии она находится еще на начальных этапах становления /55/. Именно физика и химия с их традиционным кинетическим подходом впервые объяснили многие стороны функционирования живой материи /6, 39/. Задача теперь заключается в том, чтобы изучать не один какой-то уровень ее организации, то есть элементарные физико-химические явления, реакции, а более высокие уровни — от отдельных физиолого-биохимических процессов до жизнедеятельности целого организма или его частей. Кинетические исследования в интегративном, целостном плане перспективны в том отношении, что позволяют

количественно описывать развитие биологических процессов, влияние на них различных факторов, находить объективные критерии для оценки устойчивости к ним живых систем.

Все важнейшие биологические особенности экологически устойчивого растения, включая ритмы жизнедеятельности, сложные взаимодействия и координацию функций, закодированы как программа жизни в нуклеиновом аппарате его хромосом. В то же время жизнь растений зависит и от окружающей среды, а в ходе естественного отбора, как отмечал К. А. Тимирязев /51/, неизбежное преимущество получает то из них, «в организации которого окажется, хотя бы одна... черта, делающая его более совершенным, то есть более способным к жизни при данных условиях» (с. 63). Эта способность, закрепляясь наследственно, обеспечивает ту своеобразную пригнанность к условиям существования, которая характерна для устойчивых форм /47/. Однако и они на отдельных этапах онтогенеза под влиянием разных воздействий могут изменять свои, обусловленные наследственностью, признаки /28/.

Чтобы разобраться в причинах и характере подобных изменений, требуются глубокие и всесторонние знания, для приобретения которых, по мнению А. Л. Курсанова /29/, должны быть использованы все научные средства. Только на основе привлечения принципов и методов смежных дисциплин физиология растений получает новые знания. Так, благодаря современным физико-химическим методам исследования сложных гетерогенных биологических систем, выясняются их структура и функции /5, 18/, природа регуляторных механизмов /56/ в аспекте теории саморегулирующихся кибернетических систем /11, 54/ с организованными во времени и пространстве, согласованными между собой, биохимическими процессами /21, 22/.

Одной из сторон эволюции был процесс интеграции, то есть согласования и объединения дифференцированных структур и функций в целостную организацию /12/. Не подлежит сомнению исключительная важность системного подхода в решении биологических проблем /9, 24/. Даже разделение на органы и ткани, выполняющие различные функции, характеризует растение как сложную систему, в которой функционирование ее частей взаимосвязано, что не исключает известной их автономности, хотя степень последней, например, у органов растения, выражена сильнее, чем у тканей /16/. Различия подобного рода, очевидно, затрудняют

использование системного подхода в явном, конкретном виде, особенно, если учесть, что интуитивно он применяется с момента становления биологии как науки /36/. В последнее десятилетие интерес к нему определенно возрастает как при решении отдельных вопросов устойчивости и продуктивности на уровне органов растения /7/, так и при постановке и реализации комплексных эколого-физиологических исследований /8/. Это объясняется тем, что системный подход на разных уровнях — надежная основа для выяснения сущности жизненных явлений и их значения в функционировании сложных систем и подсистем, экологическая устойчивость которых обеспечивается в значительной мере упорядоченностью, стройностью протекающих в организме элементарных физико-химических реакций и морфофизиологических изменений /10, 53/. Изучение систем регуляции, самоуправления на всех уровнях организации является задачей синтетического направления современной физиологии растений, воспринявшей основные идеи и положения биохимии, молекулярной биологии, биофизики, математики и кибернетики /42, 44/.

Таким образом, в приведенных выше примерах показана возможность изучения природы и причин различной устойчивости сортов абрикоса с позиций системного анализа связей и корреляций между экспериментально наблюдаемыми свойствами и функциями объекта в их качественном или количественном выражении, с одной стороны, и отношения их к факторам среды — с другой. В обоих случаях рассматривались простейшие системы из двух (фактор — признак), либо из трех (два фактора — признак, фактор — два признака) элементов. Если алгоритм первого анализа хорошо известен под названием однофакторного, а второго — двухфакторного, то для третьего понадобилось привлечь идею и принцип ковариационного анализа, который прежде применялся для иных целей — выравнивания условий полевого опыта /17/. При этом в системе «факторы — признаки» первые элементы могут быть как внешними, так и внутренними (например, морфогенез, фенологические фазы), а вторые — принадлежать одному или разным органам, тканям растения (например, темпы морфогенеза и накопления массы сухого вещества в генеративных почках, содержание воды в разных органах и даже тканях побега — коре и древесине). Выяснение функциональных взаимосвязей физиологических процессов и степени их нарушения под влия-

нием различных экологических факторов позволяет выявить однозначные сортовые различия, которые при сопоставлении исходных количественных или качественных значений признака обычно не обнаруживаются. В этом и состоят преимущества анализа даже простейших физиологических показателей в системе «факторы — признаки».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александрова Т. Д. Статистические методы изучения природных комплексов. М.: Наука, 1975, 96 с.
2. Алексеев А. М. Вопросы водного режима растений. — Пробл. бот., 1950, вып. 1, с. 298—320.
3. Бельшев Л. К., Сергеев Л. И., Сергеева К. А. О некоторых вопросах водного режима растений. — В кн.: Водный режим сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1969, с. 113—119.
4. Берг Р. Л. Экологическая интерпретация корреляционных плед. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1959, № 9, с. 142—152.
5. Брандт А. Б., Тагеева С. В. Оптические параметры растительных организмов. М.: Наука, 1967, 301 с.
6. Варфоломеев С. Д., Зайцев С. В. Кинетические методы в биохимических исследованиях. М.: Изд-во МГУ, 1982, 344 с.
7. Гончарова Э. А. Физиологическая роль плодов в водообмене растений персика. Кишинев: Штраница, 1975, 84 с.
8. Гордецкий А. В. Проблемы физиологии растений при комплексных междисциплинарных исследованиях природных экосистем. — В кн.: Физиология и биохимия растений. Киев: Наукова думка, 1975, с. 44—45.
9. Гродзинский Д. М. Введение. — В кн.: Системный подход в биологии растений. Киев: Наукова думка, 1974, с. 3—6.
10. Гродзинский Д. М. Системы надежности растительных организмов. — В кн.: Системы надежности клетки. Киев, 1977, с. 17—29.
11. Гупало П. И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. М.: Наука, 1969, 252 с.
12. Гупало П. И., Скрипчинский В. В. Физиология индивидуального развития растений. М.: Колос, 1971, 224 с.
13. Гусев Н. А. Современное состояние работ по изучению водного режима растений и дальнейшее их развитие. — В кн.: Биологические основы орошаемого земледелия. М., 1957, с. 72—85.
14. Гусев Н. А. Влияние повышенной температуры на водный режим растений. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1959, № 1, с. 79—86.
15. Давыдова Ю. А. Водный режим почек некоторых древесных пород. — Лесоведение, 1969, № 4, с. 32—44.
16. Даскалюк А. П. Корень растений как автономно регулируемая система. — В кн.: Системный подход в биологии растений. Киев: Наукова думка, 1974, с. 79—84.
17. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Колос, 1979, 416 с.
18. Дэвис Д., Джованелли Д., Рис Т. Биохимия растений. М.: Мир, 1966, 489 с.
19. Елманова Т. С. Изучение углеводного обмена у сортов

различных эколого-географических групп персика в связи с зимостойкостью. Автореф. дис. на соиск. учен. степени канд. биол. наук. Л., 1972, 19 с.

20. Зялалов А. А., Гусев Н. А. О природе причинных взаимосвязей белкового обмена и состояния воды в растениях. — С.-х. биология, 1969, т. 4, № 6, с. 870—871.
21. Илькун Г. М. Взаимосвязь энергетического и водного обмена растений. — В кн.: Физиология приспособления и устойчивости растений при нитродукции. Новосибирск: Наука, 1969, с. 212—214.
22. Калмыков К. Ф. Основные направления развития физиологии растений в XX веке. — В кн.: Проблемы физиологии растений. М.: Наука, 1969, с. 3—44.
23. Карпова Г. Я. Физиологические особенности некоторых эфирномасличных растений при разном водообеспечении. Автореф. дис. на соиск. учен. степени канд. биол. наук. Кишинев, 1974, 20 с.
24. Кретьевич В. Л. Основы биохимии растений. М.: Высшая школа, 1971, 464 с.
25. Кузьмин Г. А. Ответная биоэлектрическая реакция побегов у различных сортов зимостойкости сортов яблони. — Труды Центр. ген. лаб., 1970, т. 11, с. 115—142.
26. Кураев В. Диалектика содержания и формы в процессе развития. — Политическое самообразование, 1982, № 1, с. 88—96.
27. Курец В. К., Полов Э. Г. Моделирование продуктивности и холодоустойчивости растений. Л.: Наука, 1979, 156 с.
28. Курсанов А. Л. Внутренняя организация физиологических процессов у растений и новые принципы в растениеводстве. — Вестн. АН СССР, 1962, № 9, с. 49—67.
29. Курсанов А. Л. Пути физиологии растений в период развития молекулярной биологии. — Физиол. растений, 1966, т. 13, вып. 4, с. 561—566.
30. Курсанов А. Л. Проблема биологического саморегулирования и физиология растений. — Физиол. растений, 1972, т. 19, вып. 5, с. 906—911.
31. Курсанов А. Л. Транспорт метаболитов и физиология целого растения. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1973, № 4, с. 461—480.
32. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растениях. М.: Наука, 1976, 647 с.
33. Курсанов А. Л. Физиология растений. Период преобразований и новых возможностей. — Вестн. АН СССР, 1978, № 6, с. 50—57.
34. Курсанов А. Л. Физиология растений — периоды ее преобразований и место в современной науке и практике. — Физиол. растений, 1981, т. 28, вып. 4, с. 677—691.
35. Лебедев С. И. Физиология растений. М.: Колос, 1982, 464 с.
36. Лищитович Л. И. Введение в понятие онтогенетической цепи. — В кн.: Системный подход в биологии растений. Киев: Наукова думка, 1974, с. 27—33.
37. Маркелова И. О. Статистическая проверка трех показателей силы влияния. — В кн.: Методы современной биометрии. М.: Изд-во МГУ, 1978, с. 119—124.
38. Нестеров Я. С. Период покоя плодовых и ягодных культур. — Труды Центр. ген. лаб., 1973, т. 14, с. 136—158.
39. Овчинников Ю. А. Сегодня и завтра физико-химической биологии. — В кн.: Новое в жизни, науке, технике. Сер. биол., М.: Знание, 1982, № 5, с. 3—17.

40. Плохинский Н. А. Алгоритмы биометрии. М.: Изд-во МГУ, 1980, 150 с.
41. Попов В. П. Методика рефрактометрического определения связанной воды в растениях. — Коллоидный журн., 1936, т. 2, вып. 9—10, с. 855—861.
42. Пробстинг Э. Л. Представления о морозостойкости в применении к листопадным плодовым культурам. — В кн.: Холодостойкость растений. М.: 1983, с. 207—217.
43. Радченко С. С. Физиологические основы автоматического управления водным режимом растений. Автореф. дис. на соиск. учен. степени канд. биол. наук. Л., 1972, 27 с.
44. Сытник К. М., Терещенко А. Ф. Мембранные механизмы регуляции ростовых процессов. — Успехи совр. биол., 1983, т. 95, № 1, с. 33—43.
45. Станкевич К. В. Роль галактозосодержащих олигосахаридов в зимостойкости плодовых культур. — Труды Центр. ген. лаб., 1970, т. 11, с. 28—45.
46. Суздальцева В. А. Водоудерживающая способность листьев, однолетних побегов и генеративных почек яблони в связи с зимостойкостью. — Труды Центр. ген. лаб., 1970, т. 11, с. 87—93.
47. Тарабрин В. П. Некоторые вопросы интродукции и акклиматизации древесных и кустарниковых пород в Донбассе. — В кн.: Тезисы первой сессии Донецк. науч. центра (секц. биол.). Донецк, 1966, с. 53—55.
48. Тарусов Б. Н., Веселовский В. А. Основные принципы экспресс-оценки устойчивости растений к условиям внешней среды. В кн.: Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды, Л., 1973, с. 13.
49. Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1959, № 9, с. 137—141.
50. Тимирязев К. А. Жизнь растения. М., 1914, 360 с.
51. Тимирязев К. А. Чарльз Дарвин и его учение. Избр. соч., т. 4. М.: Сельхозгиз, 1949, с. 49—432.
52. Фалькова Т. В. Сезонные изменения теплоустойчивости клеток высших растений в условиях полусухих субтропиков. Автореф. дис. на соиск. учен. степени канд. биол. наук. Л., 1973, 24 с.
53. Чайлахян М. Х. Целостность организма в растительном мире. — Физиол. растений, 1980, т. 27, вып. 5, с. 917—941.
54. Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968, 223 с.
55. Эмануэль Н. М. О кинетическом подходе в изучении явлений природы. — В кн.: Новое в жизни, науке, технике. Сер. биол. М.: Знание, 1982, № 5, с. 18—25.
56. Энгельгардт В. А. Предисловие к русскому изданию. — В кн.: Гистоны и перенос генетической информации. М.: Мир, 1968, с. 5—7.

A SYSTEMIC APPROACH IN STUDYING THE ECOLOGICAL STABILITY OF PLANTS
YABLONSKY E. A.

The development history of theoretical ideas of physiological principles of plants resistance to unfavourable environmental conditions is elucidated. Based on the concrete

examples, the advantages of proposed complex, dynamical approach to analysis of physiologo-biochemical indices in the system "factors—characters" are substantiated.

ИЗМЕНЕНИЕ СПЕКТРОВ ЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ ЛИСТЬЕВ ПРИ ИХ ОХЛАЖДЕНИИ

В. С. СЕМИН,

доктор биологических наук

В настоящее время в биологии широко используются бесконтактные методы исследований. Особенно ценны те из них, которые позволяют получать информацию от живого функционирующего растения. Наиболее полно этому условию отвечает метод люминесцентной спектроскопии. Благодаря ему удалось сравнительно полно изучить баланс обмена энергией между фотосинтезирующими тканями растений и внешней средой, а также некоторые другие вопросы, связанные с устойчивостью растений к неблагоприятным условиям произрастания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Исследования были выполнены на нестандартном спектрометре с ксеноновой лампой возбуждения мощностью в 1 кВ. Свет возбуждения проходил через щель монохроматора размером в 1,5 см и попадал в длиннофокусную линзу. На лист фокусировался световой луч площадью 4 мм². Светофильтр типа КС-11 был использован для гашения отраженного листом света, а люминесцентное свечение попадало через второй монохроматор в фотоэлектронный умножитель (ФЭУ). Усиление электрического сигнала после ФЭУ осуществлялось прибором ВК-2-16, а регистрация сигнала — самопишущим потенциометром.

Одновозрастные листья в шестикратной повторности срывали со средней части одинаково ориентированных по сторонам света побегов. В лабораторию они доставлялись во влажной среде и до опыта ставились в воду. Перед опытом для выравнивания функционального состояния только что принесенные листья держали в темноте в течение 20—30 минут. На листья, установленные на морозильный столик спектрометра, проектировали пучок монохроматического, возбуждающего люминесценцию света при температуре 22—24°С.

После стабилизации уровня люминесценции начиналось снятие спектров при фиксированных параметрах напряжения, подаваемого на ФЭУ, кратности увеличения сигнала усилителем и при определенной ширине щелей монохроматоров. В период снятия спектра черешок листа все время находится в воде или растворе Кюппа.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В начале работы спектры люминесценции были сняты со свежесорванных листьев 12 видов вечнозеленых и листопадных растений. Длина волны возбуждающего света составляла 485 нм. Запись спектров люминесцентного свечения осуществлялась в диапазоне 600—800 нм. Общий вид кривых на диаграммах имел два максимума, расположенных на длинах волн 692 и 744 нм (рис. 1). Длина волны максимумов интенсивности на диаграммах у всех опытных растений совпадала. Привлекает внимание факт изменения величин максимальной интенсивности люминесценции, которые у различных видов растений неодинаковы. У яблонь

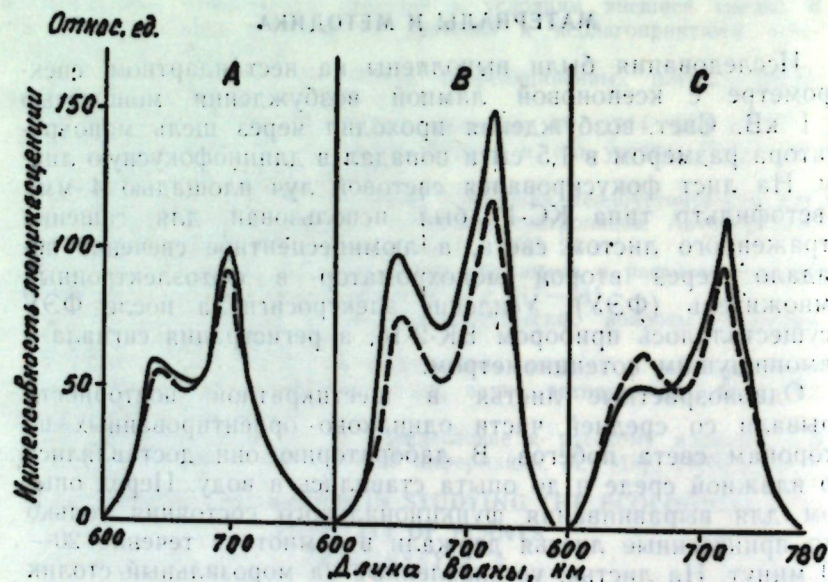


Рис. 1. Спектры регистрации люминесцентного свечения зеленых (— — —) и охлажденных до 0° (—) листьев розы (А), персика (В) и плюща крымского (С).

были сняты спектры последовательного ряда листьев одного побега. У нижнего листа соотношение равнялось $0,78 \pm 0,06$, у верхнего — $0,58 \pm 0,8$ единиц. Причем, более интенсивно изменялась величина пика на длине волны 692 нм. Это соотношение в период вегетации зависело от возраста листьев и от времени их пребывания в темноте.

После охлаждения листьев до 0° характер кривых остался прежним, но соотношение интенсивности в точках максимума у менее морозостойких персика и розы составляло 1,5—1,7, а у более морозостойких земляничника мелкоплодного и плюща крымского — 2,1—2,2 единицы. Очевидно, соотношение величин интенсивности люминесценции в максимумах может служить тестом для диагностики этого хозяйственно-полезного признака.

В следующей серии опытов регистрацию люминесцентного свечения листьев лаванды, маслины, миндаля, хризантемы, абрикоса и персика проводили на постоянной длине волны (692 нм), а возбуждающий свет меняли в пределах от 620 до 800 нм. На спектрах (рис. 2) на длине волны 690 нм хорошо выявлялся один максимум; второй, менее выраженный, был расположен на длине волны 726 нм. У розы в коротковолновой области спектра наблюдался слабо разрешенный третий максимум люминесценции. Менее значительные различия в характере спектров были обнаружены у разных сортов одной культуры.

После промораживания листьев сортов с различной морозостойкостью характер спектров изменялся. Наблюдалась корреляция между степенью изменения формы спектров у различных сортов и их морозостойкостью. Следовательно, для диагностики устойчивости растений можно использовать инварианты спектров возбуждения люминесценции. Следует подчеркнуть, что спектры возбуждения (рис. 2) обладают большей информативностью, чем спектры люминесценции (рис. 1).

Были изучены спектры 14 культур, принадлежащих к различным видам, родам и семействам. Перед снятием спектров листья промораживали в течение 10—12 дней при температуре -12°C . Снятие спектров проводили при длине волны 730 нм, а возбуждение люминесценции осуществляли в диапазоне 350—620 нм. Естественно, что за этот период листья погибали от холода. После промораживания происходило разрушение хлорофилл-белкового и хлорофилл-липидного комплексов на шесть качественно одинаковых фраг-

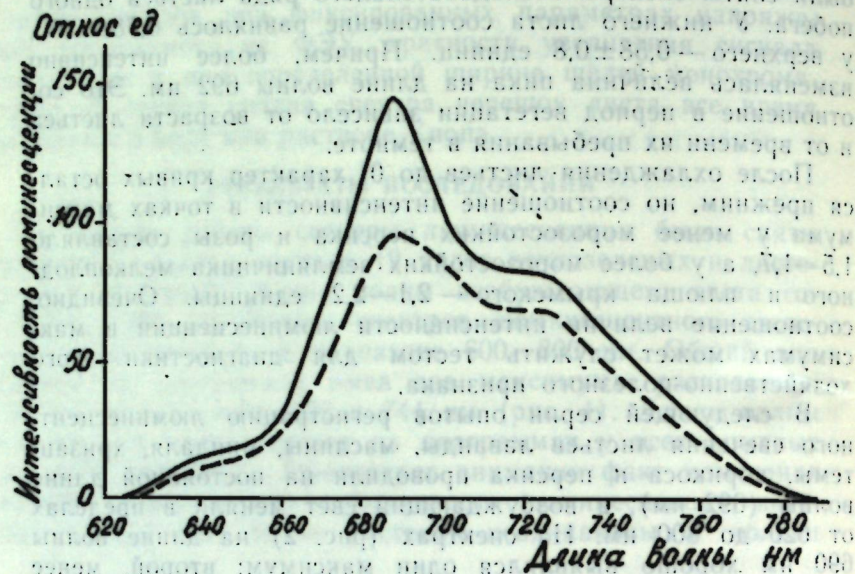


Рис. 2. Спектры возбуждения люминесцентного свечения зеленых листьев розы (—) и персика (---).

ментов. Эта закономерность прослежена на большом количестве листопадных и вечнозеленых растений. Однако, отмечены различия и в спектрах, которые связаны с величиной пиков. Для каждого вида они неповторимы и могут служить его характеристикой. Менее значительные различия были отмечены у сортов одной культуры. Так же, как в случае, описанном выше, интенсивность люминесценции в экстремумах от сорта к сорту менялась. На дефростированных листьях персика, абрикоса, яблони, розы было показано, что в зависимости от холодостойкости и жаростойкости сорта соотношение интенсивности люминесценции в экстремумах значительно меняется.

Однако подготовленные таким образом объекты высыхают, и интенсивность свечения при этом в течение минуты меняется на 40—60%. Этот артефакт увеличивает ошибку опыта и может привести к необъективным выводам. Отмеченный недостаток может быть устранен посредством лиофильной сушки листьев с последующим запечатыванием их в воздухо непроницаемые полиэтиленовые пакеты. Для предохранения объектов от выцветания, которое также

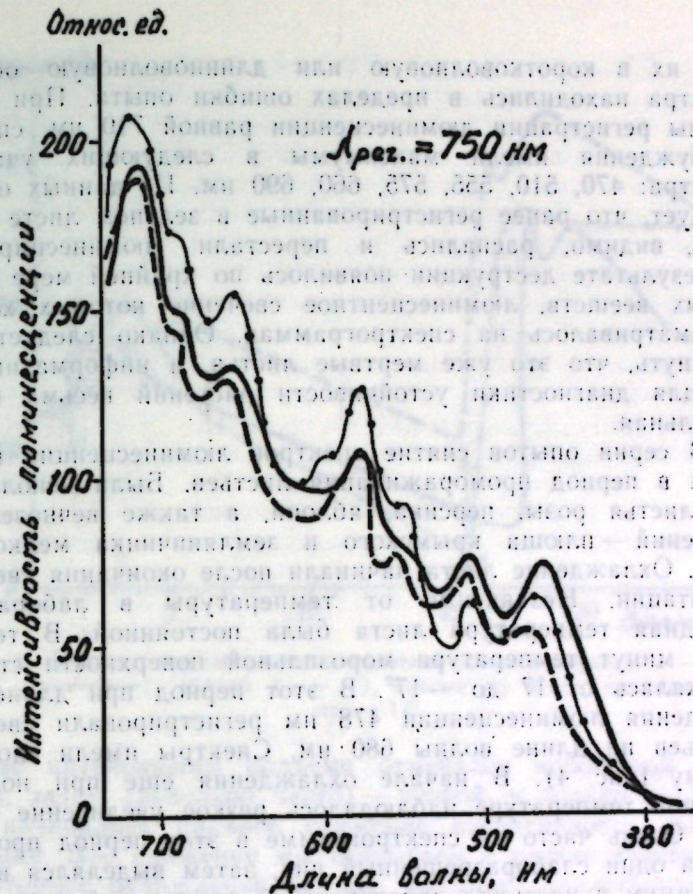


Рис. 3. Спектры возбуждения люминесцентного свечения листьев персика (---), розы (—) и яблони (— · —), дефростированных после промораживания при -12° .

изменяет интенсивность люминесценции, их необходимо держать в темноте.

Следует отметить, что по мере разрушения тканей растений люминесцентные ответы значительно упрощаются и приобретают унифицированный характер. В результате исследований было установлено следующее. В отличие от нативных спектров с одним ярко выраженным и одним—двумя слабо выраженными максимумами, у замороженных листьев было обнаружено уже шесть максимумов. У различных видов растений максимумы люминесцентного свечения наблюдались на одинаковой длине волны; смеще-

ния их в коротковолновую или длинноволновую область спектра находились в пределах ошибки опыта. При длине волны регистрации люминесценции равной 710 нм, спектры возбуждения имели максимумы в следующих участках спектра: 470, 510, 555, 575, 660, 690 нм. Из данных опытов следует, что ранее регистрированные в зеленом листе вещества, видимо, распались и перестали люминесцировать. В результате деструкции появилось по крайней мере шесть новых веществ, люминесцентное свечение которых хорошо просматривалось на спектрограммах. Однако следует подчеркнуть, что это уже мертвые листья, и информативность их для диагностики устойчивости растений весьма незначительная.

В серии опытов снятие спектров люминесценции проводили в период промораживания листьев. Были использованы листья розы, персика, яблони, а также вечнозеленых растений — плюща крымского и земляничника мелкоплодного. Охлаждение листа начинали после окончания световой адаптации. Независимо от температуры в лаборатории исходная температура листа была постоянной. В течение 4—5 минут температура морозильной поверхности столика снижалась от 17 до -17° . В этот период при длине возбуждения люминесценции 478 нм регистрировали свечение листьев на длине волны 680 нм. Спектры имели сложную форму (рис. 4). В начале охлаждения еще при положительной температуре наблюдалось резкое увеличение свечения. Очень часто на спектрограмме в этот период прописывался один слаборазрешенный пик, затем выделялся второй максимум и наступал двускоростной длительный спад, чаще всего ниже первоначального уровня люминесценции. Если в начальный период изменение интенсивности люминесценции можно связать с вымораживанием воды и обезвоживанием хлорофилл-белкового комплекса, то второе, менее интенсивное снижение, по нашему мнению, вызывалось покрыванием образца инеем, поглощающим свечение.

Сразу же после выключения морозильного столика началось нагревание листа. Однако вследствие инерционности системы переход через нулевой температурный порог происходил не сразу. В этот период еще при отрицательной температуре наблюдался резкий подъем интенсивности люминесценции. Увеличение отклика мы можем связать с быстрой перестройкой (реакция на температуру) хлорофилл-белкового комплекса. Так же, как и в начале охлаждения,

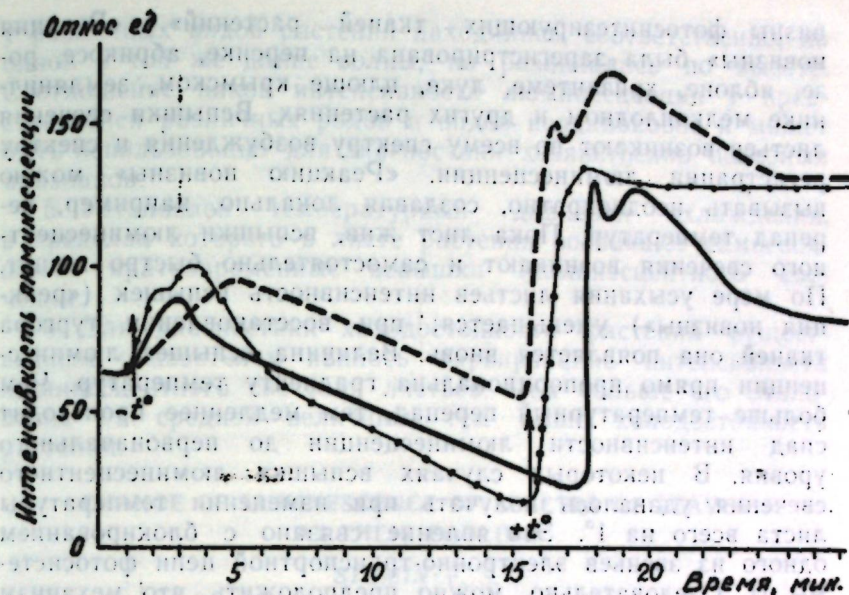


Рис. 4. Спектры люминесцентного свечения листьев персика (·-·-·-), розы (—), яблони (- - -), снятые во время промораживания при -17° .

после интенсивного подъема отмечался небольшой максимум, затем (довольно часто) — второй, и только после этого начиналось плавное снижение интенсивности люминесценции. Это снижение мы связываем с исчезновением инея. Повторное охлаждение листьев вызывает аналогичную картину свечения, но в значительно меньших масштабах, что связано с гибелью листа.

Из данных экспериментов можно сделать вывод, что хлорофилл-белковый комплекс листа весьма чувствителен к охлаждению. Если при термическом перепаде в зоне положительных температур показатель люминесценции можно использовать в диагностических целях, то глубокое охлаждение, убивающее растение, и тем более повторное охлаждение, смазывает картину различий и не пригодно для диагностики морозоустойчивости растений.

Обнаружено новое явление — кратковременные самогасящиеся вспышки люминесцентного свечения живых листьев растения при локальном их охлаждении, изменении питания, воздействии физиологически активных веществ и других факторов. Это явление нами названо «реакция по-

визны фотосинтезирующих тканей растений». «Реакция новизны» была зарегистрирована на персике, абрикосе, розе, яблоне, хризантеме, луке, плюще крымском, земляничнике мелкоплодном и других растениях. Вспышки свечения листьев возникают по всему спектру возбуждения и спектру регистрации люминесценции. «Реакцию новизны» можно вызывать неоднократно, создавая локально, например, перепад температур. Пока лист жив, вспышки люминесцентного свечения возникают и самостоятельно быстро гаснут. По мере усыхания листьев интенсивность вспышек («реакция новизны») уменьшается; при восстановлении тургора тканей она появляется вновь. Величина вспышек люминесценции прямо пропорциональна градиенту температур. Чем больше температурный перепад, тем медленнее происходит спад интенсивности люминесценции до первоначального уровня. В некоторых случаях вспышки люминесцентного свечения удавалось получать при изменении температуры листа всего на 1°. Это явление связано с блокированием одного из звеньев электронно-транспортной цепи фотосистемы II. Следовательно, можно предположить, что механизм фотосинтеза весьма чувствителен к условиям внешней среды.

ВЫВОДЫ

1. Спектрограммы регистрации люминесценции зеленых листьев имели двухвершинную кривую с максимумами интенсивности на длине волны 692 и 744 нм. Соотношение величин интенсивности свечения в экстремумах изменялось в течение периода вегетации, а также в зависимости от расположения листа на побеге.

2. Спектрограммы возбуждения люминесценции зеленых листьев имели один ярко выраженный максимум на длине волны 690 нм, а также один или два менее выраженных максимума. Максимумы интенсивности люминесценции у различных видов растений располагались на одинаковой длине волны.

3. Во время охлаждения интенсивность люминесценции листьев резко возрастала, а затем падала. Характер спектра менялся в зависимости от условий их промораживания. При повторном охлаждении листьев характер свечения не изменялся, а интенсивность резко падала.

4. После дефростирования листьев на спектрограммах проявлялось не менее шести пиков люминесценции, которые

у различных видов растений находились, соответственно, на одной и той же длине волны, но различались по высоте. Соотношение пиков интенсивности люминесценции у представителей различных родов и видов неодинаковое и может быть использовано для диагностики хозяйственно полезных признаков.

5. Установлен температурный диапазон охлаждения, в пределах которого в листе растения возникают самогасящиеся кратковременные вспышки люминесцентного свечения.

6. Для диагностики холодостойкости растений существенным показателем явилось варьирование интенсивности люминесцентного свечения листьев. Чем больше его отклонение от средней величины, тем выше холодостойкость растений.

CHANGE OF LUMINESCENCE OF SPECTRA OF LEAVES AT THEIR COOLING

SYOMIN V. S.

Excitation spectra and spectra of luminescence recording of leaves of evergreen and deciduous plants have been obtained. Form of the spectra is connected with specific and varietal belonging of plants. It was shown that at freezing of leaves the luminescence intensity increases sharply and the spectrum form changes. In defrosted leaves the extremum number on the spectra increases to six. Varieties and species of plants with unequal resistance to lower temperatures differ significantly in spectra character. Luminescence spectra invariants of leaves can be used for diagnosis of plants thermo-resistance.

РОЛЬ НАРИНГЕНИНА В УГЛЕВОДНОМ ОБМЕНЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОЧЕК ПЕРСИКА В ЗИМНЕ-ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД

Т. С. ЕЛМАНОВА,

кандидат биологических наук

Для успешного возделывания персика в различных климатических районах юга СССР коренным вопросом является управление темпами морфогенеза генеративных почек, наи-

более чувствительных к действию экстремальных внешних условий. Обладая максимальной морозостойкостью в период глубокого покоя, они быстро теряют ее при переходе к весеннему развитию, вследствие чего в районах с возвратными холодами урожайность персиковых насаждений низкая.

Известно, что покой почек, как и все их развитие, контролируется гормонами, которые путем изменения проницаемости мембран, внутриклеточных градиентов рН и всего обмена веществ вводят или снимают покой, стимулируют или задерживают развитие /5, 6/.

Наряду с гормонами в регуляции процессов роста принимают участие такие фенольные соединения, как оксикумарины, фенолкарбоновые кислоты и нарингенин. Было показано, что фенольные вещества, и в частности нарингенин, в генеративных почках персика накапливаются в период глубокого покоя /2, 3, 12/. Обработка нарингенином семян салата индуцировала покой, а опрыскивание им почек персика задерживало их распускание /13/. В опытах с отрезками coleoptилей пшеницы было установлено, что нарингенин в концентрации 10^{-4} и $2 \cdot 10^{-4}$ М тормозил рост и подавлял синтез амилазы и белков /9/.

Изучение углеводного обмена в генеративных почках персика показало, что накопление крахмала в кроющих чешуях совпадает с периодом глубокого покоя /8/. В это время в них обнаруживается нарингенин /10/.

Целью настоящего исследования было проследить у сортов персика, различных по степени зимостойкости и продолжительности периода глубокого покоя почек, корреляцию между накоплением крахмала и нарингенина и выявить влияние последнего на ферментативное расщепление полисахарида.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в 1978—1983 гг. на базе коллекционных насаждений Никитского ботанического сада. Сорта Пушистый Ранний и Сочный — зимостойкие, со средней продолжительностью периода глубокого покоя, сорт Зафрани Средний — среднезимостойкий, сорта Спартак, Сен Хейвен и Оранж Клинг — незимостойкие, с коротким периодом покоя.

Пробы для определения содержания нарингенина и прунина отбирали в различные периоды развития почек, начи-

ная с момента дифференциации. Содержание флаваноидов определяли в эфирных экстрактах /12/, активность амилазы — в солевых вытяжках с последующим осаждением фермента сульфатом аммония /4/. Этап развития почек устанавливали на временных препаратах пыльников /1, 7/.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Нарингенин в генеративных почках персика локализуется в кроющих чешуях. Его концентрация в августе и сентябре у всех сортов низкая. В период глубокого покоя (этап формирования археспориальной ткани пыльника) количество флаванола резко возрастает и остается примерно на этом уровне до выхода из покоя, то есть до начала формирования пыльца (табл. 1). Весной концентрация нарингенина снижается с разной скоростью в зависимости от метеорологических условий. В годы с холодной затяжной весной концентрация нарингенина долго остается довольно высокой, и только к цветению он не обнаруживается (табл. 2). Сорта с коротким периодом покоя, такие как Спартак, Оранж Клинг и Сен Хейвен, характеризуются повышенным осенне-зимним содержанием флаванона и более ранним весенним снижением его концентрации по сравнению с сортами Пушистый Ранний и Сочный, которым свойствен более продолжительный период глубокого покоя.

Накоплению нарингенина предшествует синтез его глюкозида прунина, концентрация которого уже в начале осени довольно высокая. В дальнейшем, по мере вхождения почек в глубокий покой количество глюкозида убывает, и параллельно наблюдается увеличение содержания нарингенина. Весной такой закономерности в динамике содержания глюкозида и агликона не отмечается (табл. 1, 2). По мнению некоторых исследователей, участие прунина в процессах роста и развития связано с накоплением нарингенина в результате гидролиза глюкозида /11/. Целесообразность таких превращений, очевидно, объясняется тем, что прунин — менее активный метаболит, чем его агликон нарингенин, и накапливается легче.

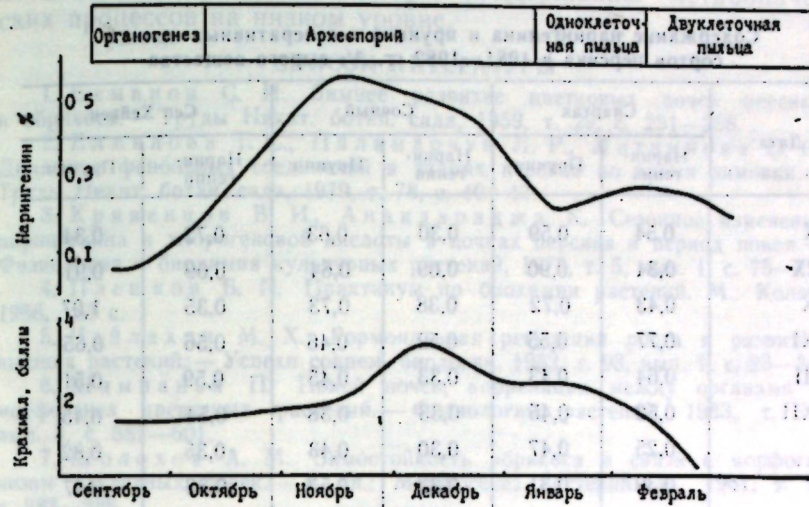
Как уже отмечалось, нарингенин принимает участие в регуляции углеводного обмена. Ранее нами было установлено, что на протяжении всего развития в генеративных почках персика идет усиленное накопление сахаров, часть из которых резервируется в нерастворимой форме — крах-

Содержание нарингенина и прунина в генеративных почках персика в 1978—1979 гг., % сырого вещества

Сорт	11 августа	4 сентября	26 сентября	17 октября	9 ноября	6 декабря	28 декабря	22 января	16 февраля	20 марта	27 марта	
	Нарингенин											
Пушистый Ранний	0,067	0,045	—	—	0,423	0,363	0,397	0,303	0,264	Следы	0	
Зафрани Средний	0,045	0,045	0,138	0,232	0,476	0,470	0,487	0,453	0,371	"	0	
Оранжевый Клинг	0,045	—	0,050	0,450	0,510	0,440	0,551	0,504	0,129	"	0	
	Прунин											
Пушистый Ранний	0,330	0,255	—	—	0,372	0,237	0,218	0,259	0,223	"	0	
Зафрани Средний	0,615	0,330	0,501	0,233	0,222	0,201	0,116	0,240	0,338	"	0	
Оранжевый Клинг	0,345	—	0,100	0,248	0,075	0,188	0,158	0,274	0,203	"	0	

мале. На ранних этапах морфогенеза (органогенез и формирование споренной ткани пыльника) крахмалообразование отмечается в кроющих чешуях и частично в основании почки, цветоложе и пестике. После образования микроспор полисахарид в этих тканях гидролизуеться, а крахмалообразовани перемещается в пыльники — сначала в стенки, затем в пыльцевые зерна. К моменту цветения крахмал в почках не обнаруживается /8/.

Период усиленного синтеза крахмала совпадает с интенсивным накоплением флаванона (рис.). Кроме того, у сортов с высоким содержанием нарингенина отмечается усиленное накопление крахмала. Например, содержание крахмала в генеративных почках сортов Оранжевый Клинг, Зафрани Средний в период археспория оценивается в 4—5 баллов, нарингенина в них 0,550 и 0,470 %,



Содержание нарингенина и крахмала в период развития генеративных почек персика (среднее по трем сортам за два года исследований).

соответственно, тогда как у сорта Пушистый Ранний эти показатели составляют 2—3 балла и 0,423 %.

Изучение активности амилазы показало, что действие фермента в гомогенатах из генеративных почек проявляется только начиная с марта /8/, то есть когда концентрация нарингенина относительно низкая. Путем удаления кроющих чешуй (место локализации нарингенина) амилазную активность удается обнаружить и на более ранних этапах развития (одноклеточная пыльца). Добавление нарингенина к активной ферментной вытяжке инактивирует расщепление крахмала. Аналогичное действие оказывает нарингенин на амилазу пыльцевого зерна табака и на очищенный препарат амилаз из проросших семян ячменя (табл. 3).

Таким образом, нами обнаружена прямая корреляция между накоплением крахмала и нарингенина, установлена общность их локализации, доказано, что нарингенин ингибирует ферментативное расщепление полисахарида. Все это позволяет предположить, что одной из функций нарингенина в период покоя генеративных почек является регуляция метаболической цепи крахмал \rightleftharpoons сахара. Подавляя актив-

Таблица 2

Содержание нарингенина и пруниина в генеративных почках сортов персика в 1981—1982 гг., % сырого вещества

Дата	Спартак		Сочный		Сен Хейвен	
	Нарингенин	Пруниин	Нарингенин	Пруниин	Нарингенин	Пруниин
7/IX	0,54	0,59	0,30	0,63	0,72	0,34
30/IX	0,34	0,90	0,09	0,64	0,09	0,91
27/X	0,43	0,72	0,38	0,73	0,35	1,07
16/XI	0,77	0,55	0,52	0,46	0,56	0,65
2/XII	0,64	0,43	0,33	0,45	0,59	0,51
17/XII	0,52	0,45	0,33	0,38	0,54	0,45
6/I	0,25	0,47	0,30	0,43	0,35	0,82
20/I	0,39	0,31	0,33	0,53	0,33	0,47
4/II	0,43	0,39	0,27	0,29	0,30	0,44
23/II	0,37	0,38	0,25	0,29	0,25	0,53
17/III	0,00	0,25	0,00	0,31	0,12	0,47
9/IV	0,10	0,12	0,07	0,14	0,12	0,16

Таблица 3

Влияние нарингенина на активность амилазы (мг/мл крахмала в реакционной смеси после инкубации)

Дата	Продолжительность инкубации, мин.	Количество нарингенина в реакционной смеси			
		0	2 мг/мл	4 мг/мл	4 мг/мл + убитый фермент
Цветковые зачатки персика (сорт Сочный)					
24.02.1983 г.	60	3,96	4,01	4,29	4,62
29.03.1983 г.	60	4,01	4,29	4,50	5,32
Пыльцевые зерна табака (сорт Дюбек)					
8.09.1982 г.	30	3,00	3,12	3,42	3,96
"	60	2,40	2,28	2,82	3,96
Проросшие семена ячменя (сорт Донской)					
9.09.1982 г.	40	1,94	3,42	4,56	6,84

ность амилазы, он способствует поддержанию метаболических процессов на низком уровне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Елманов С. И. Зимнее развитие цветковых почек персика и абрикоса. — Труды Никит. ботан. сада, 1959, т. 29, с. 251—268.
2. Елманова Т. С., Паламарчук Л. Р., Литвинова О. Н. Динамика фенольных соединений в тканях персика во время зимовки. — Труды Никит. ботан. сада, 1979, т. 78, с. 40—47.
3. Кривенцов В. И., Анандараджа К. Сезонное изменение нарингенина и хлорогеновой кислоты в почках персика в период покоя. — Физиология и биохимия культурных растений, 1973, т. 5, вып. 1, с. 75—79.
4. Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1968, 183 с.
5. Чайлахян М. Х. Гормональная регуляция роста и развития высших растений. — Успехи соврем. биологии, 1982, т. 93, вып. 1, с. 23—34.
6. Шампанья П. Покой почек, корреляция между органами и морфогенез древесных растений. — Физиология растений, 1983, т. 30, вып. 3, с. 587—601.
7. Шолохов А. М. Зимостойкость абрикоса в связи с морфогенезом цветочных почек. — В кн.: Морфогенез растений. М., 1961, т. 2, с. 283—286.
8. Яблонский Е. А., Елманова Т. С. Динамика крахмала и активность амилазы в однолетних побегах и генеративных почках персика в осенне-зимний период. — Бюл. Никит. ботан. сада, 1972, вып. 1(17); с. 38—41.
9. Correa Néstor S. Efectos de la naringenina (4, 5, 7-trihydroxiflavanona) sobre crecimiento de coleptilos de trigo y a amilosa en endosperma de cebada y su interaccion con los acidos giberélico e indolacético. — Fiton 1969, 26, n. 2, p. 125—134.
10. Dennis F. G. Jr., Edgerton L. The relationship between an inhibitor and rest in peach flower buds. — Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 1961, N. 77, p. 107—116.
11. Erez A., Lavee S. Prunim identification, biological activity and quantitative change in comparison to naringenin in dormant peach buds. — Plant physiol 1969, vol. 44, N 3, p. 342—346.
12. Hendershott C. H., Walker D. R. Identification of a growth inhibitor from extracts of dormant peach flower buds. — Science 1959, 130, N 3378, p. 798—800.
13. Phillips I. D. J. Some interaction of gibberellic acid with naringenin (5, 7, 4-trihydroxyflavanone) in the control of dormancy and growth in plants. — J. Exp. Bot., 13, N 38, p. 213—226.

NARINGENIN ROLE IN CARBOHYDRATE METABOLISM OF PEACH GENERATIVE BUDS DURING THE WINTER-SPRING PERIOD

ELMANOVA T. S.

The trend of starch and naringenin content change in peach generative buds during their winter-spring development is

considered. The direct correlation between accumulation of starch and naringenin during the rest has been established. The inhibiting effect of naringenin on amylase activity has been revealed. It is suggested that regulation of metabolic chain starch \rightleftharpoons sugars is one of naringenin functions during the rest period of buds.

МОРОЗОСТОЙКОСТЬ АБРИКОСА В КРЫМУ

Г. А. ГОРШКОВА

кандидат сельскохозяйственных наук;

Т. С. ЕЛМАНОВА,

кандидат биологических наук;

А. М. ШОЛОХОВ,

кандидат сельскохозяйственных наук;

Е. А. ЯБЛОНСКИЙ,

кандидат биологических наук.

Абрикос, являясь по своему происхождению горным растением, экологически приспособлен к умеренно-холодной зиме без резких колебаний температуры и весне без значительных морозов. Его генеративные почки имеют короткий период глубокого покоя, что в горных районах не сказывается отрицательно на морозостойкости. При выращивании абрикоса в равнинных условиях, и особенно в Крыму, где зимы характеризуются резкими перепадами температуры, под воздействием оттепелей в генеративных почках активизируются процессы роста и морфогенеза, что приводит к снижению их морозостойкости /3, 10/. Как правило, гибель генеративных почек в Крыму наблюдается во второй половине зимы и весной от внезапно наступивших морозов. В степном Крыму вероятность в январе—феврале оттепелей, которые вызывают активное развитие генеративных почек, составляет 40% (от общего числа лет наблюдений), а вероятность понижения температуры после оттепелей до значений, вызывающих повреждение почек, — 20—25% /1/.

Однако не все сорта одинаково реагируют на резкую смену температуры. Повышенной морозостойкостью характеризуются представители среднеазиатской группы, а среди представителей европейской группы преобладают сорта с низкой устойчивостью /4, 6—9/.

В условиях Крыма из представителей среднеазиатской группы особого внимания заслуживают Зард и Оранжево-красный, а также гибридные сорта Степняк, Молодец и Выносливый, полученные селекционером К. Ф. Костиной /3/.

В настоящее время в Никитском ботаническом саду накоплен большой селекционный материал, которому необходимо дать физиологическую характеристику с точки зрения устойчивости к действию зимних неблагоприятных условий и, тем самым, выявить наиболее перспективные для выращивания в Крыму сорта или исходные родительские формы для дальнейшей селекции на зимостойкость.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В 1977—1981 гг. изучали морозостойкость сортов и гибридов ирано-кавказской, среднеазиатской, европейской и гибридной эколого-географических групп по классификации К. Ф. Костиной /3/, произрастающих в коллекционных насаждениях Степного отделения Никитского ботанического сада. Пробы для анализа отбирали с однолетних побегов равномерно по всей кроне. В отобранных образцах устанавливали этап морфогенеза генеративных почек /2, 10/. Степень морозостойкости определяли прямым методом путем промораживания веток в холодильных камерах /11/ и учета повреждений в естественных условиях после сильных морозов. Морозостойкость выражали в процентах живых почек от общего числа промороженных. При анализе варьирования степени морозостойкости по сортам использовали методы вариационной статистики /5/.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В степной зоне Крыма вегетация абрикоса заканчивается в октябре — начале ноября. В это время в генеративных почках завершаются процессы органогенеза цветка и в пыльниках начинается формирование спорогонной ткани. При переходе к этому этапу развития ростовые процессы в почках замедляются, и почки впадают в глубокий покой, окончание которого, как правило, совпадает с датой мейоза материнских клеток микроспор. Ранним сроком наступления

мейоза характеризуются сорта Ансамбль (Арзамы × Выносливый), Арзатак, Арзамы, Большевик Гвардейский, Краснощекый и Мелкокостный (Выносливый × Шалах). У этих сортов при просмотре пыльников 10 февраля 1978 г. были обнаружены тетрады, тогда как у большинства сортов в этот срок в пыльниках наблюдались процессы мейоза. Особого внимания заслуживают сорта Каду Хурман, Талисман (Семенной × Шалах), Зард, Новатор (Оранжево-красный × Молодец), Спартанец (Золотое Лето × Кали Рахманчи), Самаркандский Ранний, характеризующиеся очень длительным периодом формирования археспоральной ткани, благодаря чему процессы мейоза у них отмечены после 20 февраля 1978 г.

В результате искусственного промораживания веток абрикоса установлено, что устойчивость зимующих органов к действию отрицательных температур возрастает от осени к зиме. В период листопада эта устойчивость составляет -8 — -12° , и воздействие мороза больше сказывается на вегетативных органах. Так, 27 октября 1982 г. при температуре -11° отмечено повреждение ксилемы и камбия в верхней части побегов и коровой паренхимы в районе листовых следов под вегетативными почками. Генеративные почки были без повреждений. Под влиянием осенних пониженных температур морозовыносливость почек и побегов резко возрастает и уже в ноябре достигает -20° . Но развитие устойчивости у вегетативных и генеративных органов происходит неодинаково, последние сильнее повреждаются морозом. Например, у сорта Орфей степень морозостойкости генеративных почек составила 8%, вегетативных — 31%; у сорта Выносливый — 17% и 41%, соответственно. В этот период повреждение в генеративной почке распространяется от основания к цветковым зачаткам; у вегетативных почек подмерзает, главным образом, основание почки; у побегов погибают клетки ксилемы, причём в верхней части побега повреждения тканей почек и побегов выражены сильнее, чем в нижней. Зимой и весной эта закономерность сохраняется только для тканей побегов.

Максимальная морозостойкость генеративных почек абрикоса отмечена в декабре — начале января в период формирования археспоральной ткани пыльника, когда почки находятся в глубоком покое. В это время почки способны выдерживать -21°C без ущерба для будущего урожая. При такой температуре в декабре 1977 г. наименьшая мо-

розостойкость была равна 50%, наибольшая — 100%. В среднем у 83 изученных сортов морозостойкость составила 87%. Низкий коэффициент варьирования указывает на то, что большинство сортов имело примерно одинаковый уровень устойчивости. Исключение составили сорта Первенство, Старт и Аврора, морозоустойчивость которых была в пределах 66—50%. Температура -23° в начале января для большинства сортов оказалась летальной. Только у 19 сортов из 78 сохранилось небольшое количество живых почек. Относительно устойчивыми были генеративные почки сортов Зард и Новатор, процент морозостойкости которых был равен 38 и 53 (табл. 1).

Таблица 1

Морозостойкость генеративных почек абрикоса (проц. живых почек) в 1977—1978 гг.

Сортоформы	Эколого-географическая группа исходных родительских пар			Этап развития на 6/1	Дата и температура промораживания		
	Средне-азиатская	Ирано-кавказская	Европейская		12/XII -21°C	3/1 -23°C	9/III -10°C
Авиатор	+		+	1 ар	90	14	45
Аврора	+			мкм	66	0	11
Амударьинский	+			3 ар	73	0	76
Амур	+		+	1 ар	82	0	18
Ананасный Цюрупинский			+	мкм	93	0	85
Ансамбль	++			мкм	96	0	37
Арзамы Карминовый	+		+	3 ар	87	0	18
Арзатак			+	—	80	—	11
Беляк			+	1 ар	80	9	63
Боевик	+		+	2 ар	100	0	35
Большевик Гвардейский				1 ар	94	0	—
"				3 ар	98	0	79
Волшебный	+	+		2 ар	94	0	55
Выносливый	+		+	1 ар	86	0	59
Выносливый × Степняк	++			2 ар	89	0	27
Выносливый × Шалах	+	+		3 ар	94	4	76
Гелнос			+	3 ар	96	0	51

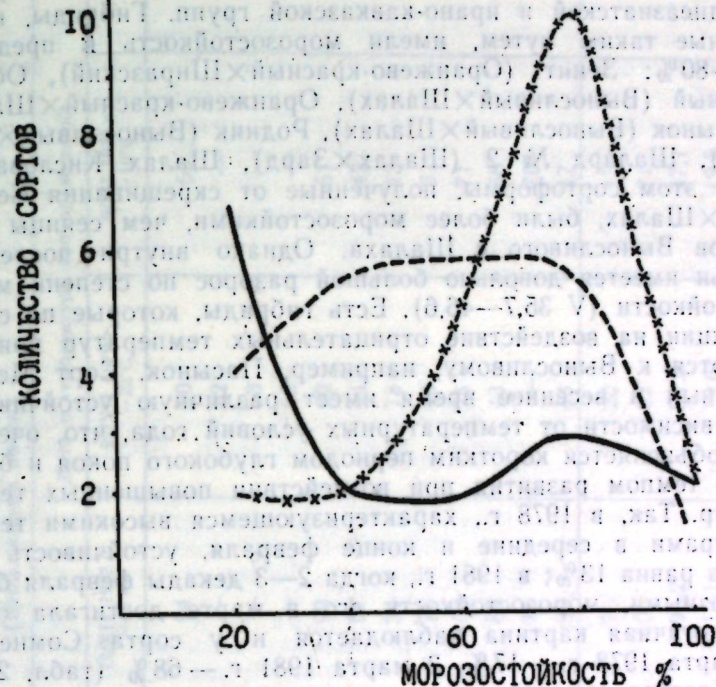
Сортоформы	Эколого-географическая группа исходных родительских пар			Этап развития на 6/1	Дата и температура промораживания		
	Средне-азиатская	Ирано-кавказская	Европейская		12/XII	3/1	9/III
					-21°C	-23°C	-10°C
Гулистан	++			1 ар	95	0	59
Джанкой				1 ар	81	15	40
Зарница	+	+		3 ар	87	0	57
Зард	+			1 ар	100	38	95
Зард×Ананасный Цюрупинский	+		+	3 ар	94	9	68
Зардар	++			2 ар	87	0	66
Зенит	+	+		2 ар	81	19	79
Золотан			++	1 ар	98	0	61
Золотое Лето×Кали Рахманчи	+		+	2 ар	93	2	62
"	+		+	1 ар	—	0	62
"	+		+	3 ар	85	0	57
Зоркий	++			2 ар	84	0	4
Искра	+			1 ар	94	23	75
Каду Хурман	+			1 ар	87	14	31
Консервный Поздний	+			2 ар	94	0	19
Консервный Ранний			+	3 ар	70	0	20
Краснощекий			+	—	80	0	8
Красный Вымпел	++			—	—	—	72
Кунак	+		+	1 ар	72	0	71
Лушник	+	+		1 ар	91	0	42
Медунец		+		2 ар	91	0	55
Мелитопольский			+	1 ар	94	21	41
"				2 ар	97	17	71
Мелитопольский Ранний			+	1 ар	—	—	13
"			+	1 ар	95	0	23
Мелкокостный	+	+		3 ар	94	0	18
Мирсанджали (сеянец)	+			3 ар	88	0	46
Мраморный	+	+		2 ар	70	0	59
Новатор	++			1 ар	90	53	31

Сортоформы	Эколого-географическая группа исходных родительских пар			Этап развития на 6/1	Дата и температура промораживания		
	Средне-азиатская	Ирано-кавказская	Европейская		12/XII	3/1	9/III
					-21°C	-23°C	-10°C
Обиженный	+			3 ар	86	20	41
Обновленный	+	+		1 ар	100	30	71
Оранжево-красный × Выносливый	++			мкм	—	0	49
Оранжево-красный × Шалах	+	+		1 ар	84	0	64
Орфей				1 ар	93	0	69
Пасынок	+	+		1 ар	89	0	68
Первенство	++			—	50	—	19
Перекопский			+	2 ар	90	0	34
Переселенец × Самаркандский Ранний	+		+	1 ар	89	0	51
Потомок	++			1 ар	97	0	17
Прелюдия	+			—	95	—	27
Приусадебный (сеянец)	+			1 ар	73	0	73
Родник	+	+		3 ар	76	0	70
Самаркандский Ранний (сеянец)	+			1 ар	96	0	26
То же	+			2 ар	89	0	22
Семенной × Красавец	++			1 ар	91	0	74
Симферопольский Румяный			+	2 ар	92	0	70
Сомнение	+	+		1 ар	—	0	17
Спартавец	+		+	1 ар	79	10	94
Старт	++			—	63	—	—
Степняк Оранжевый	+	+		1 ар	92	0	—
Степняк × Ширазский	—	++		3 ар	93	0	78
Степняк × Шалах	+	+		1 ар	96	0	53
Сын Партизана × Тильтон			++	3 ар	95	8	5
"			++	3 ар	78	0	15
Талисман	+	+		1 ар	88	13	80

Сортоформы	Эколого-географическая группа исходных родительских пар			Этап развития на 6/1	Дата и температура промораживания		
	Средне-азиатская	Ирано-кавказская	Европейская		12/XII -21°C	3/1 -23°C	9/III -10°C
Фаворит	+		+	2 ар	91	0	20
Цитология 115				2 ар	72	0	25
Черномор	+		+	—	—	—	80
Шалард № 2	+	+		1 ар	98	0	82
Шалах		+		3 ар	94	0	66
Шалах × Самаркандский Ранний	+	+		2 ар	58	0	69
То же	+	+		1 ар	78	0	39
"	+	+		1 ар	94	0	52
"	+	+		1 ар	73	0	63
Шалах Кисловатый	+	+		1 ар	91	14	94
Юбилейный			+	1 ар	85	0	35
Минимальная морозостойкость					50	0	4
Максимальная морозостойкость					100	53	95
Средняя морозостойкость					87,1	4,3	49,4
Среднее квадратическое отклонение					10,3	—	18,7
Коэффициент вариации					11,8	—	37,9

Примечание: 1, 2, 3, ар — этапы развития археспориальной ткани; мкм — материнские клетки микроспор.

После выхода почек из глубокого покоя и под воздействием частых оттепелей устойчивость почек снизилась, и в марте она находилась в пределах от -12° до -10°C . В этот период морозостойкость сортов абрикоса варьирует очень широко. Так, при промораживании (-10°C , март 1978 г.) степень устойчивости колебалась от 4% до 95%. Средняя устойчивость была равна 49,4%, коэффициент варьирования был в три раза больше, чем в декабре. Анализ степени морозостойкости различных сортов позволил выявить определенные закономерности в распределении устойчивости по эколого-географическим группам. На рисунке представлены



Кривые распределения степени морозостойкости у сортов и гибридов абрикоса (промораживание при -10°C 9 марта 1978 г.): — — — — — европейская группа ($n=15$); — — — — — гибриды, полученные от скрещивания сортов среднеазиатской и ирано-кавказской групп ($n=22$).

кривые распределения морозостойкости в марте 1978 г. у европейской, среднеазиатской и у группы сортов, полученных от скрещивания среднеазиатской и ирано-кавказской групп. Европейская группа объединяет, в основном, сорта, устойчивость которых лежит в пределах 20%. Сюда вошли Арзатак, Консервный Поздний, Краснощекий, Мелитопольский Ранний и две комбинации Сын Партизана × Тильтон. Устойчивость от 40 до 80% была у среднеазиатской группы

сорт (Искра, Зардар, Новатор, Семенной×Красавец, сеянец Приусадебного).

Очень перспективной в отношении морозостойкости является селекция с использованием родительских пар из среднеазиатской и ирано-кавказской групп. Гибриды, полученные таким путем, имели морозостойкость в пределах 60—80%: Зенит (Оранжево-красный×Ширазский), Обновленный (Выносливый×Шалах), Оранжево-красный×Шалах, Пасынок (Выносливый×Шалах), Родник (Выносливый×Шалах), Шалард № 2 (Шалах×Зард), Шалах Кисловатый. При этом сортоформы, полученные от скрещивания Семенной×Шалах, были более морозостойкими, чем сеянцы гибридов Выносливого и Шалаха. Однако внутри последней семьи имеется довольно большой разброс по степени морозостойкости (V 35,7—46,6). Есть гибриды, которые по своей реакции на воздействие отрицательных температур приближаются к Выносливому, например, Пасынок. Сорт Мелкокостный в весеннее время имеет различную устойчивость в зависимости от температурных условий года, что, очевидно, объясняется коротким периодом глубокого покоя и быстрым темпом развития при воздействии повышенных температур. Так, в 1978 г., характеризующемся высокими температурами в середине и конце февраля, устойчивость его была равна 13%; в 1981 г., когда 2—3 декады февраля были морозными, морозостойкость его в марте достигала 69%. Аналогичная картина наблюдается и у сорта Сомнение: 9 марта 1978 г. — 17%, 3 марта 1981 г. — 68% (табл. 2).

Следует отметить, что самым устойчивым в Крыму является сорт Зард из среднеазиатской группы, однако его гибриды обладают различной морозостойкостью. К группе относительно устойчивых можно отнести гибриды: Зард×Краснощекий из Николаева, Зардар (Зард×Арзамн), Зард×Комсомолец. Среди гибридов европейской и среднеазиатской групп выделяется семья Золотое Лето×Кали Рахманчи. Так, сортоформы Кунак и Спартанец при промораживании 3 марта 1981 г. имели 100%-ную морозостойкость.

Особенно опасны в Крыму поздневесенние заморозки. Наблюдение за подмерзанием генеративных почек в результате заморозков (−6°C) в апреле 1978 г. показало, что большинство гибридов и сортов имели 100%-ную гибель почек, и только отдельные сорта были относительно устойчивы: Шалах Кисловатый, Кунак, Потомок, Талисман, Пре-

Таблица 2

Морозостойкость генеративных почек у гибридов Выносливый×Шалах (проц. живых почек)

Сортоформы	Дата и температура промораживания			
	12/XII 1977 г. −21°C	22/XII 1979 г. −22°C	9/III 1978 г. −10°C	3/III 1981 г. −12°C
Волшебный	94	20	55	75
Выносливый×Шалах 1 а 3/24	—	82	—	—
Выносливый×Шалах 12/30а	—	53	—	—
Выносливый×Шалах 6/15б	—	62	—	—
Зарница	90	62	57	37
Лунник	91	44	42	53
Мелкокостный	94	78	13	69
Мраморный	70	43	31	25
Обновленный	100	74	71	—
Пасынок	89	43	68	88
Родник	76	—	70	—
Сомнение	90	43	17	68
Минимальная морозостойкость	76	20	13	25
Максимальная морозостойкость	100	82	71	88
Средняя морозостойкость	98,2	54,9	47,1	59,3
Среднее квадратическое отклонение	10,1	19,6	19,5	23,3
Коэффициент вариации	10,3	35,7	46,6	39,3

людия, Спартанец, Выносливый, Золотан, Новатор, Зенит, Орфей, сеянец Приусадебного, гибриды Шалах×Самаркандский Ранний и Зард×Ананасный Цюрупинский. Повреждения у них составили от 30 до 90%, тогда как по сорту Зард — лишь 2%.

Таким образом, изучение морозостойкости различных сортов, сортоформ и гибридов абрикоса позволило выделить формы, устойчивые к зимним неблагоприятным условиям Крыма. Многие из них обладают высокими товарными качествами: Волшебный, Лунник, Шалард № 2, Зардар, Искра и другие, а сорта Зард, Зенит, Орфей, сеянец Приусадебного, имеющие мелкие плоды и низкие вкусовые качества, могут быть рекомендованы как исходный материал для получения новых сортов с высокой морозостойкостью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Важов В. И., Шолохов А. М. Агрометеорологические условия произрастания абрикоса в Крыму. — Труды Никит. ботан. сада, 1974, т. 65, с. 123—139.
2. Елманов С. И. Зимнее развитие цветковых почек персика и абрикоса. — Труды Никит. ботан. сада, 1959, т. 29, с. 251—268.
3. Костина К. Ф. Ботанико-географическое изучение абрикоса в целях селекционного использования. Доклад на совещ. степени д-ра с.-х. наук. М.: Изд-во ТСХА, 1965, 34 с.
4. Костина К. Ф., Забранская О. А. Итоги сортоизучения абрикоса в Степном и бывшем Симферопольском отделении Государственного Никитского ботанического сада — Труды Никит. ботан. сада, 1961, т. 61, с. 84—157.
5. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980, 300 с.
6. Методические указания по отбору районированных и перспективных для Крыма сортов абрикоса. Ялта, 1979, 24 с.
7. Ряднова И. М., Еремин Г. В. Зимостойкость плодовых деревьев на юге СССР. М.: Колос, 1964, 207 с.
8. Смыков В. К. Биология яблони и абрикоса и принципы формирования промышленных сортиментов. Кишинев: Штиинца, 1978, 164 с.
9. Смыков В. К., Шафир Г. М. Зимостойкость и морозостойкость сортов абрикоса различных эколого-географических групп. — В кн.: Селекция и сортоизучение плодовых и ягодных культур. Кишинев: Штиинца, 1973, с. 93—102.
10. Шолохов А. М. Зимостойкость абрикоса в связи с морфогенезом цветочных почек. — В кн.: Морфогенез растений. М., 1961, т. 2, с. 283—286.
11. Яблонский Е. А., Елманова Т. С., Кучерова Т. П., Шолохов А. М. Методические рекомендации по комплексной оценке зимостойкости южных плодовых культур. Ялта, 1976, 19 с.

FROST-RESISTANCE OF APRICOTS IN THE CRIMEA

GORSHKOVA G. A., ELMANOVA T. S.,
SHOLOKHOV A. M., YABLONSKY E. A.

As a result of studying the frost-hardiness degree of generative buds in 90 apricot varieties, different response to effects of negative temperatures has been revealed, depending on ecologo-geographical provenance of varieties. Varieties of the Central-Asian group and hybrids obtained from crossing varieties of Central-Asian and Iran-Caucasian groups are characterized for higher frost-hardiness. Cultivars of higher frost-resistance with good marketing qualities of fruits (Volshebnyi, Lunnik, Shalard No. 2, Zardar, Iskra and others) have been selected.

КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА ЗИМОСТОЙКОСТИ НЕКОТОРЫХ СОРТОВ МАСЛИНЫ В ГОДИЧНОМ ЦИКЛЕ РАЗВИТИЯ

Э. Н. ДОМАНСКАЯ,
кандидат биологических наук

Зимостойкость древесных растений очень тесно связана со сложным комплексом физиолого-биохимических изменений, направленных на сохранение нормальной жизнедеятельности организма. Механизм приспособления растений к экстремальным температурам и другим неблагоприятным условиям довольно сложен и недостаточно изучен.

Воздействие высоких и низких температур может нарушить согласованность отдельных звеньев в метаболизме растений и, тем самым, привести всю систему к гибели. Поэтому важным фактором устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды является взаимосвязь физиологических процессов с температурой воздуха и согласованность процессов метаболизма между собой. Существенным отличием зимостойких растений от менее устойчивых как раз и является тесная взаимосвязь и сопряженность физиологических параметров.

Литературных данных, касающихся вопросов взаимосвязи процессов метаболизма и комплексной оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды, сравнительно мало /1, 2, 6—8/, и они недостаточно полны.

В настоящей работе мы поставили задачу определить взаимосвязь физиологических процессов с температурным фактором и сопряженность процессов метаболизма у сортовых индикаторов с целью комплексной оценки устойчивости гибридного материала маслины к неблагоприятным условиям среды.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектом исследований были три сорта маслины, различающиеся между собой по степени зимостойкости: Никитская (зимостойкий), Асколано (среднезимостойкий) и Рацо (незимостойкий). Деревья в возрасте 70—80 лет произрастают на коллекционном участке Никитского ботанического сада.

Физиолого-биохимические показатели (содержание сахаров, крахмала, белкового азота) определяли общепринятыми методами /3, 4, 9/, оводненность листьев маслины — путем высушивания материала при 105°C, интенсивность CO₂-газообмена — на инфракрасном газоанализаторе «Инфралит III». Выявление взаимосвязей между физиологическими процессами и температурой воздуха, а также сопряженности между самими физиологическими параметрами проводили методом однофакторного дисперсионного анализа /3/ за ряд лет (1970—1978). Определяли влияние температурного фактора на содержание сахаров, крахмала, белкового азота, оводненность тканей листьев и интенсивность дыхания, а также связь между этими показателями. Данные о среднесуточных температурах воздуха получены на метеостанции Никитского сада. Для математической обработки брали среднюю температуру за пять дней до взятия проб на анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение процессов обмена в растениях в годичном цикле развития и в связи с их зимостойкостью позволяет выявить взаимодействие между отдельными звеньями сложной биохимической системы.

Углеводно-азотный обмен, водный режим и процессы CO₂-газообмена играют значительную роль в устойчивости маслины к неблагоприятным погодным условиям. Наблюдается интенсивное накопление сахаров в осенне-зимний период по сравнению с летним, особенно у зимостойкого сорта Никитская, и относительная стабильность (с небольшими

Таблица 1

Динамика содержания растворимых углеводов и белкового азота в листьях маслины *

Сорт, годы	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель
Сумма сахаров, % сухой массы										
Никитская										
1970—1971	3,68	3,17	4,95	4,47	5,63	6,72	7,74	8,63	2,63	5,44
1971—1972	4,53	2,80	2,11	6,09	3,23	4,73	6,07	5,77	4,87	4,18
1972—1973	0,69	0,78	2,19	1,48	2,26	2,81	2,12	2,45	2,74	2,64
Рацо										
1970—1971	2,75	2,47	1,66	2,18	3,56	3,41	6,43	4,73	4,57	2,86
1971—1972	5,15	1,57	5,39	5,13	4,31	2,03	4,97	3,02	5,61	—
1972—1973	0,77	1,44	1,47	2,12	2,12	1,97	2,39	2,03	1,69	1,81
Белковый азот, % сухой массы										
Никитская										
1970—1971	1,63	1,75	1,75	1,59	1,89	1,89	1,97	2,03	1,84	1,86
1971—1972	1,58	2,13	1,82	2,00	2,06	1,73	1,87	1,66	1,78	1,89
1972—1973	1,44	1,40	1,20	1,38	1,36	0,96	1,11	1,60	1,37	1,26
Рацо										
1970—1971	1,71	1,80	1,67	1,76	1,81	1,99	1,99	1,87	1,89	1,66
1971—1972	2,02	1,97	2,06	1,52	1,86	1,26	1,56	1,45	1,42	—
1972—1973	1,47	1,32	1,48	1,48	0,89	1,22	1,04	1,35	1,31	0,77
Температура воздуха, °C										
1970—1971	23,7	21,4	17,6	11,2	9,3	4,8	5,8	3,3	6,9	10,4
1971—1972	23,2	24,5	19,7	11,7	9,6	5,2	-1,5	2,1	4,3	13,2
1972—1973	24,2	24,0	18,6	13,3	9,1	4,4	1,2	5,8	5,6	10,7

* Относительная ошибка определений не превышает 10%.

колебаниями) в содержании белкового азота (табл. 1). Снижается оводненность тканей, уменьшается процесс дыхания, идет интенсивный гидролиз крахмала /2, 7/.

На функциональную деятельность растений существенное влияние оказывает температура воздуха. Причем, до-

стоверная взаимосвязь температурного фактора с рядом физиолого-биохимических параметров наблюдается главным образом в осенне-зимне-весенний период. Так, существенное влияние среднесуточной температуры воздуха на оводненность листьев маслины отмечено с сентября по март в течение нескольких лет исследования (табл. 2). При этом сила влияния у более зимостойкого сорта Никитская всегда была выше, чем у менее устойчивых Асколано и Рацо. Подобная закономерность отмечена и во взаимосвязи температуры воздуха с содержанием растворимых углеводов и белкового азота в листьях маслины, но уже в течение летне-осенне-зимне-весеннего периода. Однако, достоверность влияния температуры на некоторые физиолого-биохимические процессы во многом зависит от погодных условий года. Холодная зима менее благоприятно сказывается на функциональной деятельности листового аппарата маслины, чем теплая, вследствие чего нарушается сопряженность этих показателей. За период исследования наиболее холодной на Южном берегу Крыма была зима 1971—1972 гг., когда абсолютный минимум составлял $-11,4^{\circ}$. Как видно из таблицы 2, наименьшая связь оводненности листьев с температурой наблюдалась именно в этот период, но, несмотря на это, показатель силы влияния у более зимостойкого сорта Никитская оставался выше, чем у менее зимостойких Асколано и Рацо.

Существенное влияние оказывает температура воздуха на дыхательный процесс листьев маслины и содержание в них крахмала. Причем, у зимостойкого сорта показатель силы влияния также превалировал по сравнению с менее устойчивыми сортами. Например, если у Никитской сила влияния температуры на интенсивность дыхания в 1972—1973 гг. составила $\eta^2=0,70$, $P=0,95$, а на содержание крахмала $\eta^2=0,90$, $P=0,999$, то у Асколано, соответственно, $\eta^2=0,67$, $P=0,95$; $\eta^2=0,84$, $P=0,99$; у Рацо — $\eta^2=0,65$, $P=0,95$; $\eta^2=0,83$, $P=0,99$. Примерно такая же закономерность отмечается и в другие годы исследования.

Как показал результат дисперсионного анализа, целый ряд физиологических процессов, протекающих в растениях, во многом зависит от изменений температурного фактора, особенно у зимостойкого сорта Никитская в осенне-зимне-весеннее время. Это свидетельствует о том, что оводненность листьев, содержание углеводов, белкового азота и интенсивность дыхательного процесса у него более лабильны, и следовательно, организм приспосабливается к неблагоприятным

Таблица 2

Влияние температуры воздуха на показатели листьев маслины

Годы	Сорт	Оводненность			Содержание сахаров			Содержание белкового азота		
		η^2	$m\eta^2$	P	η^2	$m\eta^2$	P	η^2	$m\eta^2$	P
1970—1971	Никитская	0,60	0,40	<0,95	0,76	0,14	0,95	0,93	0,03	0,999
	Асколано	0,55	0,45	<0,95	0,35	0,39	<0,95	0,59	0,20	<0,95
	Рацо	0,49	0,51	<0,95	0,57	0,26	<0,95	0,71	0,14	0,95
1971—1972	Никитская	0,85	0,09	0,95	0,62	0,23	<0,95	0,45	0,33	<0,95
	Асколано	0,94	0,04	0,99	0,46	0,32	<0,95	0,22	0,47	<0,95
	Рацо	0,78	0,16	<0,95	0,46	0,32	<0,95	0,41	0,44	<0,95
1972—1973	Никитская	0,91	0,09	0,95	0,82	0,11	0,95	0,74	0,13	0,95
	Асколано	0,89	0,11	<0,95	0,37	0,38	<0,95	0,19	0,40	<0,95
	Рацо	0,88	0,12	<0,95	0,47	0,32	<0,95	0,46	0,27	<0,95
1975—1976	Никитская	—	—	—	0,88	0,07	0,99	—	—	—
	Асколано	—	—	—	0,46	0,32	<0,95	—	—	—
	Рацо	—	—	—	0,32	0,41	<0,95	—	—	—
1977—1978	Никитская	0,94	0,06	0,95	—	—	—	—	—	—
	Асколано	0,26	0,74	<0,95	—	—	—	—	—	—
	Рацо	0,81	0,19	<0,95	—	—	—	—	—	—
1978—1979	Никитская	0,93	0,07	0,95	—	—	—	—	—	—
	Асколано	0,68	0,32	<0,95	—	—	—	—	—	—
	Рацо	0,85	0,15	<0,95	—	—	—	—	—	—

Примечание: η^2 — показатель силы влияния, m — его ошибка, P — степень достоверности.

Таблица 3

Взаимосвязь интенсивности дыхания с суммарным содержанием сахаров и белковым азотом у листьев некоторых сортов маслины

Сорт	Показатель силы связи (η), его ошибка (m) и степень достоверности (P) между интенсивностью дыхания и					
	суммой сахаров			белковым азотом		
	η^2	$m\eta^2$	P	η^2	$m\eta^2$	P
1970—1971 гг.						
Никитская	0,91	0,09	0,95	0,68	0,16	0,95
Асколано	0,45	0,41	0,95	0,56	0,22	0,95
Рацо	0,31	0,52	0,95	0,85	0,07	0,99
1971—1972 гг.						
Никитская	0,57	0,21	0,95	0,67	0,16	0,95
Асколано	0,51	0,24	0,95	0,97	0,02	0,999
Рацо	0,51	0,24	0,95	0,92	0,06	0,99
1972—1973 гг.						
Никитская	0,90	0,05	0,99	0,31	0,34	0,95
Асколано	0,71	0,14	0,95	0,13	0,43	0,95
Рацо	0,80	0,10	0,95	0,61	0,19	0,95

условиям среды быстрее, чем у менее устойчивых сортов. Это в известной мере подтверждается и взаимосвязью некоторых физиолого-биохимических параметров. Так, наиболее высокий показатель связи отмечается у зимостойкого сорта Никитская между интенсивностью процесса дыхания и суммарным содержанием сахаров (табл. 3). Менее тесная связь установлена между содержанием сахаров и белковым азотом, сахарами и оводненностью тканей листьев. И хотя эта связь недостаточно достоверна, показатель ее у зимостойкого сорта выше, чем у менее зимостойких.

Подобная взаимосвязь, однако, проявляется не по всем показателям. Например, связь интенсивности дыхания с белковым азотом в 1,5—2 раза теснее у незимостойкого сорта Рацо по сравнению с зимостойким сортом Никитская (табл. 3), то же отмечается между оводненностью листьев и содержанием в них белкового азота. Не обнаружена связь

между интенсивностью дыхания и водным режимом листьев и так далее. Выявление таких связей и показателей силы влияния факторов внешней среды на физиолого-биохимические параметры в листьях маслины может быть использовано для оценки ее зимостойкости.

ВЫВОДЫ

В результате проведенных исследований определена сила влияния температурного фактора на ряд физиолого-биохимических параметров в листьях сортов-индикаторов маслины, и выявлены взаимосвязи между отдельными показателями в течение нескольких лет исследований.

Зимостойкий сорт маслины характеризуется более высокими показателями силы влияния температуры воздуха на динамику содержания углеводов (сахара и крахмала), белкового азота, интенсивности дыхания, оводненности листьев в осенне-зимне-весенний период и более тесной взаимосвязью интенсивности дыхательного процесса с углеводным обменом; менее тесной, но достаточно высокой связью сахаров с белковым азотом и оводненностью листьев по сравнению с менее стойкими сортами.

Однофакторный дисперсионный анализ по вышеуказанным признакам может быть использован для комплексной оценки зимостойкости сортов маслины в целях селекции, интродукции и районирования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Васильева И. М., Лебедева Л. А., Рафикова Ф. М. Некоторые взаимосвязи между водным, углеводным и азотным обменами озимой пшеницы в связи с вопросами морозоустойчивости. — Физиология растений, 1964, т. 11, № 5, с. 897—905.
2. Доманская Э. Н., К вопросу об определении интенсивности дыхания маслины в связи с морозоустойчивостью. — Бюл. Никит. ботан. сада, 1973, вып. 3(22), 15 с.
3. Доманская Э. Н., Шубина Л. С., Комарская М. С. Физиолого-биохимические особенности некоторых видов вечнозеленых растений в связи с морозоустойчивостью. — Труды Никит. ботан. сада, 1974, т. 64, с. 107—118.
4. Зайцева Г. Н., Афанасьева Т. П. Количественное определение углеводов методом нисходящей хроматографии на бумаге. — Биохимия, 1957, т. 22, № 6, с. 1035—1042.
5. Лясковский Г. М. К вопросу определения азотистых веществ в растении колориметрическим методом. — Труды Харьковск. СХИ, 1963, № 42, с. 104—115.

6. Плохинский Н. А. Алгоритмы биометрии. М.: Изд-во МГУ, 1967, 79 с.

7. Суздальцева В. А., Леонченко В. Г., Лебедев А. В. Физиолого-биохимические основы зимостойкости яблони.— В кн.: Научные достижения в практику. Тамбов, 1972, с. 132—133.

8. Шолохова В. А., Доманская Э. Н. Взаимосвязь между органообразовательными и физиологическими процессами и зимостойкостью маслины.— Труды Никит. ботан. сада, 1977, т. 53, с. 78—97.

9. Яблонский Е. А. Взаимосвязь физиологических процессов и сопряженность их с внешней средой у растений с различной степенью зимостойкости.— Труды Никит. ботан. сада, 1974, т. 44, с. 5—16.

10. Ястрембович Н. И., Калинин Ф. Л. Определение углеводов и растворимых соединений азота в одной навеске растительного материала.— Труды Укр. ин-та физиологии растений, 1962, вып. 23, с. 119—131.

INTERRELATION OF METABOLISM PROCESSES AS A CRITERIUM OF EVALUATING OLIVE WINTER HARDINESS

DOMANSKAYA E. N.

Using the method of unifactorial variance analysis, effect of environmental temperature factor on several physiologo-biochemical indices and conjugation of metabolism processes in olive varieties-indicators was studied. It was stated that a winter-hardy variety is notable for higher indices of temperature influence on dynamics of carbohydrates and protein nitrogen, respiration intensity and hydrature of leaves during fall, winter and spring and for closer interrelation of respiration process with carbohydrate metabolism; in addition, the winter-hardy variety is characterized by less close but high enough relationship of sugars with protein nitrogen and leaves hydrature, as compared to less winter-hardy varieties.

БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ЛИСТЬЕВ МАСЛИНЫ НА РЕЗКИЕ ПЕРЕПАДЫ ТЕМПЕРАТУРЫ

С. А. СТАДНИК, Э. Н. ДОМАНСКАЯ,
кандидаты биологических наук

Оценка хозяйственно важных признаков маслины проводилась различными методами по многим показателям. Был выявлен целый ряд сортовых особенностей и характер различных физиологических процессов /1, 2/. Необходимость

в получении полной и оперативной характеристики сортов привела к изучению ранее не исследованного параметра маслины — биоэлектрической активности листьев.

Основная задача настоящей работы состояла в том, чтобы выяснить влияние резких перепадов температуры на параметры биоэлектрических реакций (БЭР) листьев маслины с учетом их оводненности.

МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для исследования биоэлектрической активности использовали листья сортов Асколано, Рацо, Никитская и Никитская Крупноплодная. Листья первого года вегетации отбирали со взрослых растений, произрастающих на экспериментальных участках отдела субтропических культур Никитского ботанического сада. Пять—семь листьев отделяли от растений, помещали в бумажные конверты и доставляли в лабораторию, где через 40—60 минут измеряли их биоэлектрическую реакцию. Такая схема опытов была принята для изучения сезонных изменений амплитуды БЭР. При исследовании формы БЭР листья отделяли от растений в различное время дня, помещали их в пакеты из полиэтиленовой пленки и доставляли в лабораторию, где измеряли БЭР через один—два часа или в другие сроки в зависимости от задачи опыта. Биоэлектрическую активность изучали методом регистрации биоэлектрических реакций на температурный импульс /7/. Оводненность определяли гравиметрическим методом с помощью аналитических весов типа АДВ-200М. Для измерения сухой массы листьев их высушивали в сушильном шкафу типа 2В-151 при температуре 105°C. Для оценки сезонных изменений метеоусловий, на фоне которых изучалась биоэлектрическая активность маслины, использовали данные метеостанции Никитского ботанического сада:

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение растений в течение длительных временных интервалов (сезон и более) позволяет выявить особенности изучаемых показателей в зависимости от реально существующих сочетаний внешних неблагоприятных факторов. Так, сезонные изменения биоэлектрической активности выявляют общую динамику амплитуды БЭР у всех исследованных

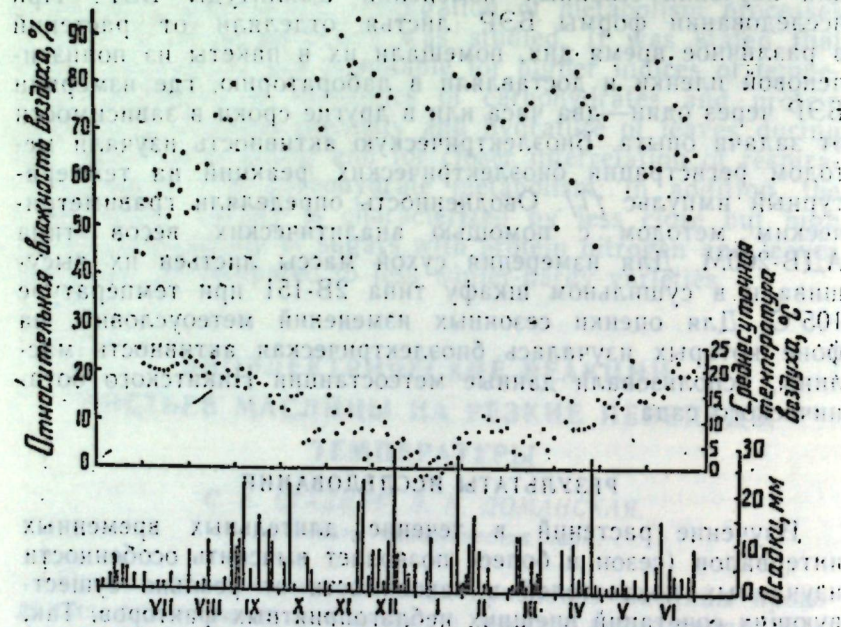
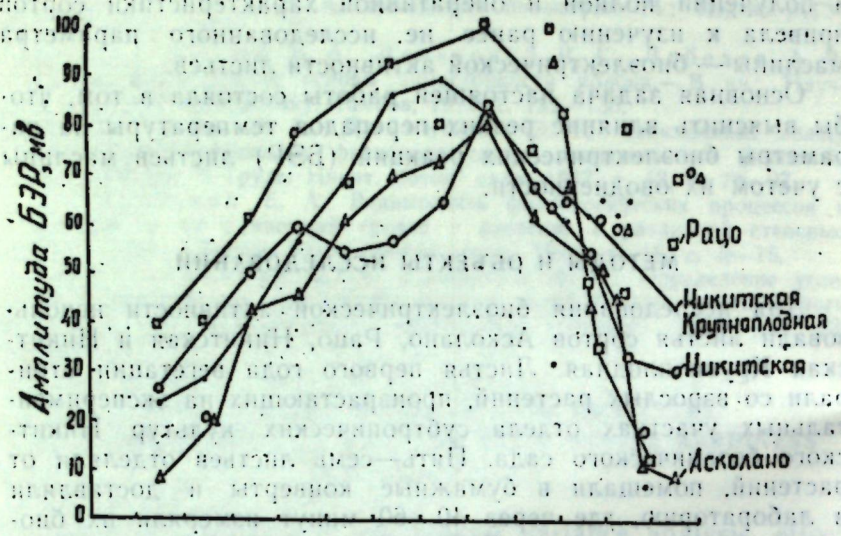


Рис. 1. Изменение амплитуды БЭР листьев маслины в годичном цикле развития.

сортов (рис. 1). В начале исследований (июнь) значения амплитуды БЭР отличаются наименьшей величиной, затем они возрастают и достигают максимума в зимние месяцы (декабре, январе, феврале). В весенне-летний сезон амплитуда БЭР снова уменьшается. На первый взгляд значительная активизация процессов в зимнее время и в другие периоды понижения температуры не совсем ясна.

Известно, что у однолетних побегов некоторых плодовых растений биоэлектрическая активность при кратковременном обогреве и отпелеях в зимнее время может возрастать [5, 8]. Поэтому целесообразно было сопоставить изменения амплитуды БЭР прежде всего с внешними температурными условиями, а также с другими факторами среды — влажностью воздуха и количеством осадков (рис. 1).

Представленные на рис. 1 среднесуточные изменения относительной влажности воздуха, а также выпадения осадков не имеют такого четкого различия в общем ходе изменений, как БЭР и температура.

Оказалось, что биоэлектрические реакции, измеренные у листьев маслины, только что занесенных в теплое (20°C) помещение с участка, где температура 0° или несколько выше, незначительны. Через несколько минут пребывания листьев в тепле амплитуда БЭР резко возрастает — регистрируется так называемая «реакция на обогрев». Именно этим обстоятельством — резким перепадом температуры от низкой к высокой — объясняется сезонная динамика биоэлектрической активности. Об этом же свидетельствуют и результаты опыта, в котором были воспроизведены условия возникновения «реакции на обогрев». Партия листьев маслины различных сортов охлаждалась в течение 18 часов при температуре -2°, а затем обогревалась температурой 24° в течение разного времени. Выяснилось что уже при десятиминутном обогреве амплитуда БЭР намного увеличивается, а через час возрастает еще больше (табл. 1).

В то же время на графике сезонных изменений амплитуды БЭР (рис. 1) следует отметить довольно значительные ее величины в тот период, когда резкие перепады температуры отсутствуют, например, в мае, июне. Наиболее вероятной причиной такого увеличения в этом случае может выступать другой фактор — недостаточное водоснабжение листьев. Если в зимнее время влияние изменений водного режима на функциональную активность листьев блокировалось пониженной температурой, то при наступлении теплого пе-

риода и активизации вегетационных процессов растений ограничивающим фактором становятся неблагоприятные изменения их водного режима. Последние связаны как с внутренними причинами (неравномерное распределение воды между старыми и молодыми органами), так и с внешними (ростом температуры воздуха, резкими колебаниями его влажности и так далее).

Биоэлектрические реакции листьев свидетельствуют в пользу высказанных соображений. БЭР, зарегистрированные у листьев, взятых на участке в утренние часы (8 ч, рис. 2а) и в конце ясного солнечного дня (18 ч, рис. 2в), значительно различаются по своим параметрам. В утренние часы биоэлектрические ответы листьев характеризуются незначительной амплитудой (20—25 мВ) и полной обратимостью, а в вечерние — в два раза большей амплитудой (40—47 мВ) и во много раз более длительной фазой восстановления разности потенциалов (РП) к исходному уровню. Вероятной причиной таких различий является недостаточное водоснабжение листьев. Действительно, выяснилось, что у листьев, взятых для опыта в вечернее время, форма БЭР модифицирована недостатком воды: она на 5—9% (на сухую массу) меньше, чем у листьев, взятых утром.

О влиянии недостатка воды на форму биоэлектрической

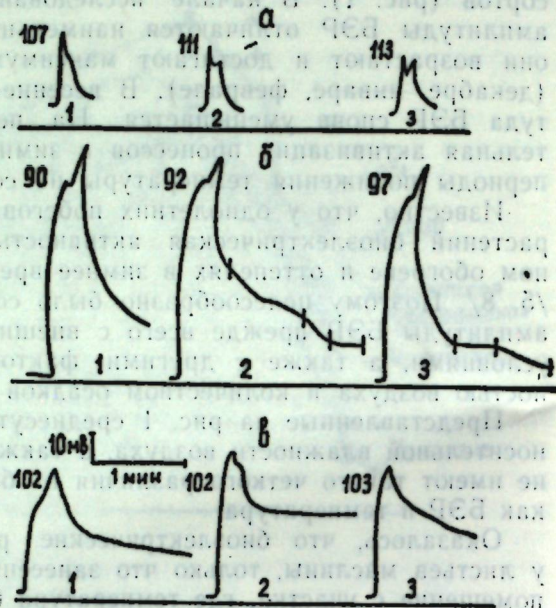


Рис. 2. Влияние на параметры БЭР листьев маслины (сорт Асколано) различной степени их оводненности: а — листья отобраны для измерений в 8, в — в 18 ч.; б — БЭР тех же листьев (рис. 2а) после 34 часов обезвоживания. Цифрами обозначена оводненность листьев, в % на сухую массу.

Таблица 1

Изменение амплитуды БЭР листьев маслины при обогреве после охлаждения -2°C в течение 18 часов, мВ

Сорт	До обогрева	После обогрева при 24°C в течение	
		10 мин.	60 мин.
Асколано	18 ± 4	26 ± 7	52 ± 2
Рацо	-1 ± 1	-4 ± 1	52 ± 8
Никитская	2 ± 1	21 ± 4	51 ± 3
Никитская Крупноплодная	6 ± 4	37 ± 3	57 ± 5

реакции говорят и результаты опыта по обезвоживанию (рис. 2б) тех же листьев, которые представлены на рисунке 2а. За 34 часа обезвоживания первый, второй и третий листы потеряли, соответственно, 17, 19 и 16% воды (на сухую массу). Из рисунка 2б видно, что большая потеря воды приводит к более значительным изменениям параметров БЭР, чем в первом (рис. 2а) и втором (рис. 2в) случаях. При недостатке воды в листьях амплитуда ответа возрастает более, чем в три раза; растет его длительность. Незначительные (рис. 2а, листья 2, 3) и даже едва заметные (рис. 2а, лист 1) компоненты второй восстановительной фазы ответа проявляются после обезвоживания значительно резче. Кроме того, восстановление РП к исходному уровню идет неравномерно, ясно видны участки (обозначенные вертикальными линиями) с более быстрым и медленным восстановлением. Неравномерность процесса восстановления РП к исходному уровню, вызванная недостатком воды, сигнализирует о перестройках механизмов (или различных компонентов одного и того же механизма), ответственных за регенерацию разности электрических потенциалов.

Ранее в связи с двухступенчатым характером кривой подавления БЭР высокими температурами было высказано предположение /6/ о нарушении двух механизмов ионного транспорта — активного /4/ и диффузного /3/. Вероятно, и в случае с обезвоживанием неравномерность процесса восстановления РП второй фазы биоэлектрической реакции связана с функционированием этих же механизмов. То есть

напряженность различных внешних факторов (высокая температура и обезвоживание) вызывают один и тот же эффект — многоступенчатый характер изменения РП. Следовательно, действие этих факторов до известной степени можно рассматривать как равноценное и взаимоисключающее.

В опытах, поставленных для проверки этого предположения, были получены положительные результаты (табл. 2). Листья одной партии разделили на две части: у одной из них БЭР была измерена до охлаждения (-15° , 5 мин.), сразу после него и час спустя. Остальные листья сначала были обезвожены (потеря воды составила 20—30%), а затем охлаждены при температуре -15° в течение пяти минут. Результаты этого исследования (табл. 2) показывают, что листья без предварительного обезвоживания имеют значительно подавленную амплитуду БЭР, тогда как у обезвоженных листьев она сразу после охлаждения лишь несколько уменьшается или даже увеличивается. То есть у обезвоженных (до 20—30%) листьев устойчивость к действию отрицательной температуры оказывается повышенной. Результаты опыта позволяют заключить, что при исследовании устойчивости растительных органов к действию отрицательной температуры необходимо учитывать их оводненность. В противном случае результаты оценки не всегда будут воспроизводимы и могут привести к ошибочным выводам.

Таблица 2

Влияние отрицательной температуры (-15° , 5 мин.) и оводненности листьев маслины на амплитуду БЭР, мВ

Сорт	Без обезвоживания			Потеря воды, % на сухую массу	После обезвоживания		
	до охлаждения	сразу после охлаждения	через 24 часа после охлаждения		до охлаждения	сразу после охлаждения	через 24 часа после охлаждения
Асколано	52±2	6±4	26±3	22	73±12	41±12	79±2
Рацо	67±4	18±6	68±23	31	41±2	49±12	69±12
Никитская	27±0	3±3	28±20	22	72±5	56±8	82±4
Никитская Крупноплодная	31±0	9±7	72±2	21	62±2	69±8	71±4

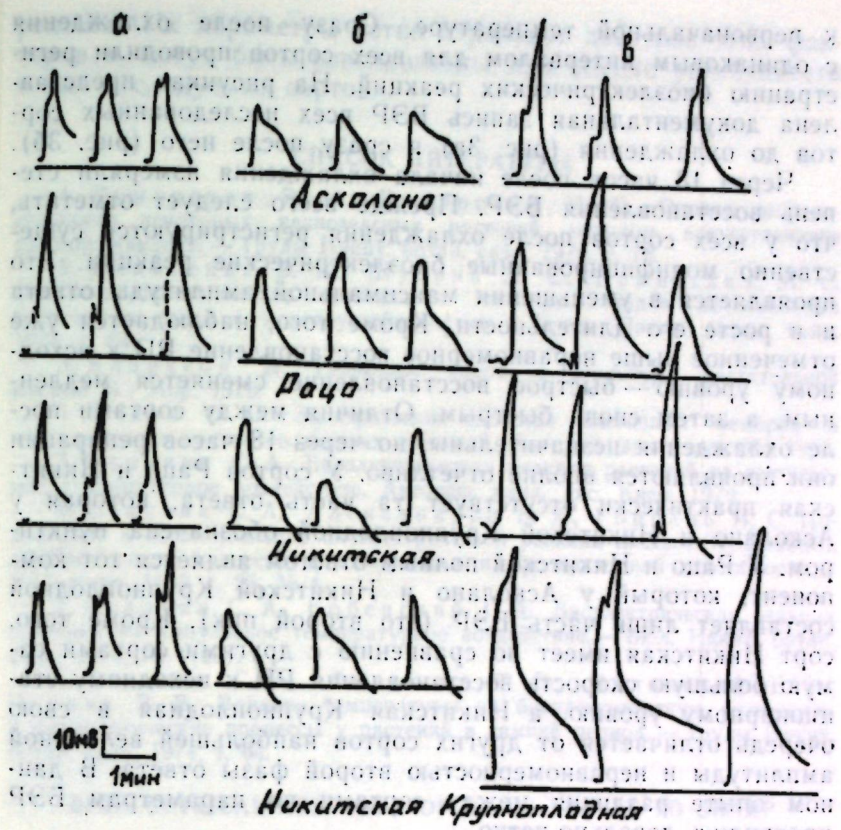


Рис. 3. Биоэлектрические реакции листьев маслины после действия отрицательной температуры и их восстановление: а — до охлаждения, б — после охлаждения при -5°C в течение 5 мин., в — восстановление БЭР через 18 ч.

При исследовании сезонных изменений биоэлектрической активности маслины не было обнаружено заметных различий между сортами (рис. 1). Возможно, это связано с мягкими зимними условиями. Средняя отрицательная температура за сутки не опускалась ниже -3° , поэтому в эксперименте использовали более низкую отрицательную температуру. Действие ее на листья осуществлялось в виде резкой температурной ступеньки. Листья, находящиеся при температуре $20 \pm 1^{\circ}$, быстро помещали в охлажденную до -25°C среду на пять минут и с такой же скоростью возвращали

к первоначальной температуре. Сразу после охлаждения с одинаковым интервалом для всех сортов проводили регистрацию биоэлектрических реакций. На рисунках представлена документальная запись БЭР всех исследованных сортов до охлаждения (рис. 3а) и сразу после него (рис. 3б).

Через 18 часов после начала охлаждения измеряли степень восстановления БЭР. Прежде всего следует отметить, что у всех сортов после охлаждения регистрируются существенно модифицированные биоэлектрические реакции. Это проявляется в уменьшении максимальной амплитуды ответа и в росте его длительности. Кроме того, наблюдается уже отмеченное выше неравномерное восстановление РП к исходному уровню — быстрое восстановление сменяется медленным, а затем снова быстрым. Отличия между сортами после охлаждения незначительны, но через 18 часов репарации они проявляются вполне отчетливо. У сортов Рацо и Никитская практически отсутствует та часть ответа, которая у Асколано и Никитской Крупноплодной обозначена пунктиром. У Рацо и Никитской полным ответом является тот компонент, который у Асколано и Никитской Крупноплодной составляет лишь часть БЭР (это второй пик). Кроме того, сорт Никитская имеет по сравнению с другими сортами самую большую скорость восстановления РП к исходному стационарному уровню, а Никитская Крупноплодная в свою очередь отличается от других сортов наибольшей величиной амплитуды и неравномерностью второй фазы ответа. В данном опыте различия между сортами по параметрам БЭР проявились довольно четко.

Следует также отметить, что полного восстановления БЭР до первоначального ее вида не происходит. Лишь на третьи сутки репарации форма БЭР становится более близкой к исходной, и отмеченные выше сортовые различия начинают сглаживаться. В описанном опыте различия между сортами проявились в процессе сравнительно длительной (18 часов) репарации БЭР после охлаждения (рис. 3в). Однако, особенности сорта могут быть выявлены и в более короткие сроки после действия отрицательной температуры (табл. 1). В данном случае, наоборот, сортовые различия сохраняются короткое время и через час, судя по амплитуде БЭР, уже практически отсутствуют.

Таким образом на экспериментальном материале показана высокая чувствительность биоэлектрических процессов листьев к температурным изменениям и изменениям водного

режима. Их параметры четко отражают действие этих факторов и могут быть использованы при оценке устойчивости к ним исследуемых сортов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Доманская Э. Н., Комарская М. С. Оценка морозостойкости некоторых вечнозеленых растений методом искусственного промораживания. — Труды Никит. ботан. сада, 1979, т. 78.
2. Доманская Э. Н., Шубина Л. С., Комарская М. С. Физиолого-биохимические особенности некоторых видов вечнозеленых растений в связи с морозостойкостью. — Труды Никит. ботан. сада, 1974, т. 64.
3. Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. М.: Мир, 1978.
4. Лялин О. О. Электрические свойства клеточных мембран и межклеточных контактов высших растений. Автореф. докт. дис. М., 1980.
5. Стадник С. А. Биоэлектрическая реакция растений на импульсное температурное воздействие. Автореф. канд. дис. Киев, 1979.
6. Стадник С. А., Александров В. Я., Горбань И. С. Подавление и восстановление биоэлектрической реакции листьев *Tradescantia albiflora* после прогрева и стимуляция их репараторной способности. — Цитология, 1983, т. 25, № 4.
7. Стадник С. А., Боберский Г. А. Биоэлектрическая реакция растений на импульсное температурное воздействие. — Бюл. Никит. ботан. сада, 1976, № 1(29).
8. Стадник С. А., Фалькова Т. В., Яблонский Е. А., Черняк В. В. Влияние температуры на биоэлектрическую активность и физиологические процессы у растений в зимний период. — Труды Никит. ботан. сада, 1974, т. 64.

BIOELECTRICAL RESPONSE OF OLIVE LEAVES TO SHARP TEMPERATURE DECLINES

STADNIK S. A., DOMANSKAYA E. N.

Dynamics of changes in bioelectrical activity of olive leaves during annual development cycle, as well as parameters of bioelectrical responses at sharp temperature declines and different hydration of leaves have been investigated. It was shown that the parameters of bioelectrical responses depend clearly on the degree of separate and common effects of temperature and dehydration and may be employed when evaluating the resistance of the olive varieties studied. It is supposed that the step-like bioelectrical process being notable for alternation of fast and low periods in the restoration phase of BER is connected with its different mechanisms and different rate of their functioning.

ПОВЫШЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТОЙКОСТИ ГРАНАТА С ПОМОЩЬЮ ХЛОРХОЛИНХЛОРИДА

Т. П. КУЧЕРОВА,
кандидат биологических наук

Физиологическое действие хлорхолинхлорида (ССС) как ретарданта изучено довольно подробно. Для растений, обработанных этим препаратом, характерны замедленный рост и повышенная прочность стебля. Кроме того, они приобретают ряд других полезных свойств: повышается зимостойкость и морозоустойчивость, засухоустойчивость и жаростойкость, устойчивость к засолению почвы, поражению болезнями и вредителями /1, 3, 5, 8, 9/.

Подобно кинетину и бензиладенину, ССС задерживает разложение хлорофилла, ускоряет биосинтез белков и нуклеиновых кислот, способствует сохранению тургора благодаря повышенной водоудерживающей способности листьев и увеличению содержащейся в них прочно связанной воды /7/. Последнее очень важно для субтропических культур, в частности для граната, склонного к иссушению в зимне-весенний период под воздействием комплекса неблагоприятных факторов.

Цель настоящей работы заключалась в изучении влияния хлорхолинхлорида на устойчивость зимующих органов граната к отрицательным температурам и зимне-весеннему иссушению, в подборе оптимальной концентрации препарата и сроков обработки растений.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в 1977—1980 гг. на сортах граната Гюлоша Розовая, Кзыл Дона, Казаке, Кай Ачик Анор, Севильский, произрастающих в коллекционных насаждениях Никитского ботанического сада. Изучаемые сорта обрабатывали 1%-ным раствором хлорхолинхлорида в ноябре 1977, в январе и марте 1978, в феврале и марте 1979 г. Кроме того, в ноябре 1979 г. растения опрыскивали 0,5-, 1,0- и 1,5%-ными растворами ССС с целью выявления оптимальной концентрации препарата для данной культуры. Контролем служили растения, опрысканные водой, находящиеся в тех же условиях.

На контрольных и опытных растениях определяли: прирост однолетних побегов (биометрически), оводненность побегов (высушиванием навески при 150°C), водоудерживающую способность тканей /2/, морозостойкость побегов /10/.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На основании проведенных исследований установлено, что весенняя обработка (в марте) растений граната 1%-ным раствором хлорхолинхлорида замедляет рост однолетних побегов по сравнению с контролем. При этом степень влияния препарата на сорта различна. Так, у сорта Гюлоша Розовая контрольные побеги текущего года в конце июня 1978 г. были в два раза длиннее опытных (14,4 и 6,9 см соответственно). У сортов Кзыл Дона (27,1 и 22,6 см), Казаке (27,3 и 23,7 см) уменьшение прироста составило всего 4—5 см, а у сорта Кай Ачик Анор прирост контрольных и опытных побегов был одинаковым. Здесь проявились биологические особенности реакции сорта на действие экзогенного ретарданта.

Более сильное ингибирование ростовых процессов, отмеченное у сорта Гюлоша Розовая, для которого характерен растянутый по времени рост, способствует своевременному вступлению растений в состояние покоя, индуцирует отток пластических веществ в побеги, увеличивая тем самым содержание защитных веществ в зимующих органах и повышая устойчивость к морозу.

Регулируя процессы роста растений с целью своевременной его остановки, способствующей одревеснению побегов, развитию более глубокого состояния покоя и повышению морозостойкости, небезынтересно выявить особенности лигнификации у неодинаковых по морозоустойчивости сортов граната.

Изучение динамики лигнина после суммарной обработки побегов в марте 1978 г., феврале и марте 1979 г. показало, что, начиная со второй половины вегетации, количество лигнина в побегах увеличивается и достигает максимума в сентябре—ноябре в зависимости от сорта (табл. 1). Наблюдается некоторое увеличение количества лигнина у обработанных хлорхолинхлоридом растений сортов Севильский, Кай Ачик Анор и Кзыл Дона, однако к сентябрю эти различия сглаживаются. Зимостойкие сорта Казаке и Кзыл Дона отличаются от неустойчивых более интенсивным и ранним

началом лигнификации побегов. Уже в июле количество лигнина у них достигает 19—20% и держится в максимуме до декабря. Во второй половине декабря отмечен гидролиз лигнина, количество его в этот период снижается до 16%. К концу зимы его содержание в клетках побегов возрастает, то есть происходит обратный процесс превращения более простых форм в лигнин. Предполагается, что на морозоустойчивость большое влияние оказывает степень «раздревеснения» побегов: чем интенсивнее протекает этот процесс, тем больше образуется запасных веществ, повышающих защитные и приспособительные свойства растительного организма при действии экстремальных факторов.

Обработка побегов граната хлорхолинхлоридом в наших исследованиях ускоряет начало гидролиза лигнина по сравнению с контролем примерно на месяц. Это позволяет опытным растениям своевременно перестроить обмен веществ, переводя его на новый стационарный уровень, обеспечивающий максимум устойчивости в зимний период.

Наши исследования также свидетельствуют о положительном влиянии ССС на развитие водоудерживающих сил тканей однолетних побегов при обезвоживании (табл. 2).

Из данных таблицы следует, что при подсушивании побегов в течение 24 часов при 19—20°C и относительной влажности воздуха 55—60% изучаемые сорта отдают воду с различной скоростью. Интенсивнее всего испаряют воду зимостойкие сорта Гюлоша Розовая и Севильский. Они же больше других склонны к зимнему иссушению. В результате обработки ретардантом скорость отдачи воды снижается у всех сортов. Степень снижения водоотдачи в зависимости от сорта колеблется от 6,7 до 35%. При этом больший эффект от обработки препаратом проявляется на незимостойких сортах Гюлоша Розовая и Севильский. У зимостойких сортов Казаке и Кзыл Дона снижение водоотдачи под влиянием ССС составляет всего 7—9%.

Как правило, после воздействия на однолетние побеги отрицательной температурой содержание воды в их тканях снижается, при этом обработанные хлорхолинхлоридом растения сохраняют более высокий уровень оводненности по сравнению с контролем (табл. 2), что также свидетельствует о повышении их водоудерживающей способности. В результате общее содержание воды в опытных побегах выше, особенно у менее устойчивых сортов (табл. 2). Следовательно, чем устойчивее сорт, тем меньше действует на него

Таблица 1

Динамика лигнина в однолетних побегах граната, %

Сорт	Вариант опыта	1978 г.			1979 г.			1980 г.		
		Июль	Август	Сентябрь	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	
										Июль
Гюлоша Розовая	Контроль	16,9	17,2	19,2	19,1	17,3	17,3	17,1	17,8	
	ССС	17,1	18,2	19,4	18,9	17,3	18,1	18,1	18,2	
Кай Ачик Анор	Контроль	17,6	17,6	18,4	19,0	17,7	16,7	17,8	18,0	
	ССС	18,1	17,2	18,9	18,1	18,2	17,6	18,8	18,3	
Казаке	Контроль	19,2	19,1	19,7	19,1	18,0	18,1	18,3	18,0	
	ССС	19,1	19,0	19,4	18,8	17,7	17,9	18,2	18,6	
Кзыл Дона	Контроль	18,2	18,8	19,9	18,7	17,7	17,3	17,9	17,5	
	ССС	18,7	18,8	18,9	18,6	17,5	18,5	17,8	17,5	
Севильский	Контроль	16,5	19,5	18,7	19,5	16,8	18,2	18,2	18,0	
	ССС	17,0	19,9	18,7	18,7	17,2	18,5	17,7	17,3	

Таблица 2

Влияние хлорхлоридов на содержание общей воды и ее испарение в побегах граната

Сорт	Вариант опыта	Испарение воды побегами		Оводненность плодоносных побегов, %	Оводненность побегов в январе 1978 г., %	
		%	% контроля		до промораживания	после промораживания
Гюлоша Розовая	Контроль	18,2	76,3	44,5±0,2	43,5	41,2
	ССС	13,9		46,9±1,8	44,3	42,5
Кай Ачик Анор	Контроль	10,6	83,8	39,3±0,7	38,5	36,4
	ССС	9,1		41,0±0,6	36,9	35,7
Казак	Контроль	13,5	93,3	41,3±1,1	34,8	29,7
	ССС	12,6		44,6±0,9	43,4	42,5
Кзыл Дона	Контроль	14,8	91,2	49,6±0,5	41,5	40,1
	ССС	13,5		49,8±1,2	46,9	45,1
Севильский	Контроль	18,9	65,0	44,9±1,9	44,8	41,7
	ССС	11,7		48,2±1,2	45,6	43,3

применяемый препарат. Это подтверждается также в экстремальных условиях, например, при искусственном промораживании побегов граната (табл. 3).

Данные таблицы свидетельствуют о том, что промораживание однолетних побегов при -15°C в течение 24 часов вызывает значительные повреждения тканей, достигающие у отдельных сортов 30—100%. Особенно сильные повреждения отмечены у контрольных растений сортов Гюлоша Розовая и Севильский. Двукратная обработка растений (в ноябре 1977 и январе 1978 г.) 1%-ным раствором ССС оказала, в основном, положительное влияние на устойчивость их побегов к морозу. Однако степень повышения устойчивости разных сортов неодинакова. Так, обработанные хлорхлоридом побеги сорта Кай Ачик Анор при этой температуре не повреждались вовсе, у других же сортов повреждения тканей уменьшались по сравнению с кон-

Таблица 3

Повреждаемость побегов граната при искусственном промораживании

Сорт	Вариант опыта	Январь 1978 г., -15°C				Март 1979 г., -16°C			
		Сердце-вишня	Перимедулярная зона	Камбий	Корковая паренхима	Сердце-вишня	Перимедулярная зона	Камбий	Корковая паренхима
Гюлоша Розовая	Контроль	90	100	40	70	30	25	10	5
	ССС	50	40	30	40	0	0	0	0
Кай Ачик Анор	Контроль	30	70	30	50	30	40	25	10
	ССС	0	0	0	0	0	5	0	0
Казак	Контроль	40	50	15	20	0	0	0	0
	ССС	40	40	10	5	0	0	0	0
Кзыл Дона	Контроль	90	100	30	40	5	5	0	0
	ССС	25	50	20	40	0	0	5	5
Севильский	Контроль	100	100	40	50	10	15	10	0
	ССС	40	70	25	40	10	10	0	0

Повреждаемость однолетних побегов граната, обработанных хлорхлоридом, при искусственном промораживании в феврале 1980 г.

Сорт	Вариант опыта	Сердцевина	Перимедулярная зона	Камбий	Корвая паренхима
Севильский	Контроль	10	65	45	25
	0,5% ССС	30	60	20	15
	1,0% ССС	0	20	0	5
	1,5% ССС	5	15	0	0
Гюлоша Розовая	Контроль	45	55	40	25
	0,5% ССС	5	10	40	20
	1,0% ССС	10	10	20	20
	1,5% ССС	10	15	15	10
Кай Ачик Анор	Контроль	15	40	20	10
	0,5% ССС	15	10	20	5
Кзыл Дона	Контроль	10	20	30	20
	0,5% ССС	10	20	25	20
	1,0% ССС	0	5	15	10
	1,5% ССС	0	5	10	5
Казак	Контроль	10	10	5	5
	0,5% ССС	25	20	0	0
	1,0% ССС	5	5	0	0
	1,5% ССС	0	0	0	0

В основе механизма устойчивости лежит изменение направленности углеводного обмена в сторону увеличения растворимых фракций и повышение водоудерживающей способности или степени упорядоченности внутриклеточной воды тканей /5/. При этом степень повышения зимостойкости зависит от устойчивости сорта — чем менее устойчив сорт, тем больше эффект от применения ССС. Для изучаемых сортов граната оптимальными оказались концентрации ССС, равные 1,0 и 1,5%, применяемые в осенне-зимне-весенний период.

тролем, причем более заметно — у незимостойких Гюлоши Розовой и Севильского.

Аналогичные закономерности в действии препарата обнаружены и весной 1979 г. Растения изучаемых сортов промораживали в марте при -16° в течение четырех часов. Отмечены повреждения камбия, сердцевинны и перимедулярной зоны только у контрольных растений сортов Кай Ачик Анор, Севильский и Гюлоша Розовая. У опытного варианта этих сортов повреждения отсутствовали или значительно снизились (табл. 3).

Таким образом, положительное действие препарата на устойчивость однолетних побегов граната к отрицательным температурам проявляется независимо от времени обработки, при этом чем менее устойчив сорт, тем ощутимее эффект.

С целью выявления оптимальной концентрации хлорхлорида для изучаемых сортов была произведена осенняя обработка растений (в ноябре 1979 г.) 0,5-, 1,0- и 1,5%-ными растворами ССС. Искусственное промораживание плодородных побегов в феврале 1980 г. при -16° в течение 17 часов показало, что действие ССС продолжает проявляться спустя три месяца после опрыскивания растения (табл. 4). При этом даже самая низкая концентрация ССС, равная 0,5%, способствует повышению морозостойкости тканей однолетних побегов незимостойких сортов Севильский и Гюлоша Розовая.

Растения, обработанные 1%-ным раствором хлорхлорида, проявили более высокую устойчивость к морозу, чем контрольные и в варианте 0,5% ССС. Аналогичные результаты получены при опрыскивании растений 1,5%-ным раствором ССС. По-видимому, применение более высокой концентрации, чем 1,0% не имеет смысла.

Таким образом, обрабатывая растения граната ретардантом роста хлорхлоридом, можно повысить устойчивость зимующих органов к отрицательным температурам и зимнему иссушению.

Повышение устойчивости растительного организма при действии на него экзогенным регулятором связано с влиянием последнего на ростовые процессы, тесно сопряженные с наступлением глубокого покоя и степенью вызревания древесины. По мнению ряда авторов, ингибирующее действие ССС на рост объясняется прежде всего торможением включения гиббереллинов в ростовые процессы, а затем подавлением их биосинтеза /4, 11/.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баданова К. Н., Левина В. В. О влиянии гиббереллина и ретарданта CCC на засухоустойчивость ячменя. — Физиология растений, 1970, т. 17, вып. 3, с. 568—574.
2. Еремеев Г. Н., Лишук А. И. Отбор засухоустойчивых сортов и подвоев плодовых растений. Методические рекомендации. Ялта, 1974, с. 1—18.
3. Задонцев А. И., Пикуш П. Р., Гринченко А. Л. Хлорохлорид в растениеводстве. М.: Колос, 1973, 369 с.
4. Иванова И. А., Чайлахян М. Х. Влияние ретарданта CCC на содержание природных гиббереллинов у гороха. — Докл. Болгарской АН, 1968, т. 22, вып. 7, с. 795—798.
5. Капля А. В., Мороз Т. А., Тернавский А. И. Физиология действия ретардантов на плодовые культуры. Киев: Вища школа, 1978, 149 с.
6. Починок Х. Н. Методы биохимического анализа растений. Киев: Наукова думка, 1976, с. 150—152.
7. Савченко И. П., Соколов М. С., Селезнев В. Н. Возможности повышения засухоустойчивости растений химическими методами. — Сельское хозяйство за рубежом, 1968, № 12, с. 1—8.
8. Саркисова М. И., Погосян К. С., Чайлахян М. Х. Влияние ретарданта на рост и развитие виноградной лозы. — Бюл. журн. Армении, 1969, т. 22, № 5, с. 28—35.
9. Харания Н. Н. Влияние хлористого-2-хлорэтилтриметиламмония (CCC) на водный режим растений. — Физиология растений, 1967, т. 14, вып. 3, с. 630—636.
10. Яблонский Е. А., Елманова Т. С., Кучерова Т. П., Шолохов А. М. Методические рекомендации по комплексной оценке зимостойкости южных плодовых культур. Ялта, 1976, 24 с.
11. Dennis D. T., Upper C. D., West C. A. An enzymatic site of inhibition of gibberellin biosynthesis by AMO-1618 and other plant-growth retardants. — Plant. Physiol., 1965, v. 40, p. 948—952.

INCREASING POMEGRANATE ECOLOGICAL STABILITY BY MEANS OF CHLOROCHOLINECHLORIDE (CCC)

KUCHEROVA T. P.

Effects of CCC on the shoot vegetative growth of pomegranate, hydration and water-retention capacity of their tissues, lignification of shoots and frost resistance have been studied. It was stated that optimal dosages of this chemical (1,0 and 1,5%) suppressing the shoot growth hasten the starting point of lignin hydrolysis during the winter period and have the positive action on resistance of wintering organs to negative temperature action.

ИЗУЧЕНИЕ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ АБРИКОСА ПО КОМПЛЕКСУ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Т. П. КУЧЕРОВА, А. И. ЛИШУК,
кандидаты биологических наук;

А. М. ШОЛОХОВ,
кандидат сельскохозяйственных наук;

С. А. СТАДНИК,
кандидат биологических наук

Ускорение селекционного процесса, направленного на создание новых, высокопродуктивных, пригодных для возделывания в условиях недостаточного увлажнения сортов плодовых культур, в значительной мере зависит от знания биологических и физиолого-химических особенностей исходного материала. В связи с этим особое значение имеет изучение особенностей обмена веществ, определяющих устойчивость сортов к засухе в летний период, и совершенствование методов диагностики.

Цель настоящего исследования заключалась в изучении особенностей водного режима, фотоиндуцированного свечения и биоэлектрической реакции листьев абрикоса в связи с их устойчивостью к засухе.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования служили сорта абрикоса Шалах, Самаркандский Ранний и одиннадцать их гибридов (1/26, 1/30, 1/44, 2/50, 2/54, 2/56, 2/58, 2/60, 2/62, 2/64), произрастающие в Степном отделении Никитского ботанического сада. Пробы листьев для анализов отбирали с мая по сентябрь один—два раза в месяц с 1978 по 1980 г. Во время взятия проб с помощью психрометра измеряли температуру и относительную влажность воздуха. Общее содержание воды в тканях листьев отобранных образцов устанавливали в лабораторных условиях путем высушивания навески при 105°. Кроме того определяли водоудерживающую способность /1/, реальный водный дефицит /5/, количество крахмала /4/. Интенсивность транспирации измерялась с помощью электронного транспирометра и выражалась в относительных единицах; температурная устойчивость определялась с помощью фотоиндуцированного свечения /2/, биоэлектрическая активность — по методике С. А. Стадника и Г. А. Боберского /3/.

Сорт, гибрид	26 мая	9 июня	2 июля	14 июля
Шалах	60,7±0,2	71,6±0,4	70,3±0,8	69,2±0,7
Самаркандский Ранний	69,1±0,5	71,3±0,6	68,6±1,4	64,8±0,6
1/26	66,8±0,3	70,5±0,6	69,2±1,6	65,5±2,0
1/30	67,6±1,5	72,6±0,9	71,8±1,1	69,8±2,0
1/44	68,9±0,9	71,0±0,6	68,6±0,7	67,3±1,1
2/50	71,4±1,5	72,9±0,7	70,3±0,2	70,5±0,06
2/52	68,5±1,1	71,5±1,0	66,4±0,6	66,8±1,0
2/54	65,6±2,4	73,3±0,9	71,1±0,9	69,0±0,7
2/56	72,1±1,7	73,2±0,5	69,0±0,5	65,6±0,6
2/58	69,6±0,9	71,6±0,4	68,3±1,1	64,5±0,05
2/60	70,6±0,9	71,5±1,5	67,3±0,6	64,5±0,7
2/62	71,4±0,4	74,2±0,6	70,8±0,0	63,7±1,5
2/64	72,2±0,4	72,8±0,2	67,3±0,7	65,9±0,8

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

На основании проведенных исследований установлен одинаковый характер оводненности листьев изучаемых сортов и их гибридов в течение вегетационного сезона — обнаружена тенденция к снижению уровня оводненности листьев от весны к осени в связи с изменением физиологического состояния тканей и метеорологических условий среды. При этом, с июня по октябрь родительский сорт Шалах отличался от Самаркандского Раннего более высоким уровнем оводненности: в среднем за этот период содержание воды в листьях у него составляло 68, а у Самаркандского Раннего — 64%. В отдельные месяцы эта разница увеличивалась до 10%. Гибриды 2/50 и 2/62 по данному показателю приближались к сорту Шалах; 1/26, 1/30, 1/44, 2/52, 2/56 и 2/60 — к сорту Самаркандский Ранний; гибриды 2/54, 2/58 и 2/64 занимали промежуточное положение (табл. 1).

Обнаружена довольно тесная прямая зависимость между интенсивностью испарения воды листьями изучаемых сор-

24 июля	12 августа	2 сентября	15 сентября	30 сентября	Средняя
61,7±1,4	66,4±1,4	64,9±0,4	64,9±0,4	62,8±0,5	67,6
62,0±2,0	61,8±0,5	60,6±0,9	54,9±1,5	60,2±0,6	63,7
56,6±1,4	56,3±1,3	60,9±0,4	55,6±1,6	60,9±0,1	62,4
60,7±1,1	61,2±0,5	62,3±1,5	54,4±1,5	60,6±1,7	64,5
64,5±2,0	59,0±1,1	60,9±2,0	56,8±1,1	60,7±0,15	64,1
66,4±0,4	62,5±1,9	61,2±1,0	62,7±0,9	65,5±0,7	67,0
67,7±1,9	57,8±1,3	61,7±1,8	56,6±1,1	61,1±1,1	63,1
62,1±0,4	57,8±1,3	63,5±0,9	64,8±1,1	62,0±1,0	65,4
60,1±0,8	58,4±0,4	59,0±0,6	61,3±0,4	59,0±2,4	64,1
63,3±0,2	62,8±0,6	60,9±1,7	60,8±0,2	63,2±0,8	65,0
61,5±1,1	59,8±1,0	59,9±1,0	59,9±1,7	63,1±1,4	64,2
64,5±1,5	60,6±1,1	62,1±0,7	65,3±1,6	63,9±1,1	66,2
59,1±0,2	59,7±0,7	61,6±0,4	62,4±1,5	62,8±1,5	64,8

тов и гибридов и температурой воздуха. Максимум транспирации отмечался в июле, когда температура достигала 26—27°C, а относительная влажность воздуха находилась в пределах 32—38%. При этом у сортов Шалах и Самаркандский Ранний наблюдалась повышенная скорость отдачи воды как в период максимума, так и в течение всего периода исследований по сравнению с гибридами. Среди гибридов повышенной транспирацией отличались 1/44, 2/50 и 2/62.

Водоудерживающая способность (ВС) тканей является одним из основных показателей водного режима, характеризующих способность растений переносить длительное обезвоживание. Изучаемые сорта Шалах и Самаркандский Ранний, несмотря на сравнительно высокий уровень оводненности листьев в начале вегетации, резко различаются между собой по способности удерживать воду при завядании. Так, у сорта Шалах в течение всего периода исследования водоудерживающая способность была в три раза выше, чем у сорта Самаркандский Ранний. Гибриды 1/30, 1/44, 2/56

и 2/58 по способности удерживать воду при длительном завядании приближаются к родительскому сорту Шалах; гибриды 2/52, 2/54, 2/64 — к сорту Самаркандский Ранний. Остальные занимают промежуточное положение.

Большие различия между родительскими формами и гибридами обнаружены по силе влияния температурного фактора на водоудерживающую способность листьев. Например, у сорта Шалах и гибридов 1/30, 2/50, 2/64 показатель силы влияния температуры на величину ВС равен 70—96%, у Самаркандского Раннего и гибридов 1/26, 2/52 — всего 43—50%. Это свидетельствует о более тесной сопряженности физиологических процессов с факторами окружающей среды у засухоустойчивых растений. Так, несмотря на одинаковый характер динамики водоудерживающей способности у изучаемых сортов и гибридов, в период усиления действия экстремальных факторов сорт Шалах и близкие к нему гибриды сохраняют довольно высокий уровень ВС. В результате и водный дефицит у них незначителен (табл. 2, 3). Величина реального водного дефицита у сорта Самаркандский Ранний и гибридов 1/26, 2/52, 2/54 примерно в два — три раза выше, чем у Шалаха.

От состояния водного режима растений в наиболее жаркий период лета зависит скорость и направленность основных процессов жизнедеятельности растительного организма. Резкие изменения в ходе этих процессов нарушают равновесие между гидролитическими и синтетическими реакциями в растении, о чем свидетельствуют динамика содержания крахмала, его синтез и гидролиз в исследуемый период (табл. 4).

Из данных таблицы видно, что в среднем за весь период исследования изучаемые сорта и гибриды содержат 0,3—0,4% крахмала, однако динамика его в эти месяцы различная. Сорт Шалах отличается от Самаркандского Раннего тем, что в наиболее жаркий период лета (июль—август) синтетические процессы преобладают у него над гидролитическими, и максимальное содержание крахмала наблюдается именно в этот период. У Самаркандского Раннего этот максимум смещен на более благоприятные периоды вегетации — конец мая и вторую половину сентября; в июле—августе у него отмечается гидролиз крахмала. Это совпадает с возрастанием водного дефицита листьев, ослаблением способности удерживать воду, с ухудшением общего физиологического состояния растений.

Таблица 2

Динамика водоудерживающей способности листьев абрикоса, % воды, оставшейся после завядания (1980 г.)

Сорт, гибрид	26 мая	9 июня	2 июля	14 июля	24 июля	12 августа	2 сентября	15 сентября	30 сентября
Шалах	56,4	52,9	38,7	27,1	28,4	24,7	30,3	24,7	19,5
Самаркандский Ранний	64,3	21,4	10,4	5,0	5,0	0,6	15,0	1,1	4,4
1/26	57,8	50,1	27,8	22,7	4,2	8,8	14,3	10,7	11,0
1/30	60,1	48,0	36,3	34,7	13,0	17,3	26,7	21,9	18,8
1/44	58,8	53,0	27,8	30,6	21,1	7,4	23,3	16,4	11,7
2/50	59,6	54,3	25,4	26,7	16,3	16,9	5,6	17,4	7,3
2/52	63,1	48,5	19,7	16,3	5,4	3,0	13,9	4,2	7,4
2/54	60,5	49,8	23,2	22,4	8,1	0,7	10,6	12,2	5,7
2/56	58,1	57,5	28,5	14,3	9,9	3,8	8,9	10,9	5,9
2/58	54,1	52,6	28,6	15,2	22,7	8,8	21,1	16,1	17,0
2/60	54,6	49,3	13,2	10,0	12,2	10,8	9,5	10,7	10,7
2/62	58,7	55,7	27,4	15,0	14,7	2,7	3,2	8,2	6,1
2/64	61,2	34,0	7,8	8,2	0,7	0,8	6,4	8,0	7,9

Таблица 3

Водный дефицит листьев абрикоса, % на сухое вещество (1980 г.)

Сорт, гибрид	2 мая	9 июля	2 июля	14 июля	24 июля	12 августа	2 сентября	15 сентября
Шалах	15,2	4,0	8,6	3,4	7,0	7,0	4,2	4,0
Самаркандский Ранний	15,8	12,1	17,0	7,4	14,9	17,0	14,1	27,0
1/26	27,3	19,0	15,0	18,4	24,5	14,2	4,7	22,4
1/30	16,9	9,1	10,0	6,1	13,7	12,3	10,0	21,3
1/44	12,1	7,2	17,2	12,5	12,5	11,7	7,3	3,6
2/50	12,6	11,6	14,0	14,4	13,7	14,7	11,4	10,8
2/52	22,1	7,9	10,4	14,0	21,6	15,0	21,5	15,0
2/54	31,4	8,9	—	23,6	13,9	17,6	9,1	4,2
2/56	10,6	8,2	7,8	8,6	12,2	12,1	16,4	12,0
2/58	26,0	13,3	14,1	13,1	8,9	12,2	13,4	13,0
2/60	4,3	13,6	14,7	9,5	16,1	9,0	3,7	3,7
2/62	1,5	3,3	5,8	18,0	10,8	22,4	11,4	10,5
2/64	8,4	8,6	6,1	6,1	20,5	6,9	6,2	6,8

Таблица 4

Содержание крахмала в листьях абрикоса, % на сухое вещество (1980 г.)

Сорт, гибрид	25 мая	9 июля	2 июля	14 июля	24 июля	12 августа	2 сентября	15 сентября	30 сентября
Шалах	0,3	0,59	0,10	0,25	0,81	0,56	0,11	0,21	0,20
Самаркандский Ранний	0,8	0,24	0,42	0,19	0,17	0,37	0,21	0,47	0,69
1/26	1,3	0,19	0,20	0,20	0,14	0,23	0,15	0,33	0,31
1/30	1,5	0,16	0,21	0,14	0,13	0,22	0,15	0,37	0,80
1/44	0,7	0,17	0,16	0,15	0,12	0,19	0,09	0,25	0,40
2/50	0,3	0,18	0,19	0,32	0,47	0,35	0,13	0,31	0,32
2/52	1,5	0,21	0,50	0,17	0,32	0,37	0,20	0,37	0,29
2/54	1,2	0,15	0,48	0,19	0,43	0,37	0,23	0,44	0,45
2/56	1,2	0,15	0,40	0,18	0,32	0,24	0,10	0,29	0,30
2/58	1,7	0,10	0,23	0,26	0,26	0,34	0,16	0,23	0,34
2/60	0,9	0,11	0,48	0,34	0,32	0,50	0,17	0,40	0,37
2/62	0,7	0,10	0,37	0,34	0,28	0,42	0,15	0,38	0,47
2/64	0,3	0,11	0,63	0,33	0,33	0,26	0,20	0,42	0,44

Изменение амплитуды БЭР листьев абрикоса в процессе завядания, мВ

Время завядания, час.	Сорт, гибрид												
	Шалах	Самаркандский Ранний	1/26	1/30	1/44	2/50	2/52	2/54	2/56	2/58	2/60	2/62	2/64
Меходный уровень	15	22	8	30	31	9	21	16	29	31	24	27	14
4	39	27	53	37	45	37	34	36	35	37	29	42	39
21	24	2	19	23	46	6	1	1	14	29	3	7	11
27	7	0	0	6	30	0	1	1	0	12	0	0	0

Гибриды 2/50, 2/62 и 2/64 по характеру динамики крахмала в весенне-летний период сходны с сортом Шалах: у них в наиболее жаркий период лета синтетические процессы преобладают над гидролитическими. Динамика крахмала у гибридов 1/26, 1/30, 1/44, 2/52, 2/54, 2/56 и 2/58 такая же, как у сорта Самаркандский Ранний, то есть при ухудшении условий произрастания количество крахмала уменьшается у них в пять—восемь раз по сравнению с исходным уровнем.

Изучение биоэлектрических процессов в листьях абрикоса показало, что амплитуда биоэлектрической реакции (БЭР) насыщения при температуре отделенных листьев 20—22°C составляет 10—30 мВ. Изменение ее при нарастающем обезвоживании имеет двухфазный характер: первая фаза заключается в увеличении амплитуды ответов по отношению к начальным значениям, вторая—в ее уменьшении вплоть до полного подавления. Указанные закономерности сохраняются в течение всего вегетационного сезона. Следует отметить, что в процессе обезвоживания родительские сорта Шалах и Самаркандский Ранний значительно различаются по амплитуде БЭР. Так, Шалах в отличие от Самаркандского Раннего при завядании дольше сохраняет амплитуду

БЭР на высоком уровне. Гибриды при обезвоживании разделялись на три группы: 1/30, 1/44, 2/58 близки к сорту Шалах; 2/52, 2/54, 2/64—к Самаркандскому Раннему; остальные составили промежуточную группу. Наиболее четкие индивидуальные особенности исследованных форм абрикоса проявились во вторую половину вегетации (табл. 5).

Сверхслабое свечение листьев абрикоса свидетельствует о довольно высоком пороге их температурной устойчивости, лежащем в интервале 49—50°C в начале вегетации. По мере закалки термоустойчивость листового аппарата повышается, достигает максимума в июле—августе (53—54°), после чего вновь снижается в среднем до 50°C. При этом различия между родительскими сортами незначительны (в пределах 1°). Среди гибридов повышенной устойчивостью к высоким температурам отличаются 1/30, 1/44, 2/64.

В Ы В О Д Ы

На основании изучения комплекса физиологических показателей установлены существенные различия между исходными родительскими сортами Шалах и Самаркандский Ранний, позволяющие дать оценку их устойчивости к засухе: засухоустойчивый сорт Шалах в отличие от менее устойчивого Самаркандского Раннего характеризуется высокой вододерживающей способностью листьев (в среднем за вегетационный период ВС у Шалаха около 40%, у Самаркандского Раннего— всего 13%); величина реального водного дефицита у Шалаха, наоборот, в два раза ниже, чем у Самаркандского Раннего; синтез крахмала в листьях сорта Шалах не прекращается в жаркое время; тогда как у Самаркандского Раннего в этот период отмечается гидролиз. Биоэлектрическая реакция, отражающая общее физиологическое состояние растения, остается на более высоком уровне при обезвоживании у сорта Шалах. Все это обеспечивает более высокий уровень устойчивости его листового аппарата к действию засухи. Для гибридов 1/30, 1/44, 2/50, 2/56, 2/62 и 2/64 характерны аналогичные закономерности, обуславливающие сравнительно высокую их засухоустойчивость.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Еремеев Г. Н., Лищук А. И. Отбор засухоустойчивых сортов и подвоев плодовых растений. Методические рекомендации. Ялта, 1974.

2. Лишук А. И., Ильницкий О. А. Использование метода фотондуцированной хемилюминесценции для изучения жаростойкости плодовых растений. — Сельскохозяйственная биология, 1976, № 6, т. 11.

3. Стадник С. А., Боберский Г. А. Биозлектрическая реакция растений на импульсное температурное воздействие. — Бюл. Никит. ботан. сада, 1976, вып. 1 (29).

4. Ястрембович Н. М., Калинин Ф. Л. Определение углеводов и растворимых соединений азота в одной навеске растительного материала. — Труды УкрНИИ физиологии растений, 1962, вып. 23.

5. Stocker O. L. Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten und Salzpflanzen. — Bot. Abhandl., 1928, 13.

STUDY OF APRICOT DROUGHT-RESISTANCE ACCORDING TO THE COMPLEX OF PHYSIOLOGICAL FEATURES

KUCHEROVA T. P., LISHCHUK A. I., SHOLOKHOV A. M., STADNIK S. A.

Special features of water regime, bioelectrical response and photo-induced luminescence of leaves in apricot cultivars Shalakh, Samarkandskiy Rannyi and their hybrids have been studied. Based on the established natural regularities, drought-resistant hybrids 1/30, 1/44, 2/50, 2/56, 2/62, 2/64 have been selected which have inherited from the parental variety Shalakh several physiological characters: higher ability of tissues to retain water at dehydration, a slight value of real water deficiency, high conjugation degree between water-retention capacity and air temperature, prevalence of synthetic processes over the hydrolytic ones during the hottest summer period etc.

ИЗУЧЕНИЕ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ КОСТОЧКОВЫХ ПЛОДОВЫХ КУЛЬТУР В УСЛОВИЯХ ВЕГЕТАЦИОННОГО ОПЫТА

А. И. ЛИЩУК,
кандидат биологических наук

Изучить устойчивость растений к недостаточному увлажнению на фоне действия высокой температуры и инсоляции, низкой относительной влажности воздуха и выделить устойчивые виды и сорта — актуальная задача. Особенно острой является необходимость оценки коллекционного и нового селекционного материала на начальных этапах роста и развития растений, что позволит в раннем возрасте отобрать

лучшие сорта. Дать ускоренную оценку сортов позволяет изучение растений в вегетационном опыте с имитацией засухи /3—5/. Одновременно с существующими методами изучения засухоустойчивости нами применена новая методика, согласно которой можно определять динамику водного режима на целых растениях на фоне прогрессирующей засухи.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводились на трех—шестилетних саженцах сортов абрикоса Олимп, черешни Биггаро Гоше и алычи Калиновка (1976 г.); алычи Кизилташская Ранняя и черешни Ранняя Зорька (1979 г.); абрикоса Шалах и Нарядный (1979 г.), произрастающих в вегетационных сосудах емкостью 40—60 кг. В начале опыта поверхность вегетационных сосудов плотно закрывали полиэтиленовой пленкой с целью предотвращения попадания влаги при осадках и ее испарения с поверхности почвы. Почвенную засуху создавали путем прекращения полива до появления признаков видимого завядания. Влажность почвы в сосудах определяли весовым методом (почвенные образцы высушивали в термостате), ее снижение дополнительно контролировали путем взвешивания вегетационных сосудов. Интенсивность транспирации измеряли с помощью электронного транспирометра и выражали в относительных единицах. Интенсивность газообмена определяли по методике В. Л. Вознесенского /1/. Относительную скорость транспорта воды в ксилеме однолетних побегов (v) регистрировали по методике В. Г. Карманова /2/, изменения диаметра побегов (d) — по методике О. А. Ильницкого /4/. Непрерывная регистрация изменения относительной скорости водного транспорта в ксилеме велась на многоканальном самописце типа КСП-4. Датчики устанавливали на одно—двухлетних побегах нижних и верхних ярусов кроны. Размещение датчиков на молодых побегах связано с тем, что они менее одревесневшие, и это повышает чувствительность измерений. Регистрация датчиками водного тока проводилась круглосуточно в течение всего опыта. Длительность опыта обычно составляла 10—15 суток.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В вегетационном опыте (июль 1979 г.) при снижении влажности почвы уменьшается оводненность листьев и интенсивность транспирации (табл. 1). Для опыта были взяты

сорта, резко не различающиеся по засухоустойчивости, и в условиях вегетационного опыта эти различия оказались несущественными. После завядания проведен полив растений, что способствует восстановлению оводненности листьев и интенсивности транспирации у обоих сортов до первоначальных показателей. При повторном обезвоживании (снижении влажности почвы) оводненность листьев и интенсивность транспирации снижаются, при снижении влажности почвы ниже 10% (на сухую массу) транспирация полностью прекращается.

Таблица 1

Зависимость оводненности и транспирации листьев абрикоса от влажности почвы в вегетационных сосудах при искусственной засухе (1979 г.)

Дата (июль)	Влажность почвы, проц. сухой массы		Оводненность листьев, проц. сырой массы		Интенсивность транспирации листьев, отн. ед.	
	Нарядный	Шалах	Нарядный	Шалах	Нарядный	Шалах
9	40,0	39,2	64,8	64,8	7,3	4,5
11	20,1	19,5	63,5	63,1	3,5	2,5
13	11,6	18,5	64,1	63,3	—	—
16	30,9	34,0	65,1	65,6	7,2	7,1
20	12,2	14,3	53,0	56,8	0,4	0,6
23	8,5	10,3	44,4	51,5	0,0	0,0

Следовательно, у равных по засухоустойчивости сортов показатели водного обмена, определенные различными методами, в условиях вегетационного опыта очень близки. Это дает возможность проводить оценку сортов на ранних этапах их роста в контролируемых условиях.

Одновременно изучали водный обмен и засухоустойчивость сортов алычи Кизилташская Ранняя и черешни Ранняя Зорька, резко не различающихся по засухоустойчивости, также с использованием датчиков измерения скорости водного тока в ксилеме побегов и их диаметра.

На рис. показано изменение водного обмена у алычи Кизилташская Ранняя и черешни Ранняя Зорька при влажности почвы 17—19% сухой массы. Показано, что относительная скорость водного тока в побегах алычи, низкая

в утреннее время, с повышением температуры значительно возрастает, а в вечернее время резко падает. Причем ход относительной скорости водного тока практически полностью следует за ходом температуры воздуха. Относительная скорость водного тока в побегах черешни также возрастает в течение дня, снижаясь к вечеру. Однако у черешни наблюдается более плавный ход относительной скорости водного тока, чем у алычи. Диаметр побегов у алычи и черешни в течение дня изменяется: противофазно изменениям скорости водного тока в них.

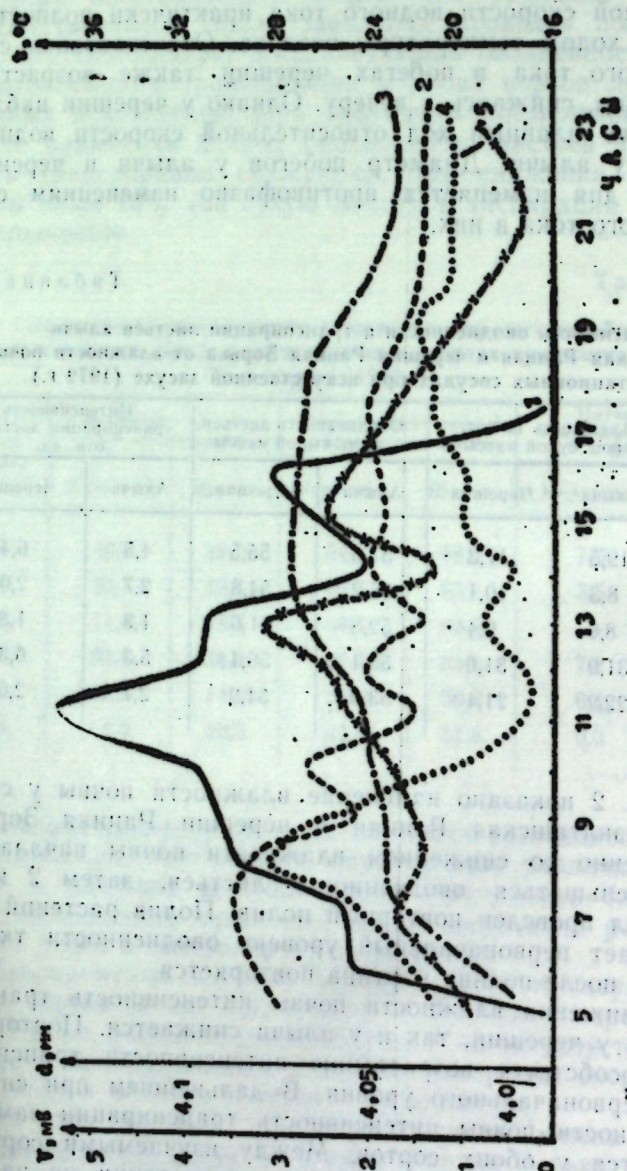
Таблица 2

Зависимость оводненности и транспирации листьев алычи Кизилташская Ранняя и черешни Ранняя Зорька от влажности почвы в вегетационных сосудах при искусственной засухе (1979 г.)

Дата	Влажность почвы, проц. сухой массы		Оводненность листьев, проц. сырой массы		Интенсивность транспирации листьев, отн. ед.	
	Алыча	Черешня	Алыча	Черешня	Алыча	Черешня
20.VI	19,5	17,3	57,5	55,5	4,5	6,4
25.VI	8,3	10,1	55,2	54,8	2,7	2,0
27.VI	8,6	9,4	52,8	51,6	1,3	1,8
2.VII	31,9	31,0	55,1	56,4	5,3	6,3
6.VII	22,2	21,4	53,9	54,9	2,7	2,6

В табл. 2 показано изменение влажности почвы у сорта алычи Кизилташская Ранняя и черешни Ранняя Зорька. Одновременно со снижением влажности почвы начала заметно уменьшаться оводненность листьев, затем 2 июля 1979 г. был проведен повторный полив. Полив растений восстанавливает первоначальный уровень оводненности тканей листьев, и после полива картина повторяется.

При снижении влажности почвы интенсивность транспирации как у черешни, так и у алычи снижается. Повторный полив способствует возрастанию интенсивности транспирации до первоначального уровня. В дальнейшем при снижении влажности почвы интенсивность транспирации заметно уменьшается у обоих сортов. Между изучаемыми сортами резких различий в интенсивности транспирации не наблюдалось, хотя у черешни она была несколько выше.



Динамика водного обмена алычи сорта Кизилташская Ранняя и черешни Ранняя Зорька 25 июня 1979 г.: величина относительной скорости водного тока в побегах алычи (1) и черешни (2); диаметр побегов алычи (3) и черешни (4); температура воздуха (5).

Таблица 3

Интенсивность процессов газообмена у косточковых пород при обезвоживании в условиях вегетационного опыта (1976 г.)

Дата	Оводненность листьев, % сырой массы	Интенсивность фотосинтеза, отн. ед.	Интенсивность дыхания, отн. ед.
Абрикос Олимп			
27.IX	64,0±0,8	0,48	0,48
30.IX	60,4±0,4	1,00	1,20
1.X	61,4±0,7	0,45	0,86
Черешня Биггаро Гоше			
27.IX	56,0±0,2	1,00	0,75
30.IX	54,1±0,9	0,95	0,90
1.X	54,6±0,9	0,66	0,60
Алыча Калиновка			
27.IX	58,8±1,1	1,50	1,80
30.IX	54,9±0,3	2,00	2,40
1.X	49,3±0,8	1,25	2,70

Таким образом, показано, что у сортов черешни Ранняя Зорька и алычи Кизилташская Ранняя в условиях засухи оводненность тканей и интенсивность транспирации изменяются практически в равной степени. Это свидетельствует о том, что устойчивость указанных сортов к недостатку влаги практически одинакова.

В табл. 3 показано изменение процесса газообмена у сортов абрикоса, черешни и алычи в вегетационном опыте при завядании. При снижении оводненности листьев вначале интенсивность фотосинтеза у абрикоса и алычи возрастает, а у черешни остается на уровне контроля. В дальнейшем даже без снижения оводненности листьев интенсивность фотосинтеза заметно уменьшается у всех изучаемых сортов.

Интенсивность дыхания при завядании очень существенно возрастает у абрикоса, снижается у алычи и немного

повышается у черешни. Затем у абрикоса и черешни она начинает снижаться, тогда как у алычи возрастает. Последнее связано с тем, что в данном опыте оводненность листьев алычи снизилась более чем на 9% (на сырую массу), и увеличение интенсивности дыхания явилось защитной реакцией на обезвоживание.

Из указанных культур наиболее приспособленными к засухе оказался абрикос. У абрикоса в начале завядания интенсивность фотосинтеза возрастает в два раза, а в конце опыта остается на уровне контроля, тогда как у черешни интенсивность фотосинтеза при завядании начинает уменьшаться, а у алычи вначале немного увеличивается, а затем снижается при значительном росте интенсивности дыхания.

Таким образом, используя датчики для измерения скорости водного тока в ксилеме однолетних побегов и их диаметра у плодовых косточковых культур на ранних этапах их роста в контролируемых условиях (вегетационный опыт), а также дополнительно измеряя ряд физиологических показателей в условиях различной влагообеспеченности, можно оценивать устойчивость сортов к недостаточному увлажнению.

Характерной особенностью данных опытов является то, что регистрация водного тока в побегах при различной обеспеченности водой ведется круглосуточно и регистрируется на самописце. Это позволяет изучить зависимость транспирации от внешних факторов среды и определить адаптационные возможности растений в условиях почвенной и воздушной засухи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вознесенский В. Л. Кондуктометрический прибор для измерения фотосинтеза и дыхания в полевых условиях. М.: Наука, 1971.
2. Карманов В. Г., Рябова Е. П. Прибор для регистрации относительных измерений скорости водного тока по растению. Сборник трудов по агроэкономической физике. Вып. 16. Л., 1968, с. 81—87.
3. Лишук А. И., Радченко С. С., Ильницкий О. А. Динамика водного обмена плодовых культур в условиях водного дефицита. Бюл. Никит. ботан. сада, 1980, вып. 1, с. 73—75.
4. Ильницкий О. А., Радченко С. С., Баранецкий В. А. Устройство для автоматического управления поливом. А. с. № 1017230, (СССР) от 14.01.1983 г. Оpubл. в БИ № 19, 1983.
5. Радченко С. С. Физиологические основы автоматического управления водным режимом растений. Автореф. дис. на соиск. ученой степени канд. биол. наук. Л., 1972, 24 с.

STUDY OF DROUGHT-RESISTANCE OF STONE FRUIT CROPS UNDER CONDITIONS OF A VEGETATION EXPERIMENT

LISHCHUK A. I.

On the basis of using sensors for determining water flow rate in xylem of shoots and measuring their diameter, and also several parameters, an approach to studying water metabolism and drought-resistance of stone crops (apricot, sweet cherry, mirobalan) in early stages of growth and development of noted plants under conditions of vegetation experiment is substantiated.

ЗАВИСИМОСТЬ ВОДНОГО РЕЖИМА КЛЕМАТИСОВ ОТ ГИДРОТЕРМИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ СРЕДЫ

Т. В. ФАЛЬКОВА,

кандидат биологических наук;

Д. И. ФУРСА,

кандидат географических наук;

В. П. ФУРСА; Е. А. ДОНЮШКИНА

Род клематис (Clematis) семейства лютиковых (Ranunculaceae Juss.) объединяет около 250 видов и более 2000 разновидностей и сортов /4/. Благодаря богатству и разнообразию окраски цветков, жизненных форм, размеров, ритмов цветения, клематисы нашли широкое применение в зеленом строительстве /1, 3, 4/. Однако, в районах засушливого юга клематисы могут страдать от пересыхания и перегрева почвы /2, 4, 7/, и культура их здесь перспективна только в условиях полива. Для организации рационального полива необходимо знать, как влияют гидротермические условия среды на водный режим растений. Цель настоящей работы — выяснение зависимости водного режима мелкоцветковых видов клематиса от температуры и влажности почвы и воздуха.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования служили 7—10-летние растения 13 видов клематиса, растущие на экспериментальном участке в Никитском ботаническом саду в условиях полива и без него. Из исследованных видов *Clematis vitalba* L. и *C. inte-*

grifolia являются представителями флоры Крыма, остальные интродуцированы из Южнопалеарктической, Средиземноморской, Восточноазиатской, Центральноазиатской и Североамериканской флористических областей. Среди них пять древесных форм (*C. vitalba* L., *C. virginiana* L., *C. viticella* L., *C. serratifolia* Rehd., *C. flammula* L.), три кустовых (*C. heracleifolia* DC., *C. integrifolia* L., *C. recta* L.) и пять плетистых полукустарников [*C. ispaganica* Boiss., *C. mandshurica* Rupr., *C. orientalis* L. *C. songarica* Bunge, var. *asplenifolia* Trautv., *C. tangutica* (Maxim.) Korsch].

Состояние водного режима растений характеризовалось величиной и стабильностью общей и относительной оводненности листьев и их водным дефицитом, которые определяли общепринятыми методами /8/. Стабильность водного режима оценивали коэффициентом варьирования (С) относительной оводненности листьев различных ярусов /9/. Температуру и влажность почвы и воздуха измеряли по методике, утвержденной Государственным комитетом по гидрометеорологии и контролю природной среды СССР /10, 11/. Листья для анализа отбирали в 10—11 час. с апреля по октябрь один—два раза в неделю. Работа проведена в отделе физиологии растений Никитского ботанического сада в 1977—1983 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Процесс развития растительного организма осуществляется по принципу поддержания гомеостаза. Особенно большое значение для растений в засушливых условиях имеет постоянная оводненность тканей, стабильность водного режима /5/.

В течение вегетационного периода оводненность и водный дефицит листьев различных ярусов претерпевали существенные изменения (табл.). У некоторых видов (*C. integrifolia*, *C. tangutica* и других) реальный водный дефицит листьев при действии повышенных температур, сухости почвы и воздуха приближался по величине к сублетальному или даже превышал его, вследствие чего листья подвядали, желтели и усыхали. В зависимости от характера корневой и свойств проводящей систем, анатомического строения листьев и других биологических особенностей те или иные виды клематисов имели различную стабильность водного режима (табл.). Наиболее стабильный водный режим ($C < 9,0\%$) отмечен у

C. vitalba и *C. orientalis*, отличающихся стержневой и стержневетвистой корневой системой, уходящей вглубь на 55—70 см. Наименее стабилен водный режим листьев ($C = 17,8 \div 21,9\%$) у *C. integrifolia* со слабо развитой мочковатой корневой системой, проникающей на глубину 28—30 см.

Для выделения факторов, снижающих стабильность водного режима клематисов, был проведен корреляционный анализ, в результате которого выяснилось, что наибольшее влияние на относительную оводненность и водный дефицит

Изменение оводненности листьев клематисов в условиях Южного берега Крыма

Вид, жизненная форма	Тип и глубина залегания корневой системы, см	Ярус листьев	Пределы колебаний		Коэффициент варьирования относительной оводненности листьев, %
			общей оводненности листьев, г H ₂ O на 1 г сухого вещества	относительной оводненности листьев, %	
<i>C. vitalba</i> КЛ	СВ 55—60	Нижний	4,85—2,88	100—68	8,1
		Средний	4,20—1,87	100—69	8,6
		Верхний	2,52—1,52	100—75	6,8
<i>C. orientalis</i> КЛ	С 60—70	Нижний	7,43—4,38	100—70	8,2
		Средний	4,95—3,01	100—68	8,9
<i>C. heracleifolia</i> ПП	СВ 35—40	Нижний	4,48—2,35	100—68	8,3
		Средний	3,02—1,75	100—65	9,2
<i>C. flammula</i> КЛП	М 32—35	Нижний	5,59—2,67	100—64	9,3
		Средний	3,33—1,79	100—57	11,1
<i>C. viticella</i> КЛ	М 32—35	Нижний	4,54—2,31	100—61	11,2
		Средний	3,43—2,07	100—60	10,6
		Верхний	2,49—1,73	100—69	
<i>C. songarica</i> var. <i>asplenifolia</i> КП	С 50—60	Нижний	6,30—3,98	100—77	6,1
		Средний	5,48—2,14	100—64	11,2
<i>C. virginiana</i> КЛ	СВ 50—60	Нижний	5,38—2,41	100—63	10,5
		Средний	2,49—1,56	100—57	13,8
<i>C. mandshurica</i> ПТ	М 25—30	Нижний	5,25—2,05	100—61	10,3
		Средний	3,08—1,60	100—48	14,6

Вид, жизненная форма	Тип и глубина залегания корневой системы, см	Ярус листьев	Пределы колебаний		Коэффициент варьирования относительной оводненности листьев, %
			общей оводненности листьев, г Н ₂ O на 1 г сухого вещества	относительной оводненности листьев, %	
<i>C. recta</i> ПТ	М 25—30	Нижний	4,59—2,22	100—66	9,2
		Средний	3,10—1,86	100—58	14,0
		Верхний	2,18—1,51	100—67	12,3
<i>C. serratifolia</i> КЛ	С 45—50	Нижний	6,88—3,40	100—55	12,4
		Средний	5,32—2,02	100—46	16,3
<i>C. tangutica</i> КЛ	С 55—60	Нижний	8,25—3,48	100—59	10,9
		Средний	4,63—2,69	100—61	12,3
		Верхний	4,22—2,41	100—51	18,7
<i>C. ispaganica</i> КЛ	С 55—60	Нижний	8,24—4,38	100—57	11,5
		Средний	6,34—2,86	100—41	20,5
		Верхний	4,62—2,70	100—62	11,5
<i>C. integrifolia</i> ПТ	М 28—30	Нижний	5,00—1,73	100—38	19,0
		Средний	4,45—1,69	100—35	21,9
		Верхний	3,84—1,60	100—44	17,8

Примечание: КЛ — кустарниковая лиана, КЛП — кустарниковая лиана полувечнозеленая, ПП — полукустарник прямостоячий, ПТ — прямостоячий; травянистый поликарпик; КП — кустарник прямостоячий; С — стержневая, СВ — стержневистая, М — мочковатая /6/

листьев оказывают запасы влаги в корнеобитаемом слое почвы, дефицит насыщения воздуха и температура почвы.

Стабильность водного режима большинства видов клематиса снижается при уменьшении запасов влаги в почве (рис. 1). Наименее стабилен водный режим листьев при малых запасах влаги в 60-сантиметровом слое почвы (100—150 мм, что составляет 45—68% наименьшей влагоемкости) у *C. integrifolia*, *C. ispaganica*, *C. viticella*. Для поддержания более или менее стабильного водного режима (С < 10%) этих видов растений необходимы запасы влаги в 60-сантиметровом слое почвы не ниже 175 см. *C. orientalis*, Ирана и Северного Китая, отличается стабильным водным

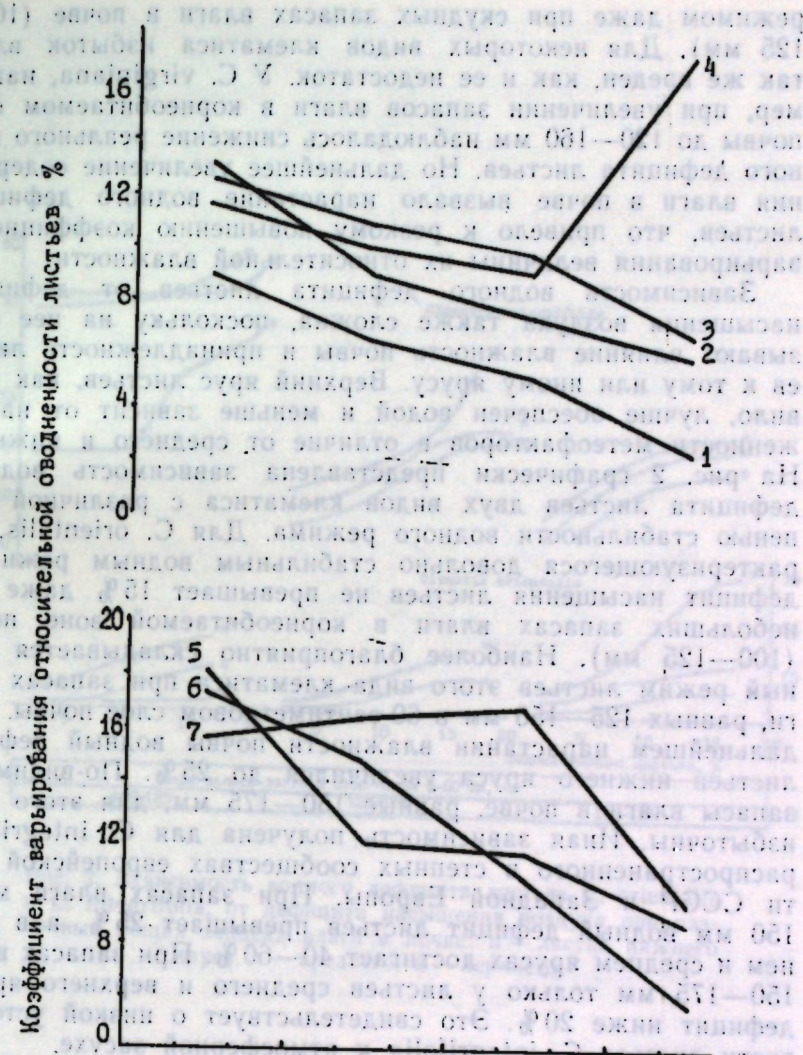


Рис. 1. Варьирование относительной оводненности листьев нижнего и среднего ярусов при различных запасах влаги в почве: 1 — *Clematis orientalis*, 2 — *C. recta*, 3 — *C. vitalba*, 4 — *C. virginiana*, 5 — *C. viticella*, 6 — *C. integrifolia*, 7 — *C. ispaganica*.

режимом даже при скудных запасах влаги в почве (100—125 мм). Для некоторых видов клематиса избыток влаги так же вреден, как и ее недостаток. У *C. virginiana*, например, при увеличении запасов влаги в корнеобитаемом слое почвы до 120—160 мм наблюдалось снижение реального водного дефицита листьев. Но дальнейшее увеличение содержания влаги в почве вызвало нарастание водного дефицита листьев, что привело к резкому повышению коэффициента варьирования величины их относительной влажности.

Зависимость водного дефицита листьев от дефицита насыщения воздуха также сложна, поскольку на нее оказывают влияние влажность почвы и принадлежность листьев к тому или иному ярусу. Верхний ярус листьев, как правило, лучше обеспечен водой и меньше зависит от напряженности метеофакторов в отличие от среднего и нижнего. На рис. 2 графически представлена зависимость водного дефицита листьев двух видов клематиса с различной степенью стабильности водного режима. Для *C. orientalis*, характеризующегося довольно стабильным водным режимом, дефицит насыщения листьев не превышает 15% даже при небольших запасах влаги в корнеобитаемой зоне почвы (100—125 мм). Наиболее благоприятно складывается водный режим листьев этого вида клематиса при запасах влаги, равных 125—150 мм в 60-сантиметровом слое почвы. При дальнейшем нарастании влажности почвы водный дефицит листьев нижнего яруса увеличился до 25%. По-видимому, запасы влаги в почве, равные 150—175 мм, для этого вида избыточны. Иная зависимость получена для *C. integrifolia*, распространенного в степных сообществах европейской части СССР и Западной Европы. При запасах влаги менее 150 мм водный дефицит листьев превышает 25%, а в нижнем и среднем ярусах достигает 40—60%. При запасах влаги 150—175 мм только у листьев среднего и верхнего ярусов дефицит ниже 20%. Это свидетельствует о низкой устойчивости листьев *C. integrifolia* к атмосферной засухе.

Зависимость водного дефицита листьев от температуры корнеобитаемого слоя почвы наиболее четко проявилась у видов с неглубокой корневой системой, причем на характер этой зависимости большое влияние оказывают биологические особенности растений и содержание воды в почве (рис. 3). Например, *C. viticella*, происходящий из районов Малой Азии, Южной Европы и Западного Закавказья, отличается сравнительно слабо выраженной зависимостью вод-

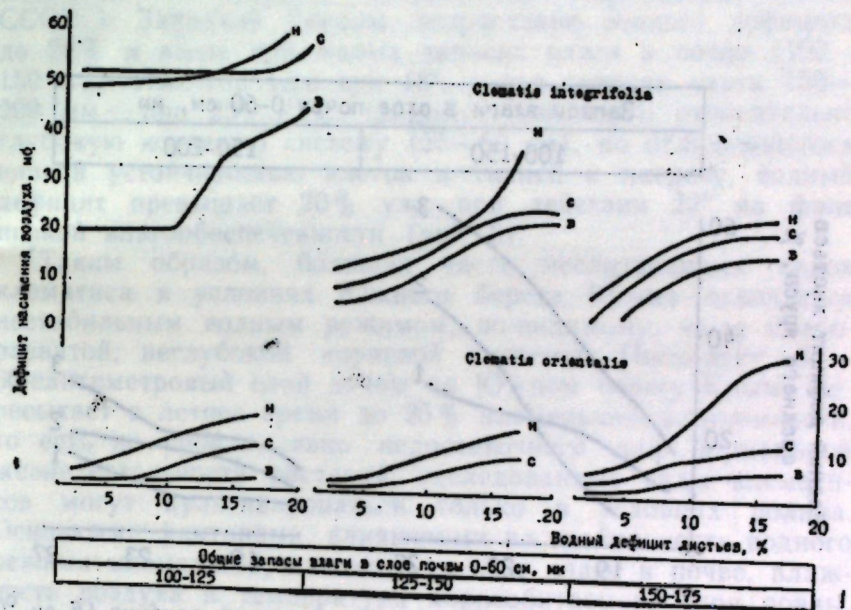


Рис. 2. Зависимость водного дефицита листьев *C. orientalis* и *C. integrifolia*, от дефицита насыщения воздуха при различных общих запасах влаги в почве: н — листья нижнего яруса, с — среднего, в — верхнего.

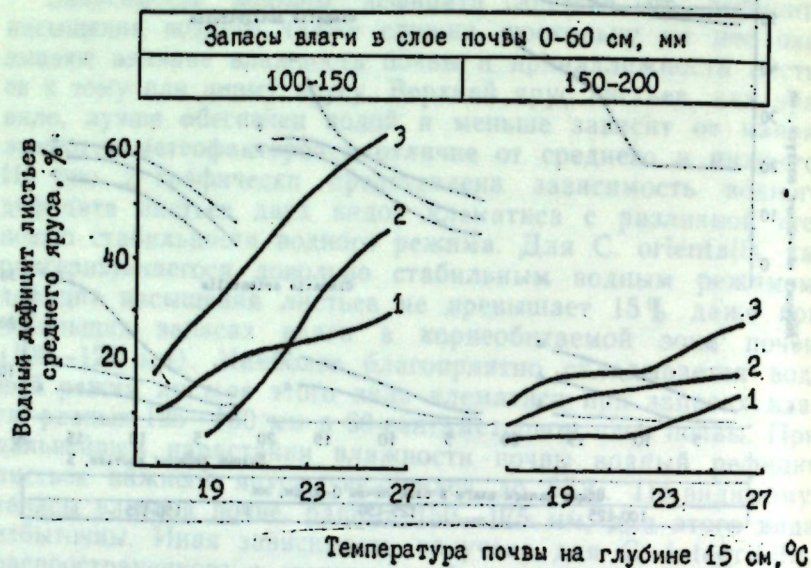


Рис. 3. Зависимость водного дефицита листьев *C. viticella* (1), *C. tangutica* (2), *C. integrifolia* (3) от температуры почвы на глубине 15 см при разных запасах влаги.

ного дефицита листьев от температуры почвы на глубине 15 см, особенно при запасах влаги 150—200 мм в 60-сантиметровом слое почвы. При малых запасах влаги в почве (100—150 мм) водный дефицит листьев этого вида особенно резко возрастает при 26°. Напротив, у *C. integrifolia*, распространенного в районах с более умеренным климатом, в степных сообществах европейской части СССР и Западной Европы, возрастание водного дефицита до 20% и выше при малых запасах влаги в почве (100—150 мм) отмечено уже при 18°, а при запасах влаги 150—200 мм — при 23°. У *C. tangutica*, имеющего относительно глубокую корневую систему (55—60 см), но отличающегося низкой устойчивостью клеток и тканей к нагреву, водный дефицит превышает 20% уже при действии 22° на фоне низкой влагообеспеченности (рис. 3).

Таким образом, большая часть исследованных видов клематиса в условиях Южного берега Крыма отличается нестабильным водным режимом, по-видимому, из-за слабо развитой, неглубокой корневой системы. Поскольку 50—60-сантиметровый слой почвы на Южном берегу Крыма пересыхает в летнее время до 25% наименьшей влагоемкости, то есть до уровня, явно недостаточного для нормальной жизнедеятельности растений, исследованные виды клематисов могут культивироваться только в условиях полива. Основными факторами, влияющими на стабильность водного режима клематисов, являются запасы влаги в почве, влажность воздуха и температура корнеобитаемого слоя почвы. Клематисам необходим рациональный полив. Избыток воды в почве для некоторых видов так же нежелателен, как и ее недостаток.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белниская Н. К., Шокова Р. Н. Засухоустойчивость лиан из рода *Clematis* L. (Ranunculaceae Juss.) — Ботан. журн., 1977, т. 62, № 9, с. 1341—1345.
2. Бескаравайная М. А., Доношуккина Е. А. Изучение устойчивости видов рода *Clematis* L. к засухе: — Бюл. Никит. ботан. сада, 1980, вып. 1(41), с. 68—72.
3. Волосенко-Валенис А. Н. Коллекция клематисов в Никитском ботаническом саду. — Труды Никит. ботан. сада, 1971, т. 44, с. 61—86.
4. Волосенко-Валенис А. Н., Бескаравайная М. А. Виды и сорта клематиса, перспективные для вертикального озеленения в Крыму и агротехника их выращивания. — Труды Никит. ботан. сада, 1972, т. 50, вып. 2, с. 127—139.
5. Гейкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1982, 280 с.

6. Голубев В. Н., Бескаравайная М. А. Особенности эволюции жизненных форм клематиса в связи с интродукцией и селекцией. — Труды Никит. ботан. сада, 1980, т. 82, с. 96—115.

7. Доношукина Е. А., Фалькова Т. В. Температурный и водный режим клематиса в условиях Южного берега Крыма. — Бюл. Никит. ботан. сада, 1981, 3(36), с. 84—87.

8. Крамер П. Д., Козловский Т. К. Физиология древесных растений. М.: Лесная промышленность, 1983, 464 с.

9. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980, 302 с.

10. Наставления гидрометеорологическим станциям и постам. Вып. 3, ч. 1. Метеорологические наблюдения на станциях. Л.: Гидрометеоназдат, 1969, 261 с.

11. Наставления гидрометеорологическим станциям и постам. Вып. 11. Агрометеорологические наблюдения на станциях и постах. Л.: Гидрометеоназдат, 1973, 288 с.

DEPENDENCE OF CLEMATIS WATER REGIME UPON THE ENVIRONMENTAL HYDROTHERMIC CONDITIONS

FALKOVA T. V., FURSA D. I., FURSA V. P., DONIUSHKINA Ye. P.

Based on investigation of seasonal changes of water deficiency, total and relative hydrature of leaves of different layers, dependence of water regime parameters in plants of 13 species of genus Clematis L. upon the environmental hydrothermic conditions has been studied. It was shown that water supplies in soil, air saturation deficiency and temperature of root layer are chief factors decreasing the water regime stability of clematis plants under conditions of the Crimean South Coast. Optimum water supplies in soil ensuring the most stable water regime of clematis leaves in summer period under conditions of South Coast of the Crimea have been determined.

ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ БЭР ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ С РАЗЛИЧНЫМИ РИТМАМИ ВЕГЕТАЦИИ В УСЛОВИЯХ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

Т. В. ФАЛЬКОВА,
кандидат биологических наук;

Т. А. СМЕРНОВА

Изучение близкородственных видов, экологических рас и сортов культурных растений из различных температурных условий обитания выявило взаимосвязь между теплоустой-

чивостью клеточных функций и теплолюбивостью видов /1, 7, 15, 16, 20/. Исследовано соответствие между теплолюбивостью видов высших водных и наземных растений и устойчивостью к нагреву таких клеточных функций, как движение протоплазмы, способность к плазмолизу, дыхание, фотохимическая активность хлоропластов, активность различных ферментов. Интересно было выяснить, есть ли взаимосвязь между температурными условиями существования видов и теплоустойчивостью биоэлектрической реакции (БЭР) их тканей. Подавление амплитуды БЭР является одним из ранних признаков теплового повреждения растительных тканей, что может быть использовано для изучения устойчивости к нагреву и репараторной способности объектов /3, 9, 11/.

Цель настоящей работы — на примере четырех видов высших растений, различающихся по ритмам вегетации в условиях Южного берега Крыма (ЮБК), выяснить, существует ли взаимосвязь между температурными условиями вегетации растений и уровнем теплоустойчивости БЭР их тканей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования служили два вида из сем. Poaceae — мятлик луковичный (*Poa bulbosa* L.) и чий костеро-видный [*Achnatherum bromoides* (L.) Beauv.], а также два вида из сем. Asteraceae — маргаритка лесная (*Bellis sylvestris* Суг.) и девясил германский (*Inula germanica* L.). Маргаритка лесная и мятлик луковичный в условиях ЮБК — зимне-зеленые растения, вегетируют с сентября—октября по апрель—май, иногда до середины июня. Девясил германский вегетирует с апреля—мая по октябрь—ноябрь, чий костеро-видный — круглый год. Исследованные виды, за исключением девясила, являются естественными, часто встречающимися компонентами можжевельново-дубовых лесов ЮБК. Девясил германский в можжевельново-дубовых лесах встречается реже и, в отличие от чия, приурочен, в основном, к более влажным местам.

Теплоустойчивость тканей характеризовалась максимальной температурой 30-минутного прогрева, после действия которого биоэлектрическая активность, подавленная им, полностью восстанавливалась в процессе репарации у всех взятых для анализа листьев до уровня контроля. После прогрева листья на увлажненной фильтровальной бумаге помещали в камеры с температурой $20,0 \pm 1,0^\circ\text{C}$. Биоэлектриче-

ская активность тканей характеризовалась амплитудой БЭР в ответ на импульсное температурное воздействие /10/. Растения подвергали нагреву через 0,5—1,0 час. после сбора их в 9—10 час. утра в заповеднике «Мыс Мартьян». Растения мятлика, а в некоторых опытах и маргаритки, прогревались полностью. Прогрев проводили еженедельно в водяных ультратермостатах с точностью $\pm 0,3^\circ$. При каждой из испытанных температур (38° , 39° , 40° ... 53°) прогревали 12—30 выросших листьев. Измерение БЭР проводили до прогрева, сразу после него и затем ежедневно в течение 7—10 дней. Контролем служили выросшие листья, не подвергавшиеся прогреву и находящиеся на влажной фильтровальной бумаге в камере при температуре 20° . Искусственное промораживание растений мятлика и маргаритки проводили в холодильных камерах в течение 16 часов при температуре -7 — 8° с предварительным снижением ее от 7 — 10° со скоростью 2° в час. Листья девятила и чия промораживали по той же методике при температуре -1 — 3° . Искусственное тепловое закаливание листьев и целых растений осуществляли в водяных ультратермостатах в течение трех часов при температурах 26, 29, 32, 33, 34, 37° .

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Теплоустойчивость БЭР листьев зимнезеленых растений. В зависимости от метеорологических условий осенне-зимнего и весеннего периодов 1980—1982 гг. уровень теплоустойчивости БЭР мятлика луковичного и маргаритки лесной колебался в пределах от 40 — 41° до 45 — 46° . (рис. 1). Повышение его наблюдалось, как правило, во время заморозков в феврале—марте и при прогреве воздуха у поверхности почвы до 40 — 46° в апреле—мае. Это связано, по-видимому, с тем, что мятлик и маргаритка — низкорослые растения, поэтому температуры поверхности почвы и приземного слоя воздуха оказывают существенное влияние на их жизнедеятельность. Характер зависимости теплоустойчивости БЭР от минимальных температур среды у листьев маргаритки и мятлика идентичен, только у последнего наблюдается более значительное повышение теплоустойчивости БЭР в ответ на воздействие температур ниже -2° (рис. 2). Искусственное промораживание целых растений исследованных видов при -7 — 8° также повышало уровень теплоустойчивости БЭР листьев до 45 — 46° .

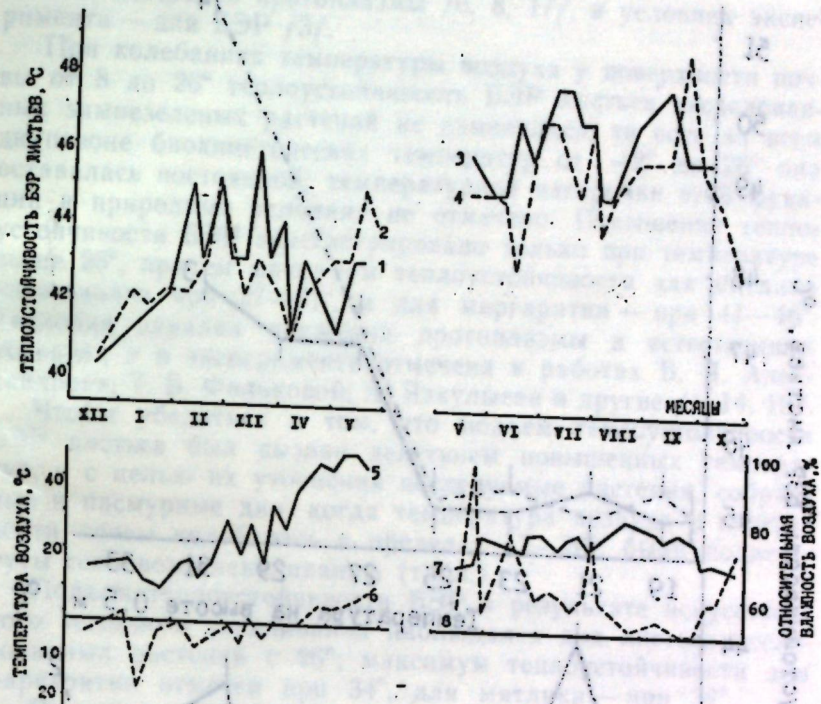


Рис. 1. Сезонные (1981—1982 гг.) изменения теплоустойчивости БЭР *Poa bulbosa* (1), *Bellis sylvestris* (2), *Inula germanica* (3), *Achnatherum bromoides* (4); максимальной (5) и минимальной (6) температуры воздуха у поверхности почвы; максимальной температуры (7) и относительной влажности (8) воздуха на высоте 0,5 м.

Полученные результаты согласуются с литературными сведениями, касающимися неспецифического повышения первичной и общей теплоустойчивости клеток в процессе холодной закалки /2, 13, 17, 18/. Важно отметить, что теплоустойчивость БЭР не изменяется равномерно при снижении температуры, а резко возрастает при понижении ее до -2 — 4° , то есть имеет место холодовая закалка, а температурной настройки теплоустойчивости БЭР в области температур от 8° до -2° не обнаружено. Отсутствие температурной настройки в естественных условиях ранее было показана-

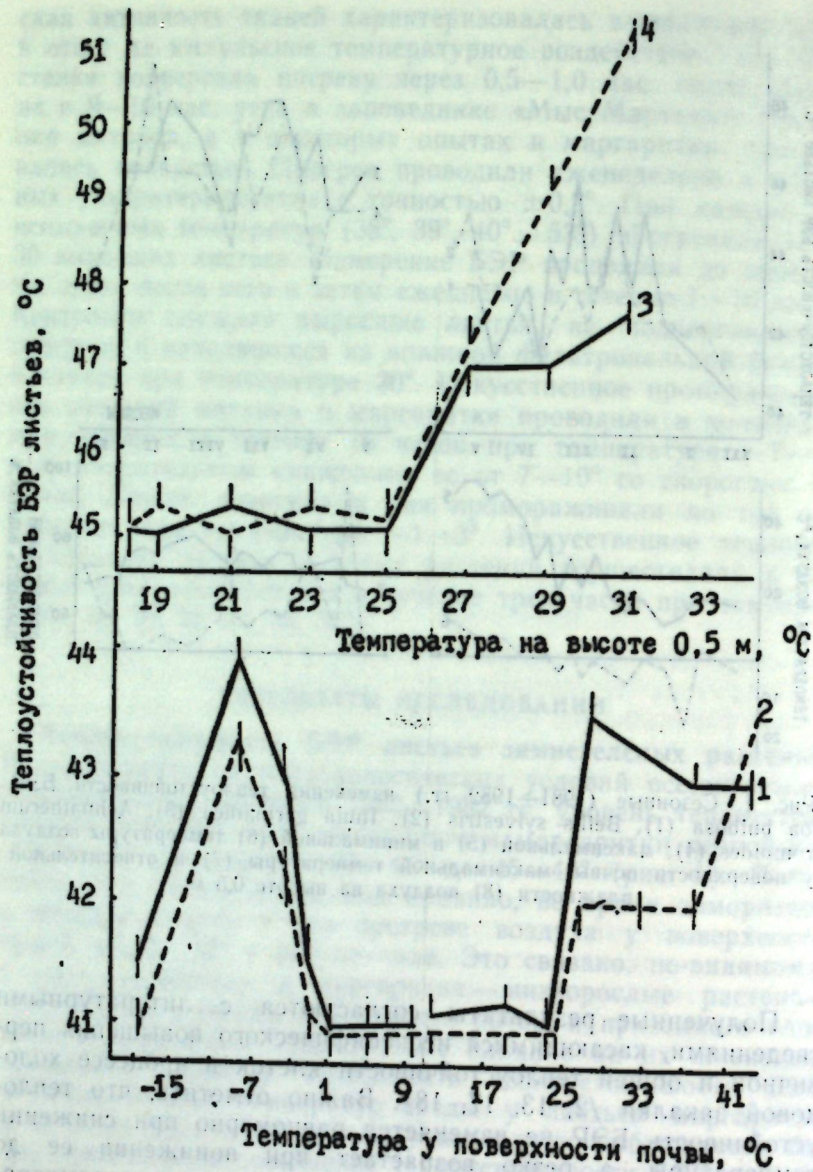


Рис. 2. Зависимость теплоустойчивости БЭР листьев *Poa bulbosa* (1), *Bellis sylvestris* (2), *Inula germanica* (3), *Achnatherum bromoides* (4) от минимальных (внизу слева) и максимальных температур воздуха на высоте 0,5 м и у поверхности почвы.

но для движения протоплазмы /6, 8, 17/, в условиях эксперимента — для БЭР /3/.

При колебаниях температуры воздуха у поверхности почвы от 8 до 26° теплоустойчивость БЭР листьев исследованных зимнезеленых растений не изменялась, то есть во всем диапазоне биокинетических температур от -2° до 26° она оставалась постоянной; температурной настройки этой функции в природных условиях не отмечено. Повышение теплоустойчивости БЭР зарегистрировано только при температуре выше 26°, причем максимум теплоустойчивости для мятлика наблюдался при 27—31°, а для маргаритки — при 41—46°. Тепловая закалка движения протоплазмы в естественных условиях и в эксперименте отмечена в работах В. Я. Александрова, Т. В. Фальковой, А. Язкулева и другие /1, 14, 19/.

Чтобы убедиться в том, что подъем теплоустойчивости БЭР листьев был вызван действием повышенных температур, и с целью их уточнения исследуемые растения, собранные в пасмурные дни, когда температура воздуха у поверхности почвы колебалась в пределах 12—20°, были подвергнуты тепловому закаливанию (табл.).

Подъем теплоустойчивости БЭР в результате искусственного теплового закаливания наблюдался для листьев исследованных растений с 26°; максимум теплоустойчивости для маргаритки отмечен при 34°, для мятлика — при 32°.

Помимо температуры, на теплоустойчивость БЭР листьев

Теплоустойчивость БЭР листьев после трехчасового теплового закаливания, °С

Температура закаливания, °С	<i>Bellis sylvestris</i>	<i>Poa bulbosa</i>	<i>Inula germanica</i>	<i>Achnatherum bromoides</i>
20 (контроль)	42	43	45	48
26	43	44		
29	43	45	46	49
32—33		46	47	49
34	44	41		
37			47	50

оказала влияние влажность воздуха (рис. 3), причем у маргаритки подъем уровня устойчивости к нагреву отмечен только при снижении относительной влажности воздуха до 40—50%. Мятлик ведет себя как более влаголюбивое растение: повышение теплоустойчивости БЭР его листьев отмечено уже при 70—75%-ной влажности воздуха, максимум ее зарегистрирован при влажности 55—60%, а при нарастающей сухости воздуха устойчивость БЭР к нагреву падает. И действительно, протоплазматическая устойчивость к обезвоживанию у мятлика ниже, чем у маргаритки. Листья маргаритки полностью восстанавливают БЭР после перенесенного 30—35%-ного водного дефицита, а листья мятлика — только после 20—25%-ного. Повышение теплоустойчивости движения протоплазмы при частичном обезвоживании отмечено у засухоустойчивых растений /4, 5, 12, 14/.

Теплоустойчивость БЭР листьев у растений, вегетирующих в весенне-летний период и круглый год, значительно выше, чем у зимнезеленых растений. В течение вегетационных периодов 1980—1983 гг. она изменялась в пределах 45—48° у девясила германского и от 44 до 51° у чия костероидного (рис. 1). Более высокий уровень теплоустойчивости БЭР листьев девясила и чия объясняется более высокой температурой среды в периоды их вегетации. Среднемесячная температура воздуха в январе—феврале по многолетним данным агрометеостанции Никитского сада равна 3,8—4,5°, а в июле—августе — 23—24°. По мнению В. Я. Александрова /1/, биологический смысл соответствия теплоустойчивости клеточных функций температурным условиям существования растений состоит в том, что оно отражает приспособление уровня конформационной подвижности белковых молекул к температуре обитания видов. Уровень конформационной подвижности белковых макромолекул имеет важное значение для оптимального функционирования организмов при температурах, преобладающих в период их активной жизнедеятельности.

Несмотря на различия в уровнях теплоустойчивости биоэлектрической активности листьев у всех исследованных видов обнаружилась сходная реакция на максимальную температуру и влажность воздуха. У девясила и чия, как у маргаритки и мятлика, подъем теплоустойчивости БЭР в естественных условиях зарегистрирован при воздействии температур выше 26° (рис. 2). Трехчасовое тепловое закаливание в лабораторных условиях также повысило теплоустой-

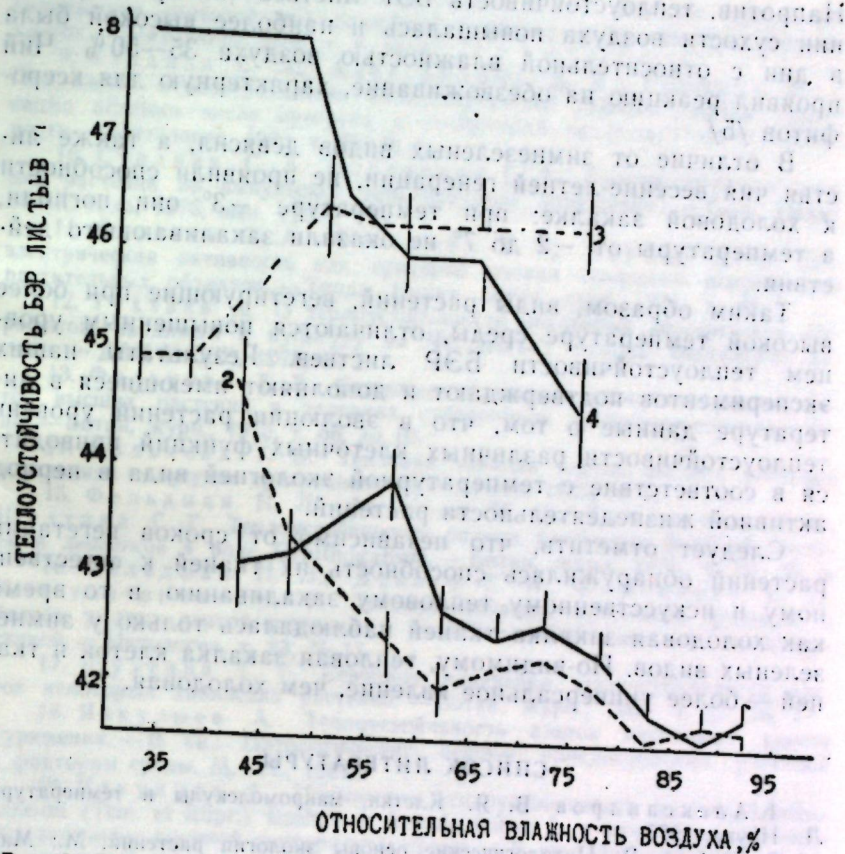


Рис. 3. Зависимость теплоустойчивости БЭР листьев *Poa bulbosa* (1), *Bellis sylvestris* (2), *Inula germanica* (3), *Achnatherum bromoides* (4) от влажности воздуха.

чивость БЭР девясила и чия, причем наибольший подъем устойчивости к нагреву отмечен при 33—37° (табл.). Влажность воздуха также оказала влияние на теплоустойчивость БЭР девясила и чия, по-видимому, из-за изменения состояния водного режима листьев (рис. 3), причем в случае чия это влияние оказалось более значительным. При изменении влажности воздуха от 80 до 50% теплоустойчивость БЭР листьев девясила изменялась мало, а при снижении ее до 40% наметился спад устойчивости к нагреву.

Напротив, теплоустойчивость БЭР листьев чия при нарастающей сухости воздуха повышалась и наиболее высокой была в дни с относительной влажностью воздуха 35—50%. Чий проявил реакцию на обезвоживание, характерную для ксерофитов /5/.

В отличие от зимнезеленых видов девясил, а также листья чия весенне-летней генерации, не проявили способности к холодной закалке: при температуре -3° они погибли, а температуры от -2 до 7° не оказали закаливающего действия.

Таким образом, виды растений, вегетирующие при более высокой температуре среды, отличаются повышенным уровнем теплоустойчивости БЭР листьев. Результаты наших экспериментов подтверждают и дополняют имеющиеся в литературе данные о том, что в эволюции растений уровень теплоустойчивости различных клеточных функций приводится в соответствие с температурной экологией вида в период активной жизнедеятельности растений.

Следует отметить, что независимо от сроков вегетации растений обнаружилась способность их тканей к естественному и искусственному тепловому закаливанию, в то время как холодная закалка тканей наблюдалась только у зимнезеленых видов. По-видимому, тепловая закалка клеток и тканей — более универсальное явление, чем холодная.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975.
2. Библь Р. Цитологические основы экологии растений. М.: Мир, 1965.
3. Горбань И. С., Кислюк И. М., Стадник С. А. Влияние температуры выращивания традесканции на теплоустойчивость способности клеток к плазмолизу и БЭР листьев. — Цитология, 1983, т. 25.
4. Завадская И. Г., Антропова Т. А. Цитофизиологические реакции на обезвоживание устойчивого и чувствительного к засухе сортов ячменя — *Hordeum sativum* (Poaceae). — Ботан. журн., 1983, т. 68, № 5.
5. Завадская И. Г., Денько Е. И. Влияние обезвоживания на теплоустойчивость растительных клеток. — Ботан. журн., 1966, т. 51, № 5.
6. Кислюк И. М., Александров В. Я., Шухтина Г. Г. Модификационные адаптации к температуре среды различных клеточных функций. — Цитология, 1982, т. 34, № 4.
7. Лютова М. И. Устойчивость реакции Хилла к различным повреждающим воздействиям у двух сортов пшеницы *Triticum aestivum* (Poaceae). — Ботан. журн., 1982, т. 6, № 4.

8. Лютова М. И., Завадская И. Г. Влияние длительного содержания растений при различной температуре на теплоустойчивость клеток. — Цитология, 1966, т. 8, № 4.

9. Стадник С. А., Александров В. Я., Горбань И. С. Подавление и восстановление биоэлектрической реакции листьев *Tradescantia albiflora* после прогрева и стимуляция их репараторной способности. — Цитология, 1983, т. 25, № 4.

10. Стадник С. А., Боберский Г. А. Биоэлектрическая реакция растений на импульсное температурное воздействие. — Бюл. Никит. ботан. сада, 1976, вып. 1(29).

11. Стадник С. А., Фалькова Т. В., Черняк В. В. Биоэлектрическая активность как критерий оценки теплового повреждения растительных объектов. — Труды Никит. ботан. сада, 1974, т. 64.

12. Тухтаев А. О теплоустойчивости некоторых мезофитов и ксерофитов, вводимых в культуру на Чертыкских адырах Ферганской долины. — ДАН УзССР, 1978, № 2.

13. Фалькова Т. В. Сезонные изменения теплоустойчивости клеток высших растений в условиях субтропиков средиземноморского типа. — Ботан. журн., 1973, т. 58, № 10.

14. Фалькова Т. В. Тепловая закалка клеток высших растений в условиях полусухих субтропиков. — Экология, 1975, № 1.

15. Фельдман Н. Л., Агапова Н. Д., Каменцева И. Е., Шухтина Г. Г. Теплоустойчивость разных клеточных функций листьев и лепестков в роде *Ornithogallum*. — Ботан. журн., 1975, т. 60, № 3.

16. Фельдман Н. Л., Денько Е. И., Каменцева И. Е., Константинова М. Ф. Теплоустойчивость клеточных функций и белков у двух сортов пшеницы с разной агробиологической характеристикой. — Цитология, т. 23, № 11.

17. Шухтина Г. Г. Сезонные изменения теплоустойчивости клеток некоторых хибинских растений. — Ботан. журн., 1962, т. 47, № 1.

18. Язкульев А. Теплоустойчивость клеток некоторых злаков Туркмении. — В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.—Л., 1964.

19. Язкульев А. Повышение теплоустойчивости злаков *Aristida karelini* (Trin. et Rupr.) Roshev. и *Arundo donax* L. в природных условиях под влиянием высокой температуры среды. — В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.—Л., 1964.

20. Berry I. A., Björkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. — Ann. Rev. Plant. Physiol., 1980, v. 31.

HEAT-RESISTANCE OF LEAVES BIOELECTRICAL RESPONSE OF PLANTS WITH DIFFERENT VEGETATION RHYTHMS UNDER CONDITIONS OF SOUTH COAST OF THE CRIMEA

FALKOVA T. V., SMIRNOVA T. A.

The heat-resistance changes of leaves bioelectrical response (BER) of plants vegetating under conditions of the South Coast of the Crimea from September—October till May. (Poa bul-

bosa L., *Bellis sylvestris* Cyr.), from April till October (*Inula germanica* L.) and the whole year round [*Achnatherum bromoides* (L.) Beauv.] have been investigated. Maximum and minimum temperatures and humidity of air at soil surface are the chief factors of the seasonal changes of heat-resistance of leaves BER under natural conditions for winter-green species, and the maximum air temperature and humidity at 0.5 m above surface are leading factors for the rest of species. The modification changes of BER of leaves have been noted at the maximum air temperature of 26°C and higher. For the winter-green species non-specific increase of BER heat-resistance as a response to cold hardening of cells has been observed. The change of BER heat-resistance at the increasing dryness of air is determined with hydrophily of plants.

АЛГОРИТМЫ ОПТИМАЛЬНОГО АВТОМАТИЧЕСКОГО УПРАВЛЕНИЯ ПОЛИВОМ РАСТЕНИЙ И БИОТЕХНИЧЕСКИЕ УСТРОЙСТВА ДЛЯ ИХ РЕАЛИЗАЦИИ

О. А. ИЛЬНИЦКИЙ,
кандидат биологических наук

Задача определения оптимальных условий жизнедеятельности растений и, в частности, оптимального их водообеспечения не является новой. Однако до сих пор растение как объект информации не включалось в замкнутую систему автоматического управления водным режимом.

Впервые идеи применения основных принципов автоматики и кибернетики к управлению внешними условиями в соответствии с протеканием физиологических процессов у растений были высказаны В. Г. Кармановым /4/. Любая саморегулирующаяся система производит определение текущих динамических характеристик объекта (в частности параметров водного режима растения), определяет параметры, необходимые для оптимизации процесса по заданному критерию самонастройки (по заданному алгоритму управления процессом), и производит определенное воздействие на объект управления с целью оптимизации его характеристик.

Для построения систем оптимального управления водным режимом растений необходимо изучить зависимости между

его параметрами и условиями внешней среды. Затем на основании анализа этих зависимостей необходимо найти закономерности, которые являлись бы универсальными для различных растений, географических регионов и почв. Полученные универсальные зависимости (алгоритмы) можно реализовать в биотехнических устройствах оптимального управления поливом растений. Этим вопросам и посвящена данная работа.

Исследования проводили на травянистых (гвоздика сорта Вильям Сим, хризантема сорта Пинк Букет) и древесных (сорт алычи Сестричка двухлетнего возраста) растениях по-разному реагирующих на изменение водного режима, что позволило разработать универсальные алгоритмы управления поливом. Растения выращивали в вегетационных сосудах на почвенной смеси и растворе Кнопа, а также в полевых условиях (повторность опытов пятикратная). Опыты проводили в лабораторной светоустановке с освещенностью 20 клк, температурой воздуха 24°C, влажностью 60%. Быстрое обезвоживание растений достигалось раствором Кнопа, медленное — прекращением поливов.

В качестве критерия оценки общего состояния растений при обезвоживании была выбрана интенсивность фотосинтеза. Этот показатель измеряли с помощью инфракрасного газоанализатора «Инфралит-III», для чего не отделенный от растения побег с листьями помещали в герметическую камеру из органического стекла, в которой поддерживали температуру воздуха 24° (с точностью $\pm 0,2^\circ$). Скорость предварительно осушенного потока воздуха в камере прибора составляла 12 л/мин. В качестве параметров, характеризующих водный режим растения, нами были выбраны относительная скорость водного тока в побегах (стеблях) растений (V) и их диаметра (d). Относительную скорость водного тока в ксилеме определяли термоэлектрическим методом в модификации В. Г. Карманова /5/, диаметр органов растений измеряли с помощью датчиков дифференциально-трансформаторного типа /1/. Контролируемыми параметрами в наших экспериментах являлись также температура (t) и относительная влажность (ϕ) воздуха, освещенность (E), влажность почвы (W). Примененные методы изучения водного режима дают возможность непрерывно и не повреждая растения контролировать параметры V и d с регистрацией их на самопишущем потенциометре типа КСП-4. На нем же регистрировались параметры окружающей среды. При изу-

чений зависимостей параметров водного режима от условий окружающей среды опыты проводились в климатической камере. Один из параметров внешней среды являлся независимой переменной, остальные были застabilизированы.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение качественных зависимостей между характеристиками водного режима растений (V и d) и параметрами внешней среды (t , ϕ , E) показало, что изменение последних вызывает противофазное изменение V и d .

По результатам экспериментов были рассчитаны коэффициенты корреляции между параметрами водного режима и условиями внешней среды (табл.).

Очевидно, что наиболее тесные корреляционные отношения существуют между параметрами водного режима и освещенностью.

Коэффициент корреляции между относительной скоростью водного тока в побеге растения, его диаметром и условиями внешней среды

Показатель	Коэффициент корреляции	
	относительная скорость водного тока в побеге	диаметр побега
Освещенность в климатической камере (хризантема)	0,99	-0,97
Освещенность в полевых условиях (хризантема)	0,97	-0,99
Освещенность в полевых условиях (алыча)	0,99	-0,98
Температура воздуха в климатической камере (хризантема)	0,98	-0,98
Влажность воздуха в климатической камере (хризантема)	-0,95	0,95
Влажность почвы в климатической камере (хризантема)	0,70	0,67
Влажность почвы в светоустановке (алыча)	0,64	0,57
Влажность почвы в полевых условиях (хризантема)	0,81	0,96
Влажность почвы в полевых условиях (алыча):		
нижний ярус	0,78	0,97
верхний ярус	0,81	0,99

ценностью. Эксперименты показали, что при отсутствии дефицита почвенной влаги изменения V и d , вызванные внутренними причинами или изменениями внешних условий, почти строго противофазны, так как вызваны одними и теми же причинами. Поскольку между параметрами водного режима и условиями внешней среды существуют тесные корреляционные зависимости, для достоверной информации о состоянии водного режима растений необходимо знание этих величин. О влагообеспеченности можно было бы судить и по одной относительной скорости водного тока в побеге растения, однако изменение этой величины может быть вызвано не только недостатком почвенной влаги, но и изменениями температуры и влажности воздуха, облачностью, ветром и так далее. Противофазно относительной скорости водного тока в побеге изменяется диаметр (тургесцентность) побега, но по изменению одной тургесцентности также нельзя судить о влагообеспеченности растения.

Таким образом, необходимым и достаточным условием достоверной информации о состоянии водного режима растений является знание только двух физиологических параметров — V и d . Опыты по изучению влияния влажности почвы показали, что существует лишь один случай, когда возможно одновременное уменьшение относительной скорости водного тока в побеге и его тургесцентности, — при снижении доступной влаги в околокорневом растворе, то есть при подсыхании почвы. Таким образом, использование методики непрерывной регистрации двух физиологических параметров позволяет достоверно определить момент наступления водного дефицита независимо от влажности почвы и погодных условий. Необходимость полива растений можно математически выразить в виде физиологического алгоритма

$$\frac{\delta V}{\delta t} < 0, \quad \frac{\delta d}{\delta t} < 0,$$

то есть обе производные одновременно должны быть отрицательными (во времени). При положительном знаке производной хотя бы одного из показателей полив не нужен.

О возможности управления поливом растений по физиологическим параметрам V и d имеются сведения в научной литературе [6]. Однако о том, что такой полив будет оптимальным, не упоминается. Нами был проведен ряд экспериментов с одновременной регистрацией параметров водного

режима V и d и интенсивности фотосинтеза $/I/$. Опыты показали, что при обезвоживании растения интенсивность фотосинтеза снижается лишь после того, как начинают уменьшаться параметры водного режима (рис. 1). Время между началом уменьшения V , d и интенсивности фотосинтеза (при освещенности 20 клк, температуре воздуха 24°C , влажности воздуха — 60%) для хризантемы и гвоздики равнялось двум—трем, для алычи — 10—12 часам. Естественно, что при других значениях параметров окружающей среды это время будет изменяться. Но закономерность в изменении вышеуказанных параметров остается той же. То есть полив, проведенный после начала уменьшения параметров V и d , будет оптимальным, так как растение еще не угнетается водным дефицитом (нет уменьшения интенсивности фотосинтеза) и не будет потери урожая.

Опыты с изменением влажности почвы, проведенные в факторстатных и полевых условиях, позволили разработать «почвенно-физиологический» алгоритм управления поливом растений $/7/$. Условие реализации «почвенно-физиологического» алгоритма можно записать в следующем виде:

$$Rv, w > |Rv, w_{\text{крит.}}|$$

$$Rv, w_{\text{крит.}} \approx 0,75-0,8$$

$$-Rv, w \rightarrow Rv, w;$$

то есть коэффициент корреляции между V и W должен достигнуть критического значения (расчеты показали, что $Rv, w_{\text{крит.}} \approx 0,75-0,8$). Кроме того, в естественных условиях знак коэффициента корреляции между указанными величинами меняется с минуса на плюс (рис. 2). Анализ результатов эксперимента позволил разработать еще один алгоритм оптимального управления поливом растений. Математические условия реализации алгоритма можно записать в виде

$$-Rv, d \rightarrow Rv, d;$$

то есть перемена знака коэффициента корреляции между V и d (с отрицательного на положительный) является сигналом к поливу растений. Разработанные алгоритмы оптимального управления поливом являются универсальными, они справедливы для различных растений, географических регионов и почв.

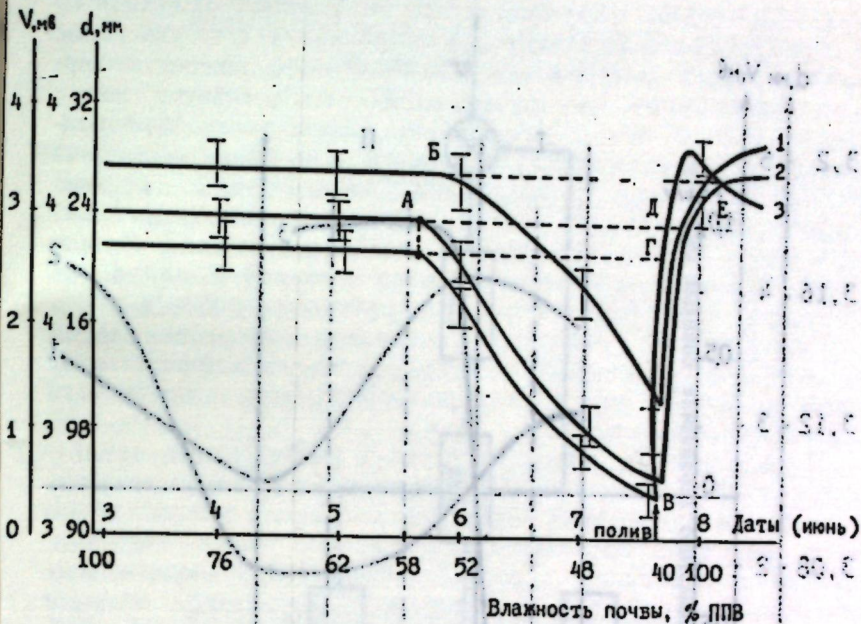


Рис. 1. Зависимость интенсивности фотосинтеза (1), относительной скорости водного тока (3) в побеге хризантемы и его диаметра (2) от влажности почвы.

Алгоритм, основанный на непрерывном (или достаточно атом) изменении характеристик водного режима V и d , реализован в техническом устройстве автоматического управления поливом растений $/3/$. Его структурная схема приведена на рис. 3.

Устройство имеет два симметричных входных канала. Пропорциональный параметрам V и d сигнал от прибора для их измерения поступает на один из входов сумматора в виде постоянного напряжения, изменяющегося в диапазоне -10 мВ. Ко второму входу подключена отрицательная обратная связь (ООС) с аналогового запоминающего устройства (АЗУ). Суммарный сигнал усиливается усилителем постоянного тока (УПТ), выход которого нагружен поляризованным реле АЗУ. Сигнал в последнем запоминается делителем напряжения с переменным коэффициентом деления (вилок его переменного прецизионного резистора через дедуктор связан с валом двигателя постоянного тока, вхо-

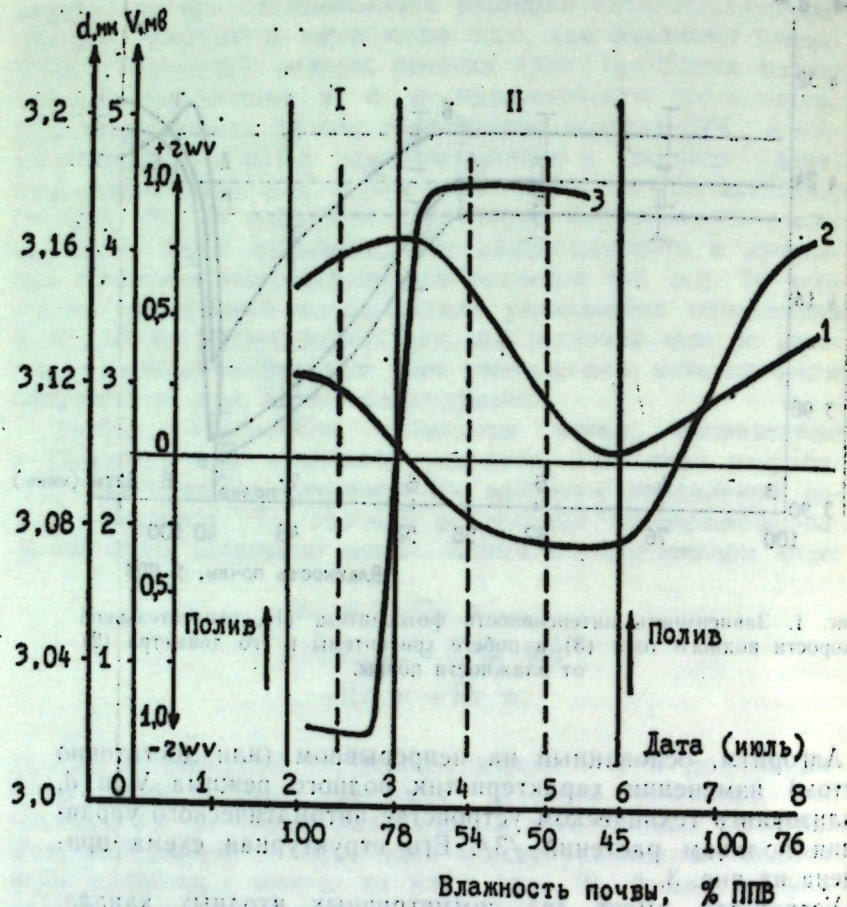


Рис. 2. Зависимость относительной скорости водного тока в побегах алычи (1) и его диаметра (2) от влажности почвы; значение коэффициента корреляции между V и W (3).

дящего в состав АЗУ. По сигналу реле времени (РВ) на обмотки двигателя подается напряжение питания, полярность которого зависит от знака суммы входного сигнала и напряжения ООС. В процессе работы двигателя эта сумма сводится к нулю. Таким образом происходит запоминание значения V и d на потенциометре АЗУ. К моменту при-

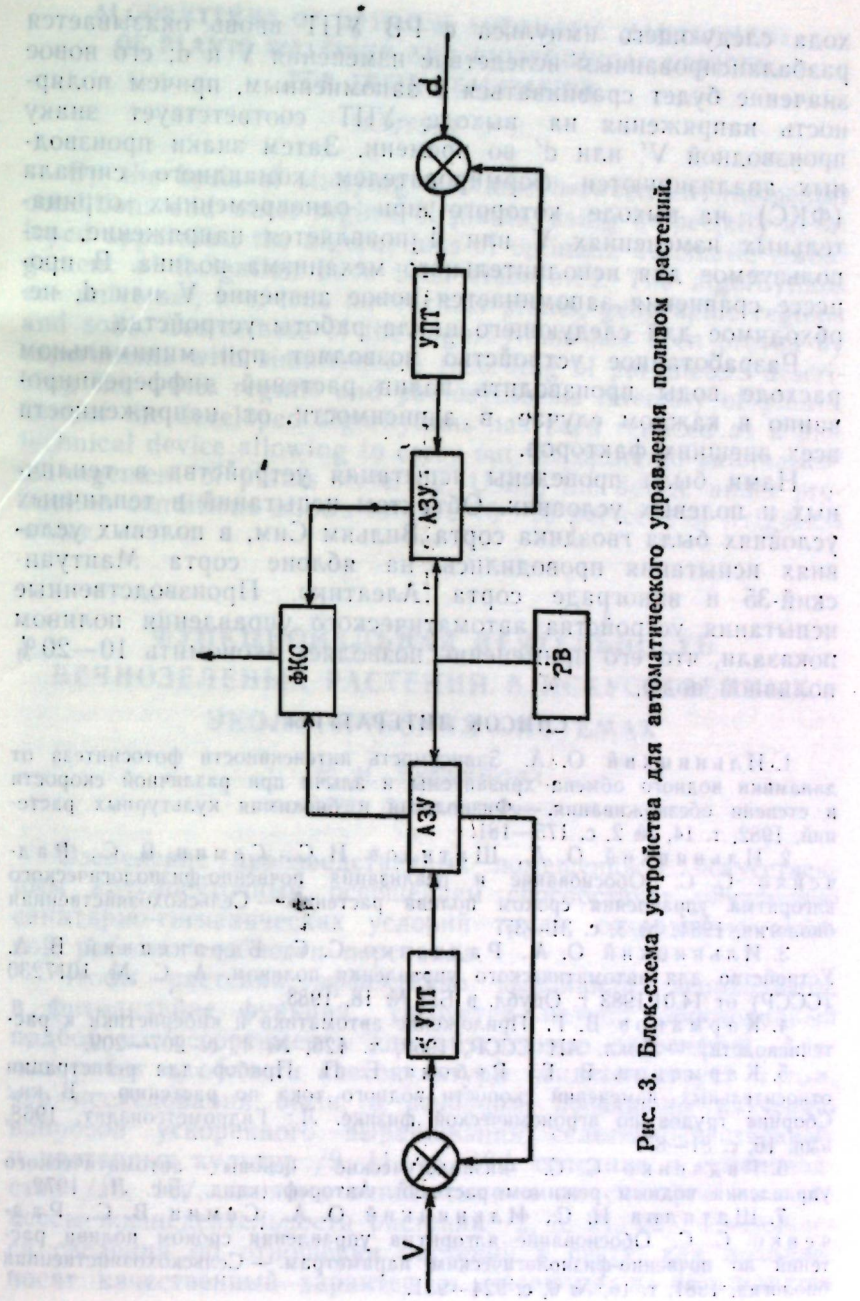


Рис. 3. Блок-схема устройства для автоматического управления поливом растений.

хода следующего импульса с РВ УПТ вновь оказывается разбалансированным вследствие изменения V и d ; его новое значение будет сравниваться с запомненным, причем полярность напряжения на выходе УПТ соответствует знаку производной V' или d' во времени. Затем знаки производных анализируются формирователем командного сигнала (ФКС), на выходе которого при одновременных отрицательных изменениях V или d появляется напряжение, используемое для исполнительного механизма полива. В процессе сравнения запоминается новое значение V или d , необходимое для следующего цикла работы устройства.

Разработанное устройство позволяет при минимальном расходе воды производить полив растений дифференцированно в каждом случае в зависимости от напряженности всех внешних факторов.

Нами были проведены испытания устройства в тепличных и полевых условиях. Объектом испытаний в тепличных условиях была гвоздика сорта Вильям Сим, в полевых условиях испытания проводились на яблоне сорта Мантуанский-35 и винограде сорта Алеатико. Производственные испытания устройства автоматического управления поливом показали, что его применение позволяет экономить 10—20% поливной воды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ильницкий О. А. Зависимость интенсивности фотосинтеза от динамики водного обмена хризантемы и алычи при различной скорости и степени обезвоживания. — Физиология и биохимия культурных растений, 1982, т. 14, № 2, с. 175—181.
2. Ильницкий О. А., Шатилов И. С., Семин В. С., Радченко С. С. Обоснование и реализация почвенно-физиологического алгоритма управления сроком полива растений. — Сельскохозяйственная биология, 1984, № 3, с. 31—37.
3. Ильницкий О. А., Радченко С. С., Баранецкий В. А. Устройство для автоматического управления поливом. А. С. № 1017230 (СССР) от 14.01.1983 г. Оpubл. в БИ № 18, 1983.
4. Кармаилов В. Г. Приложение автоматики и кибернетики к растениеводству. — Докл. АН СССР, 1959, т. 126, № 1, с. 207—209.
5. Кармаилов В. Г., Рябова Е. П. Прибор для регистрации относительных изменений скорости водного тока по растению. — В кн.: Сборник трудов по агрономической физике. Л.: Гидрометеоиздат, 1968, вып. 16, с. 81—87.
6. Радченко С. С. Физиологические основы автоматического управления водным режимом растений. Автореф. канд. дис. Л., 1972.
7. Шатилов И. С., Ильницкий О. А., Семин В. С., Радченко С. С. Обоснование алгоритма управления сроком полива растений по почвенно-физиологическим параметрам. — Сельскохозяйственная биология, 1981, т. 16, № 6, с. 924—931.

ALGORITHMS OF OPTIMUM AUTOMATIC MANAGEMENT OF PLANTS WATERING AND BIOTECHNICAL DEVICES FOR THEIR REALIZATION

ILNITSKY O. A.

On the basis of studying relations between environmental conditions and water regime of plants, using a specially developed apparatus, the algorithms of optimum automatic management of irrigation have been elaborated. The algorithms are universal, i. e. true for various plants, geographic regions and soils. Correctness of the algorithms has been proved by experiments with simultaneous recording of parameters describing the water regime and photosynthesis intensity of plants. One of the developed algorithms has been realized as a biotechnical device allowing to carry out the optimum automatical management of plants watering. Using the device under production conditions allows to save 10—10 per cent of irrigation water.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ РАСТЕНИЙ В ИСКУССТВЕННЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

Н. М. ЛУКЬЯНОВА,

кандидат биологических наук

Озеленение производственных помещений с искусственным круглосуточным освещением способствует улучшению санитарно-гигиенических условий труда, сохранению высокой работоспособности персонала.

Чтобы растения эффективно выполняли необходимые в фитодизайне функции, требуется научно обоснованный подбор их ассортимента для внутреннего озеленения. Анализ работ в области светокультуры свидетельствует о том, что исследования были, в основном, посвящены изучению вопросов ускоренного выращивания сельскохозяйственных и цветочных культур /9, 11, 18, 19/, селекции и семеноводства /16, 17/, влияния типов ламп и их спектров на процессы жизнедеятельности растений /2, 3, 21, 22/. Имеющиеся сведения об отношении растений к свету, как правило, носят качественный характер и касаются в большинстве

случаев листопадных растений, произрастающих в естественных условиях /23, 24/. Древесные растения исследовались в меньшей степени, чем однолетние и двулетние и, в основном, при определенных фотопериодах в течение короткого времени. Крайне ограничены данные о влиянии круглосуточного освещения на рост, развитие, особенности функциональной деятельности, приспособительные реакции, пластичность ассимиляционного аппарата вечнозеленых растений.

Цель настоящей работы — выявление приспособительных реакций и характера их изменений у вечнозеленых растений под влиянием длительного непрерывного искусственного освещения.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

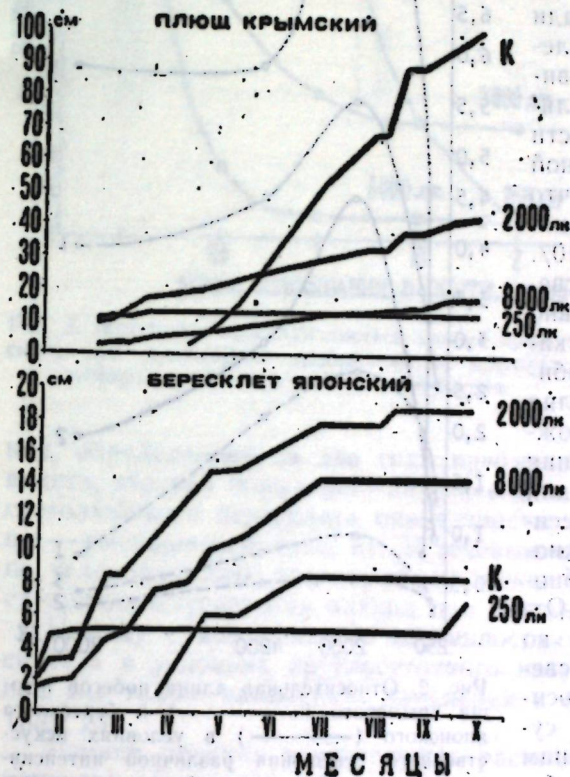
В течение четырех лет изучали бересклет японский, плющ крымский, аукубу японскую пеструю, аукубу японскую одноцветную, различающиеся по степени светолюбия. Растения в возрасте полутора лет помещали в световые камеры с интенсивностью освещения 250, 500, 2000, 4000 и 8000 лк. В качестве источников освещения использовали люминесцентные лампы ЛДЦ-40, наиболее часто применяемые в производственных помещениях. Температура воздуха в камерах поддерживалась на уровне 17—23°, относительная влажность — в пределах 60—80%. Контрольные растения находились в парке под пологом деревьев. Объем сосудов, состав почвы, полив, подкормка одинаковы в вариантах и контроле. Для исследований брали листья в возрасте двух месяцев в течение трех лет.

Количественное и качественное содержание пигментов определяли по методу И. Л. Аэрова, Д. Х. Лихолат /1/, В. Ф. Гавриленко /5/. Интенсивность фотосинтеза и дыхания листьев определяли кондуктометрическим методом В. Л. Вознесенского /4/ на неотделенных от побегов листьях. Повторность определения шестикратная. Световые кривые фотосинтеза определяли на установке В. М. Иванченко, Б. И. Легенченко, М. Н. Гончарика /8/ на отделенных от побегов листьях в токе меченой по углероду углекислоты при искусственном освещении. Метод лазерного возбуждения с последующей регистрацией величины амплитуды флуоресценции листовой пластинки /7/ применен нами с изменением λ (685—695 нм) регистрации флуоресценции

для оценки признака светолюбия /12/. Для анатомических исследований срезы готовились толщиной 18—20 мкм на замораживающем микротоме. Анализ срезов проведен на микроскопе NfPK, микрофото съемка сделана с помощью насадки МФН-11 при увеличении $20 \times 1,1$.

Результаты экспериментов представлены в относительных единицах. За единицу приняты показания контрольных растений в эти же сроки. Считаем необходимым отметить, что весь экспериментальный материал представлен в виде световых кривых, так как мы изучали зависимость функциональной деятельности растений от светового фактора.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ



Биометрические изменения показали, что у исследуемых растений периоды интенсивного роста сменяются относительно покоем, причем смена этих циклов происходит во много раз быстрее, чем в естественных условиях. Так, у бересклета за восемь месяцев пребывания в варианте 2000 лк отмечено десять волн роста, а в контроле и при низкой освещенности — только две (рис. 1).

Отмечены различия в особенностях ростовых процессов теневыносливых и свето-

Рис. 1. Длина побегов вечнозеленых растений в условиях непрерывного искусственного освещения различной интенсивности в течение десяти месяцев с момента постановки в опыт.

любивых растений (рис. 2). Наиболее благоприятным для роста побегов, листообразования и сохранения декоративных качеств бересклета является режим освещения от 2000 до 8000 лк, для плюща — 500—2000 лк, для аукубы японской — до 2000 лк.

Установлено, что искусственное освещение вызывает значительные морфологические изменения листового аппарата (рис. 3). При интенсивности освещения (8000 лк) наряду с измельчением пластинок отмечено увеличение сухой массы единицы площади листа (рис. 4). Прослеживается прямая зависимость между увеличением интенсивности освещения и толщиной листовой пластинки, что хорошо заметно на анатомических срезах /10/.

Интенсивность освещения 8000 лк активно стимулирует рост тканей листа у светолюбивых растений, выявляя потенциальные возможности использования световой энергии для построения общей ассимиляционной поверхности и образования биомассы (рис. 4, 5). Отмечены различия во взаимоположении световых кривых относительно накопления сухой массы по органам растения у светолюбивых бересклета и теневыносливого плюща крымского (рис. 5).

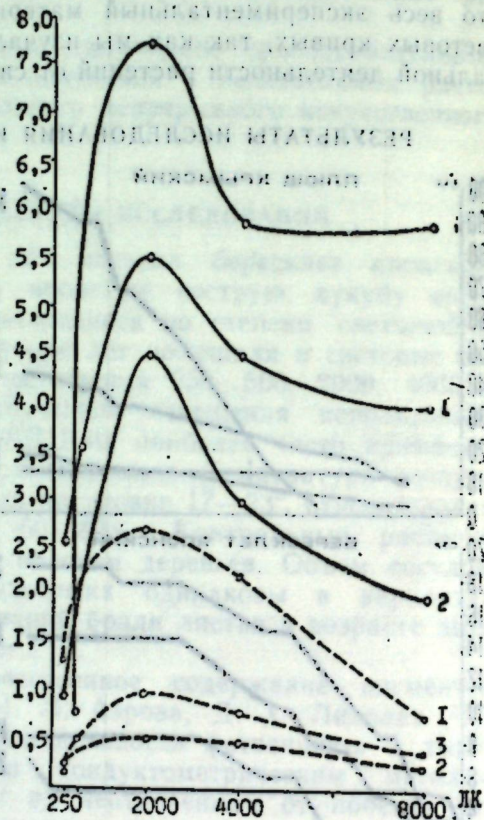


Рис. 2. Относительная длина побегов плюща крымского (---) и бересклета японского (—) в условиях искусственного освещения различной интенсивности при длительном пребывании в опыте: 1 — четыре месяца, 2 — шесть месяцев, 3 — два года. За единицу принята длина контрольных растений в эти же сроки.

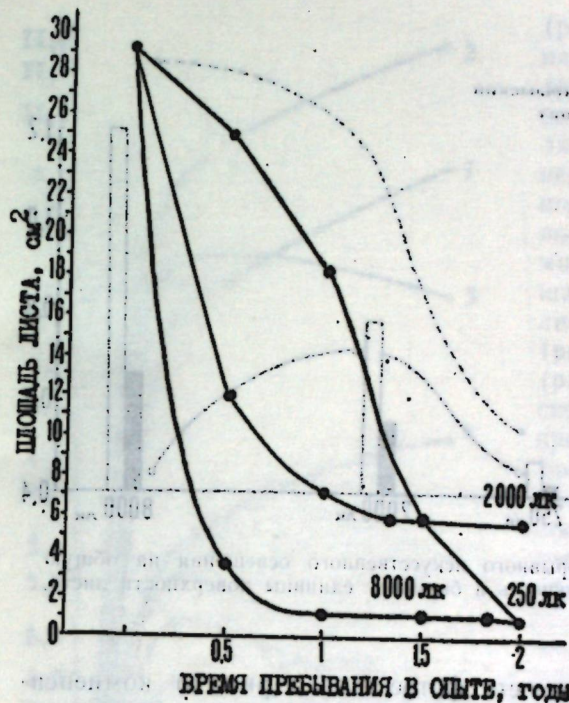


Рис. 3. Изменение площади листьев плюща крымского при длительном пребывании в условиях непрерывного искусственного освещения.

Известно, что изменение роста и морфологических показателей тесно связано с функциональной деятельностью растений (CO_2 -газообменом, состоянием пигментной системы, которые зависят от условий освещения). Отмечена различная направленность интенсивности и продуктивности фотосинтеза в листьях растений, различающихся по степени светолюбия (рис. 6, 7).

При рассмотрении потенциальной продуктивности фотосинтеза среднего растения, определенной за два года пребывания в опыте, можно видеть, что при повышении интенсивности освещения у более светолюбивого бересклета она возрастает, тогда как у плюща — уменьшается (рис. 8). У теневыносливого вида баланс по углероду менее благоприятен; может быть, это и является причиной угнетения плюща при освещении 8000 лк.

Наряду с выявленными особенностями процессов фотосинтеза в условиях круглосуточного искусственного освещения мы также наблюдали изменения в пигментной системе (рис. 9). Ранняя реакция вечнозеленых растений (первые месяцы в опыте) при перенесении их из естественных условий в условия круглосуточного освещения низкой интенсивности (250 лк) выражается в снижении прироста биомассы (рис. 4, 5) из-за уменьшения числа листьев и боковых побе-

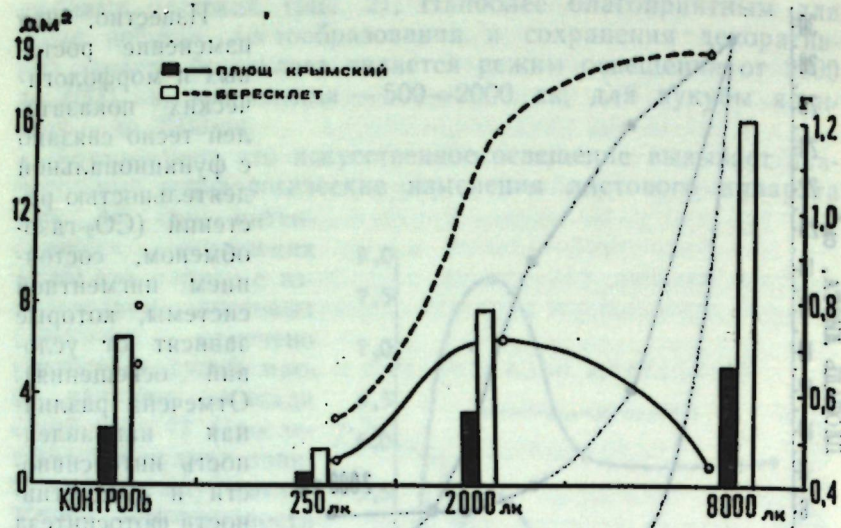


Рис. 4. Влияние непрерывного искусственного освещения на общую ассимиляционную поверхность и биомассу единицы поверхности листа.

гов. Низкая интенсивность фотосинтеза (рис. 6) компенсируется увеличением содержания пигментов (рис. 9), ростом общей площади листовой пластинки (рис. 3), уменьшением ее толщины (рис. 4). В результате достигается положительный углекислотный баланс, обеспечивается выживание растений. Увеличение содержания зеленых пигментов при затенении древесных пород отмечено В. Н. Любименко /14/, Т. Н. Годневым и В. М. Терентьевым /16/, Д. Н. Нестеровичем и Г. И. Маргайликом /20/ и другими.

При перенесении светолюбивых и теневыносливых растений из естественных условий в условия с искусственным освещением сравнительно высокой интенсивности (8000 лк) ускоряется смена циклов «покой — рост» основного побега (рис. 1); более интенсивное отрастание боковых побегов сопровождается укорачиванием междоузлий; уменьшается площадь листьев (рис. 3) при увеличении их сухой массы (рис. 4, 5).

В этих условиях у светолюбивых растений общая площадь листовой поверхности увеличивается (рис. 4) благодаря усиленному листообразованию, накоплению биомассы (рис. 5), увеличению скорости (рис. 6) и продуктивности

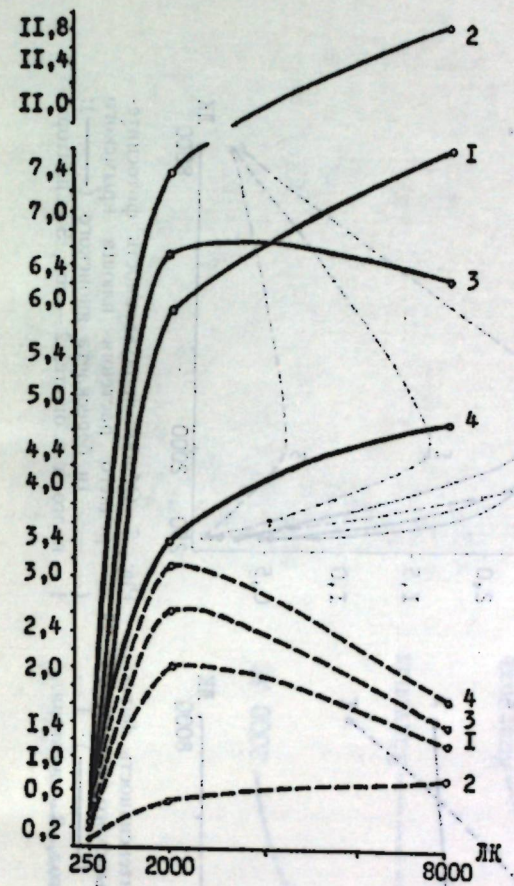


Рис. 5. Накопление сухого вещества органами крымского (—) и бересклета японского (---) через полтора года пребывания в световых камерах с различной интенсивностью освещения: 1 — все растение, 2 — корни, 3 — стебли, 4 — листья. За единицу принято содержание сухого вещества в органах контрольных растений.

лиственной пластинки, общей площади листовой поверхности (рис. 4), снижение содержания хлорофилла (рис. 9), интенсивности и продуктивности фотосинтеза (рис. 6). Все это приводит к сокращению срока жизни растений.

При длительном пребывании теневыносливых растений

(рис. 7) фотосинтеза, накоплению пигментов (рис. 9). У теневыносливых растений подавляются процессы жизнедеятельности, нарушается согласованность между отдельными функциями: уменьшается общая площадь листовой поверхности (рис. 4) и биомассы (рис. 5), снижается скорость (рис. 6) и продуктивность (рис. 7) фотосинтеза, преобладает дыхание, уменьшается содержание хлорофилла (рис. 9), падает фотосинтетическая нагрузка на единицу его количества, теряются декоративные качества (высыхают побеги, опадают листья).

При длительном пребывании в условиях низкой интенсивности освещения (250 лк) как у светолюбивых, так и у теневыносливых растений наблюдается этноляция, усыхание побегов, частичный листопад, уменьшение площади (рис. 3) и толщины (рис. 4) ли-

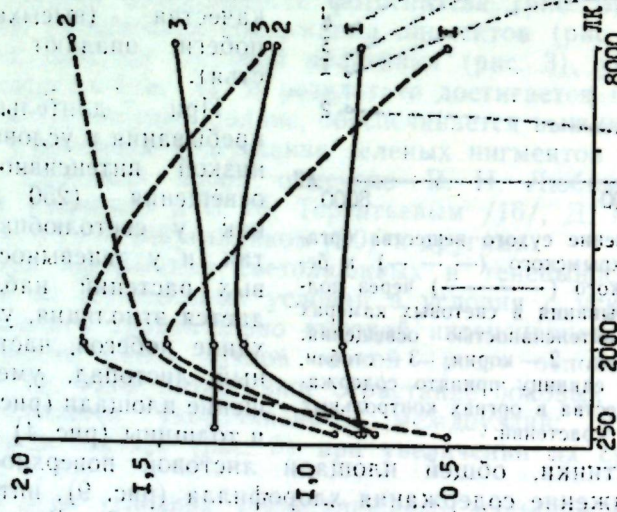


Рис. 6. Относительная листовая поверхность фото- синтеза листьев японского (---) и крымского (—) бересклета японского (—) и бересклета японского (---) в опыте, 1 — полгода, 2 — год, 3 — полтора.

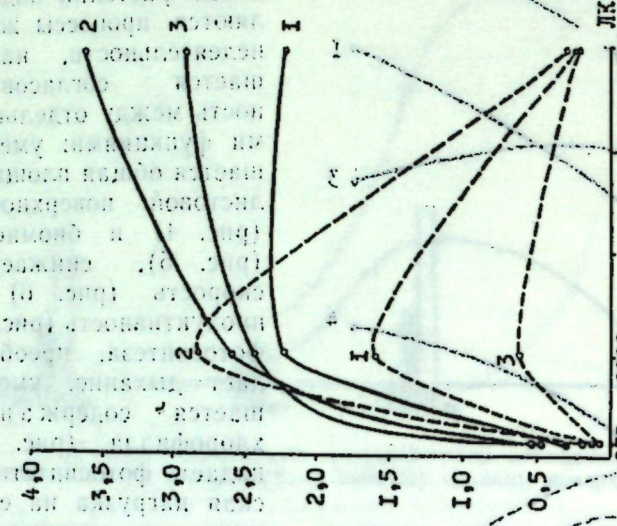


Рис. 7. Общая продуктивность фотосинтеза за среднего растения японского (---) и бересклета японского (—) в опыте, 1 — полгода, 2 — год, 3 — полтора.

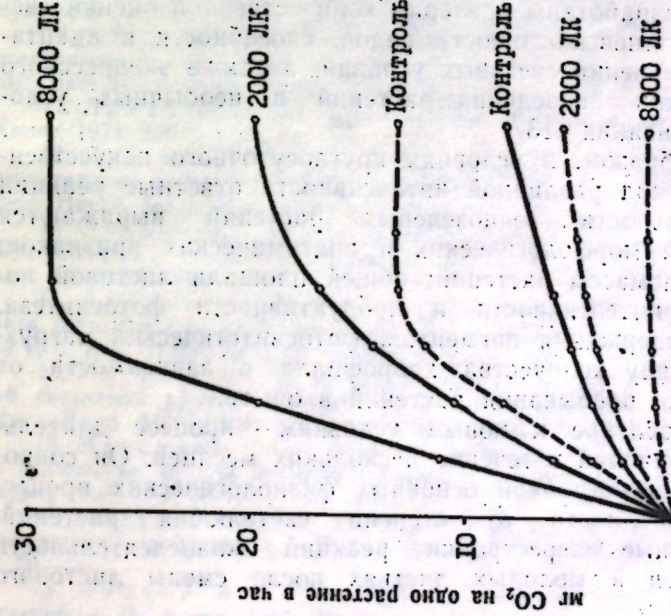


Рис. 8. Потенциальная продуктивность фото- синтеза среднего растения японского (---) и бересклета японского (—) в опыте, 1 — полгода, 2 — год, 3 — полтора.

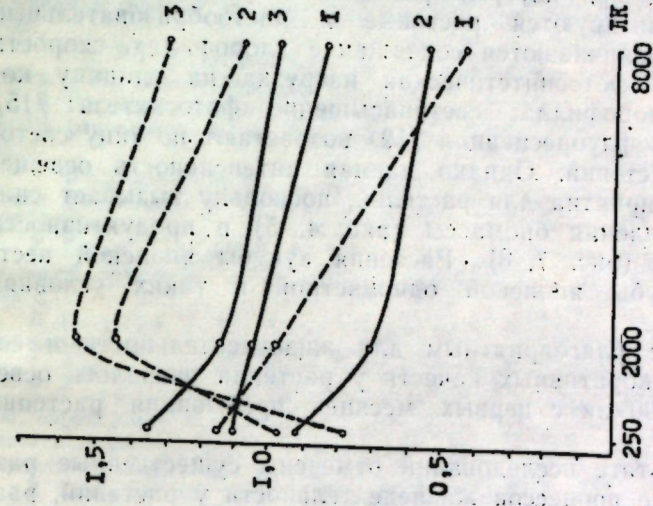


Рис. 9. Относительное содержание хлорофилла «а» в листьях японского (---) и бересклета японского (—) в опыте, 1 — полгода, 2 — год, 3 — полтора.

(плющ крымский) в условиях высокой интенсивности освещения (8000 лк) ранняя реакция сменяется адаптивными изменениями, при которых растения сохраняют декоративность: активизируются ростовые и листообразовательные процессы, увеличиваются содержание хлорофилла, скорость фотосинтеза, фотосинтетическая нагрузка на единицу количества хлорофилла; светонасыщение фотосинтеза /15/ и амплитуда флуоресценции /12/ возрастают по типу светолюбивых растений. Однако данная интенсивность освещения неблагоприятна для растений, поскольку вызывает снижение накопления биомассы (рис. 4, 5) и продуктивности фотосинтеза (рис. 7, 8). Растения аукубы японской пестрой и аукубы японской одноцветной в таких условиях погибают.

Наиболее благоприятным для жизнедеятельности и сохранения декоративных качеств у растений оказалось освещение в 2000 лк с первых месяцев пребывания растений в опыте.

В результате исследований отмечены существенные различия в ходе процессов жизнедеятельности у растений, различающихся по степени светолюбия, при длительном непрерывном искусственном освещении низкой и высокой интенсивности. Разработаны критерии количественной оценки светолюбия и теневыносливости видов, способности к адаптации при изменении световых условий, а также экспрессного прогнозирования поведения растений в необычных условиях выращивания /13/.

Таким образом, в условиях круглосуточного искусственного освещения различной интенсивности ответные реакции жизнедеятельности вечнозеленых растений выражаются в изменении морфологических и анатомических признаков; прироста биомассы растений; общей площади листовой поверхности; интенсивности и продуктивности фотосинтеза, дыхания, содержания пигментов; фотосинтетической нагрузки на единицу количества хлорофилла в зависимости от длительности пребывания растений в опыте.

Приспособление к новым условиям — процесс длительный, протекающий в течение нескольких месяцев. Он сопровождается перестройкой основных физиологических процессов в зависимости от степени светолюбия растений. Адаптационные перестройки реакций жизнедеятельности наблюдаются в молодых листьях после смены листового аппарата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аэров И. Л., Лихолат Д. А. Одновременное изменение в листу пигментов хлоропластов та міцності зв'язку їх с білково-ліпідним комплексом в листках рослини. — Доповіді АН УРСР, 1966, № 12, с. 1566—1601.
2. Воскресенская Н. П. Фотосинтез и спектральный состав света. — М.: Наука, 1965, 312 с.
3. Воскресенская Н. П. Фоторегуляторные аспекты метаболизма растений. — В кн.: Тимирязевские чтения. Т. 38. М.: Наука, 1979, 48 с.
4. Вознесенский В. Л. Кондуктометрический прибор для измерения фотосинтеза и дыхания растений в полевых условиях. Л.: Наука, 1971, 52 с.
5. Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина Л. М. Большой практикум по физиологии растений. М.: Высшая школа, 1978, 392 с.
6. Годнев Т. Н., Терентьев В. М. Влияние светового режима на формирование пигментов и рост сеянцев некоторых древесных пород. — Труды ин-та биологии АН БССР, 1951, № 2, с. 121—130.
7. Голодрига П. Я., Осипов А. В., Суятин И. А. Способ определения генотипической специфичности морозо- и холодоустойчивости растений. — Открытия, изобретения, промышленные образцы, товарные знаки. М., 1972, № 34, с. 9.
8. Иванчанка В. М., Лягенчанка Б. И., Ганчарык М. М. Устаюока для вивучення фотосинтезу у струмені мечанай вуглекіслаты. — Весці АН БССР, сер. біял. навук, 1970, № 3, с. 28—31.
9. Клешнин А. Ф. Растения и свет. Теория и практика светокультуры растений. М.: Изд-во АН СССР, 1954, 456 с.
10. Куликов Г. В., Лукьянова Н. М. О влиянии непрерывного электрического освещения на анатомическое строение листа вечнозеленых растений. — Бюл. Никит. ботан. сада, 1980, вып. 3(43), с. 86—90.
11. Леман В. М. Культура растений при электрическом свете. М.: Колос, 1971, 320 с.
12. Лукьянова Н. М., Осипов А. В. Изучение светолюбия вечнозеленых растений с использованием лазерного световозбуждения. — Бюл. Никит. ботан. сада, 1979, вып. 3(40), с. 77—81.
13. Лукьянова Н. М. Методы подбора вечнозеленых растений для различных условий освещенности. — Бюл. Никит. ботан. сада, 1984, вып. 55, с. 99—102.
14. Любименко В. Н. О чувствительности хлороносного аппарата светолюбивых и световыносливых растений. — Лесной журнал, 1905, № 8, с. 1261—1280; № 9, с. 1435—1449.
15. Лягенчанка Б. И., Лукьянова Н. М., Смирноу А. В. Аб светлавых кривых фотосинтезу некоторых відау вечнозеленых растений. — Весці АН БССР, сер. біял. навук, 1980, № 4, с. 22—28.
16. Максимов Н. А. Культура растений на электрическом свете и применение ее для семенного контроля и селекции. — Науч. агроном. журн., 1925, т. 2, № 78, с. 395—404.
17. Мальчевский В. П. Применение искусственного света для повышения урожайности. — Докл. ВАСХНИЛ, 1938, № 1—2(10—11), с. 70—74.
18. Мошков Б. С. Выращивание растений при искусственном освещении. Л.: Колос, 1966, 288 с.

19. Мошков Б. С. Роль лучистой энергии в выявлении потенциальной продуктивности растений.— В кн.: Тимирязевские чтения. Т. 32. М.: Наука, 1973, 60 с.

20. Нестерович Н. Д., Маргайлик Г. И. Влияние интенсивности света на накопление хлорофилла в хвое сосны обыкновенной и величину древесного прироста.— В кн.: Экспериментальная ботаника. Минск, 1962, с. 105—110.

21. Терентьев В. М., Головнева Н. Б., Федюнькин Д. В., Власова Н. Н., Сидорова Т. В. Действие спектрального состава и интенсивности света на биосинтез органических веществ растениями.— В кн.: Регуляция роста и питание растений. Рига: Зинатис, 1976, с. 185—192.

22. Терентьев В. М., Головнева Н. Б., Федюнькин Д. В. Содержание углеводов в растениях пшеницы в зависимости от качества и интенсивности света.— В кн.: Регуляция роста и питание растений. Вильнюс: Мокслас, 1980, с. 205—309.

23. Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978, 215 с.

24. Шульгин И. А. Растение и свет. Л.: Гидрометеоиздат, 1973, 250 с.

FUNCTIONAL ACTIVITY OF EVERGREEN PLANTS IN THE ARTIFICIAL ECOLOGICAL SYSTEMS

LUKIANOVA N. M.

Adaptive responses and natural regularities of their changes in evergreen plants as influenced by protracted twenty-four-hour artificial illumination have been studied. Considerable differences in the course of vital activity processes in plants differing by photophily degree and adaptation capacity at change or light conditions have been noted. Adaptation of plants to unfavorable conditions of photoculture takes place during few months, being accompanied by reorganization of main physiological processes, depending upon the photophily degree. The quantitative characteristics of plants capacity to the adaptation rebuilding of structure and functions of the photosynthetic apparatus have been obtained.

РЕФЕРАТЫ

УДК 581.1.02:634.2

Системный подход в изучении экологической стойкости растений. Яблонский Е. А.— Труды Никит. ботан. сада, 1985, т. 96, с. 7—25.

Изложена история развития теоретических представлений о физиологических основах устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. На конкретных примерах обоснованы преимущества предлагаемого комплексного, динамического подхода к анализу физиолого-биохимических показателей в системе «факторы — признаки».

Табл. 7, библиогр. 56.

УДК 578088.9:631527

Изменение спектров люминесценции листьев при их охлаждении. Семин В. С.— Труды Никит. ботан. сада, 1985, т. 96, с. 25—33.

Получены спектры возбуждения и спектры регистрации люминесценции листьев вечнозеленых и листопадных растений. Форма спектров связана с видовой и сортовой принадлежностью растений. Показано, что во время замораживания листьев интенсивность люминесценции резко возрастает, и форма спектра изменяется. У дефростированных листьев на спектрах количество экстремумов увеличивается до шести. Сорта и виды растений с неодинаковой устойчивостью к пониженным температурам имеют существенные различия в характере спектров. Инварианты спектров люминесценции листьев могут быть использованы для диагностики термостойкости растений.

Ил. 4.

УДК 591.192

Роль нарингена в углеводном обмене генеративных почек персика в зимне-весенний период. Елманова Т. С.— Труды Никит. ботан. сада, 1985, т. 96, с. 33—40.

Рассматривается направленность изменения содержания крахмала и нарингина в генеративных почках персика во время их зимне-весеннего развития. Установлена прямая корреляция между накоплением крахмала и нарингина в период покоя. Выявлено ингибирующее действие нарингина на амилазную активность. Высказано предположение, что одной из функций нарингина в период покоя почек является регуляция метаболической цепи крахмал \rightleftharpoons сахара.

Ил. 1, табл. 3, библиогр. 13.

Морозостойкость абрикоса в Крыму. **Горшкова Г. А.**

Елманова Т. С., Шолохов А. М., Яблонский Е. А. — Труды Никит. ботан. сада, 1985, т. 96, с. 40—51.

В результате изучения степени морозостойкости генеративных почек 90 сортов абрикоса выявлена различная, зависящая от эколого-географического происхождения сортов, реакция на воздействие отрицательных температур. Повышенной морозостойкостью отличаются сорта из среднеазиатской группы, а также гибриды, полученные от скрещивания сортов среднеазиатской и ирано-кавказской групп. Выделены высокоморозостойкие сорта с хорошими товарными качествами плодов. (Волшебный, Лунник, Шалард № 2, Зардар, Искра и др.).

Ил. 1, табл. 2, библиогр. 11.

УДК 581.11:632:634.63

Взаимосвязь процессов метаболизма как критерий оценки зимостойкости маслины. Доманская Э. Н. — Труды Никит. ботан. сада, 1985, т. 96, с. 51—58.

Методом однофакторного дисперсионного анализа изучалось влияние температурного фактора среды на ряд физиолого-биохимических показателей и сопряженность процессов метаболизма у сортов-индикаторов маслины. Установлено, что зимостойкий сорт характеризуется более высокими показателями силы влияния температуры на динамику углеводов и белкового азота, интенсивность дыхания и оводненности листьев в осенне-зимне-весеннее время и более тесной взаимосвязью дыхательного процесса с углеводным обменом; менее тесной, но достаточно высокой связью сахаров с белковым азотом и оводненностью листьев по сравнению с менее зимостойкими сортами.

Табл. 3, библиогр. 10.

УДК 581.1.036/037:581.12/13

Биоэлектрическая реакция листьев маслины на резкие перепады температуры. Стадник С. А., Доманская Э. Н. — Труды Никит. ботан. сада, 1985, т. 96, с. 58—67.

Изучена динамика изменений биоэлектрической активности листьев маслины в годичном цикле развития, а также параметров биоэлектрических реакций при резких перепадах температуры и различной оводненности листьев. Показано, что параметры биоэлектрических реакций четко зависят от степени раздельного и совместного действия температуры и обезвоживания и могут использоваться при оценке устойчивости к ним исследуемых сортов маслины. Высказано предположение, что ступенчатость биоэлектрического процесса, состоящая в чередовании быстрых и медленных периодов в фазе восстановления биоэлектрической реакции, связана с различными ее механизмами и разной скоростью их функционирования.

Ил. 3, табл. 2, библиогр. 8.

УДК 581.141041:634.64

Повышение экологической стойкости граната с помощью хлорхлоридов. Кучерова Т. П. — Труды Никит. ботан. сада, 1985, т. 96, с. 68—76.

Изучено влияние хлорхлоридов на вегетативный рост побегов граната, оводненность и водоудерживающую способность их тканей; лигнификацию побегов и устойчивость к морозу. Установлено, что оптимальные дозы препарата (1,0 и 1,5%), подавляя рост побегов, ускоряют начало гидролиза лигнина в зимний период, повышают водоудерживающую способность и положительно сказываются на устойчивости зимующих органов к действию отрицательной температуры.

Табл. 4, библиогр. 11.

УДК 581.1:634

Изучение засухоустойчивости абрикоса по комплексу физиологических признаков. Кучерова Т. П., Лищук А. И., Шолохов А. М., Стадник С. А. — Труды Никит. ботан. сада, 1985, т. 96, с. 77—86.

Изучены особенности водного режима, биоэлектрической реакции и фотиндуцированного свечения листьев у сортов абрикоса Шалах, Самаркандский Ранний и их гибридов. На основании установленных закономерностей выделены засухоустойчивые гибриды 1/30, 1/44, 2/50, 2/56, 2/62, 2/64, унаследовавшие от родительского сорта Шалах ряд физиологических признаков — высокую способность тканей удерживать воду при обезвоживании, незначительную величину реального водного дефицита, высокую степень сопряженности между водоудерживающей способностью и температурой воздуха, преобладание синтетических процессов над гидролитическими в наиболее жаркий период лета и др.

Табл. 5, библиогр. 5.

УДК 582.112(02)

Изучение засухоустойчивости плодовых культур в условиях вегетационного опыта. Лищук А. И. — Труды Никит. ботан. сада, 1985, т. 96, с. 86—93.

На основании применения датчиков определения скорости водного тока в ксилеме побегов и измерения их диаметра, а также ряда физиологических параметров обосновывается подход к изучению водного обмена и засухоустойчивости косточковых плодовых культур (абрикос, черешня, алыча) на ранних этапах их роста и развития в условиях вегетационного опыта.

Ил. 1, табл. 3, библиогр. 5.

УДК 581.17

Зависимость водного режима клематисов от гидротермических условий среды. Фалькова Т. В., Фурса Д. И., Фурса В. П., Доношкина Е. А. — Труды Никит. ботан. сада, 1985, т. 96, с. 93—102.

На основе исследования сезонных изменений водного дефицита, общей и относительной оводненности листьев различных ярусов изучена зависимость параметров водного режима растений 13 видов рода *Clematis* L. от гидротермических условий среды. Показано, что ведущими факторами, повышающими стабильность водного режима растений клематиса в условиях Южного берега Крыма являются запасы влаги в почве, дефицит насыщения воздуха и температура корнеобитаемого слоя почвы. Определены оптимальные запасы влаги в почве, обеспечивающие наиболее стабильный водный режим листьев клематиса в летний период в условиях Южного берега Крыма.

Ил. 3, табл. 1, библиогр. 11.

УДК 581.17

Теплоустойчивость БЭР листьев растений с различными ритмами вегетации в условиях Южного берега Крыма. Флькова Т. В., Смирнова Т. А., — Труды Никит. ботан. сада, 1985, т. 96, с. 102—112.

Изучены изменения теплоустойчивости БЭР листьев растений, вегетирующих в условиях ЮБК с сентября—октября по май (*Rosa bulbosa* L., *Bellis sylvestris* Cyr.), с апреля по октябрь (*Inula germanica* L.) и круглый год [*Achnatherum bromioides* (L.) Beauv.]. Ведущими факторами сезонных изменений теплоустойчивости БЭР листьев в природных условиях для зимнезеленых видов являются максимальные и минимальные температуры и влажность воздуха у поверхности почвы, для остальных — максимальная температура и влажность воздуха на высоте 0,5 м. Модификационные изменения теплоустойчивости БЭР листьев зарегистрированы при максимальной температуре среды 26° и выше. Для зимнезеленых видов отмечено неспецифическое повышение теплоустойчивости БЭР листьев в ответ на холодовую закалку клеток. Изменение теплоустойчивости БЭР при нарастающей сухости воздуха определяется влаголюбивостью растений.

Ил. 3, табл. 1, библиогр. 20.

УДК 581.112

Алгоритмы оптимального автоматического управления поливом растений и биотехнические устройства для их реализации. Ильницкий О. А. — Труды Никит. ботан. сада, 1985, т. 96, с. 112—121.

На основе изучения зависимостей между условиями внешней среды и водным режимом растений при помощи специально сконструированной аппаратуры разработаны алгоритмы оптимального автоматического управления поливом. Алгоритмы являются универсальными, т. е. справедливыми для различных растений, географических регионов и почв. Справедливость алгоритмов доказана экспериментами с одновременной регистрацией параметров, характеризующих водный режим растений и интенсивность фотосинтеза. Один из разработанных алгоритмов реализован в виде биотехнического устройства, позволяющего производить оптимальное автоматическое управление поливом растений. Применение устрой-

ства в производственных условиях позволяет экономить 10—20% поливной воды.

Ил. 3, табл. 1, библиогр. 7.

УДК 581.1.03:581.132:635.9

Функциональная деятельность вечнозеленых растений в искусственных экологических системах. Лукьянова Н. М. — Труды Никит. ботан. сада, 1985, т. 96, с. 121—132.

Изучены приспособительные реакции и закономерности их изменений у вечнозеленых растений под влиянием длительного круглосуточного искусственного освещения. Отмечены существенные различия в ходе процессов жизнедеятельности у растений, различающихся по степени светолюбия, способности к адаптации при изменении световых условий. Приспособление растений к неблагоприятным условиям светокультуры происходит в течение ряда месяцев и сопровождается перестройкой основных физиологических процессов в зависимости от степени светолюбия. Получены количественные характеристики способности растений к приспособительной перестройке структуры и функций фотосинтетического аппарата.

Ил. 9, библиогр. 24.

Яблонский Е. А. Системный подход в изучении экологической стойкости растений	7
Семи В. С. Изменение спектров люминесценции листьев при их охлаждении	25
Елманова Т. С. Роль нарингенина в углеводном обмене генеративных почек персика в зимне-весенний период	33
Горшкова Г. А. , Елманова Т. С., Шолохов А. М., Яблонский Е. А. Морозостойкость абрикоса в Крыму	40
Доманская Л. Н. Взаимосвязь процессов метаболизма как критерий оценки зимостойкости маслины	51
Стадник С. А., Доманская Э. Н. Биоэкологическая реакция листьев маслины на резкие перепады температуры	58
Кучерова Т. П. Повышение экологической стойкости граната с помощью хлорхолинхлорида	68
Кучерова Т. П., Лищук А. И., Шолохов А. М., Стадник С. А. Изучение засухоустойчивости абрикоса по комплексу физиологических признаков	77
Лищук А. И. Изучение засухоустойчивости плодовых культур в условиях вегетационного опыта	86
Фалькова Т. В., Фурса Д. И., Фурса В. П., Донушкина Е. А. Зависимость водного режима клематисов от гидро-термических условий среды	93
Фалькова Т. В., Смирнова Т. А. Теплоустойчивость БЭР листьев растений с различными ритмами вегетации в условиях Южного берега Крыма	102
Ильницкий О. А. Алгоритмы оптимального автоматического управления поливом растений и биотехнические устройства для их реализации	112
Лукьянова Н. М. Функциональная деятельность вечнозеленых растений в искусственных экологических системах	121

Yablonsky E. A. A systemic approach in studying the ecological stability of plants	7
Syomin V. S. Change of luminescence spectra of leaves at their cooling	25
Elmanova T. S. Naringenin role in carbohydrate metabolism of peach generative buds during the winter-spring period	33
Gorshkova G. A. , Elmanova T. S., Sholokhov A. M., Yablonsky E. A. Frost-resistance of apricots in the Crimea	40
Domanskaya E. N. Interrelation of metabolism processes as a criterium of evaluating olive winter-hardiness	51
Stadnik S. A., Domanskaya E. N. Bioelectrical response of olive leaves to sharp temperature declines	58
Kucherova T. P. Increasing pomegranate ecological stability by means of chlorocholine-chloride	68
Kucherova T. P., Lishchuk A. I., Sholokhov A. M., Stadnik S. A. Study of apricot drought-resistance according to the complex of physiological features	77
Lishchuk A. I. Study of drought-resistance of stone fruit crops under conditions of a vegetative experiment	86
Falkova T. V., Fursa D. I., Fursa V. P., Donyushkina E. A. Dependence of clematis water regime upon the environmental hydrothermic conditions	93
Falkova T. V., Smirnova T. A. Heat-resistance of bioelectrical response (RER) of leaves of plants with different vegetation rhythms under conditions of South Coast of the Crimea	102
Ilnitsky O. A. Algorithms of optimum automatic management of plants watering and biotechnical devices for their realization	112
Lukianova N. M. Functional activity of evergreen plants in the artificial ecological systems	121

Печатается по постановлению редакционно-издательского совета
Никитского ботанического сада

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В КРЫМУ**

Сборник научных трудов
том 96

Под общей редакцией кандидата биологических наук
Е. А. Яблонского

Редактор **Т. М. Комарова**
Технический редактор **А. И. Левашов**
Корректор **Т. К. Еремина**

Сдано в набор 27.05.1985 г. Подписано к печати 30.12.1985 г. БЯ 07375.
Формат бумаги 60X84. Бумага типографская № 1. Гарнитура литературная.
Печать высокая. Усл. п. л. 6,51, уч.-изд. л. 7,0.
Тираж 500 экз. Заказ 2683. Цена 65 коп.

Филiaal типографии издательства «Таврида», г. Ялта, ул. Свердлова, 35.