64

ВСЕСОЮЗНАЯ ОРДЕНА ЛЕНИНА
АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК
имени В. И. ЛЕНИНА

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО
ЗНАМЕНИ НИКИТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

*Труды, т. LXIV*

# ФИЗИОЛОГИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ДЕКОРАТИВНЫХ И ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ

ЯЛТА — 1974

ВСЕСОЮЗНАЯ ОРДЕНА ЛЕНИНА
АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК
имени В. И. ЛЕНИНА

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
НИКИТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

*Труды, т. LXIV*

# ФИЗИОЛОГИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ДЕКОРАТИВНЫХ И ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ

ЯЛТА — 1974

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

THE STATE NIKITA BOTANICAL GARDENS

*Proceedings, vol. LXIV*

# PHYSIOLOGY OF RESISTANCE IN ORNAMENTAL AND FRUIT PLANTS

YALTA—1974

ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

*Том LXIV* *1974*

# ВЗАИМОСВЯЗЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ И СОПРЯЖЕННОСТЬ ИХ С ВНЕШНЕЙ СРЕДОЙ У РАСТЕНИЙ С РАЗЛИЧНОЙ СТЕПЕНЬЮ ЗИМОСТОЙКОСТИ

*Е. А. ЯБЛОНСКИЙ,*
*кандидат биологических наук*

Изучение физиологических основ устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды является одной из основных задач экспериментальной ботаники. А. И. Опарин (1937) в связи с этим писал, что биологическая характеристика сортов должна осуществляться не только на основе химического анализа веществ, но и путем исследования процессов, лежащих в самой основе жизненных явлений и определяющих физиологические особенности объекта.

А. Л. Курсанов и другие авторы (1938) отмечают ограниченность созданной в свое время химико-физической теории вымерзания и зимостойкости растений, подчеркивая при этом, что температурные воздействия прежде всего нарушают нормальный обмен веществ. Лишь крайние их проявления (низкие отрицательные температуры) разрушают протоплазму, вызывая льдообразование, обезвоживание, коагуляцию биоколлоидов, деформацию структур.

Н. М. Сисакян и Б. А. Рубин (1939) видят причину гибели растений при низких температурах в необратимом смещении ферментных реакций в сторону гидролиза. Следствием температурных воздействий является и изменение энергетического уровня последних (Благовещенский, 1949).

От способности ферментов снижать энергию активации катализируемых реакций зависит скорость протекающих в организме химических превращений. Именно скорость отдельных реакций лежит в основе их согласованности, организованности во времени, сочетаемости в целостную систему, что по мнению А. И. Опарина (1951), составляет специфику жизненных явлений в отличие от физико-химических. Любые, в том числе и температурные, воздействия, которые нарушают эту согласованность, могут в конечном счете привести всю систему к гибели. В качестве примера равномерного снижения скорости всех реакций без ущерба для жизнедеятельности автор называет перестройку обмена веществ под влиянием постепенного охлаждения, вызывающего анабиоз.

Гармоничность перестройки, сохранение согласованности физиологических процессов направлены на то, чтобы не допустить диспропорций между синтезом и гидролизом, не допустить нарушения единства организма и среды (Жолкевич, 1955). Физиология растений, подчеркивает А. Л. Курсанов (1960), должна найти место и значение каждого

изученного ею элементарного явления в общей системе реакций и выяснить, как протекает действие таких систем. Согласованность пространственно разобщенных систем в разных частях растения, по его мнению, осуществляется благодаря транспорту метаболитов. Другими словами, обмен веществ разных органов координируется через процессы их передвижения.

Для решения сложных биологических задач, в том числе и проблемы зимостойкости, необходимы поиски функциональных связей между морфологическими признаками, тонкой структурой протоплазмы, ее физико-химическими свойствами и процессами метаболизма (Белкин, 1961). Один лишь количественный учет тех или иных химических веществ, входящих в состав растения, не в состоянии раскрыть природу зимовыносливости, пока неизвестны направленность и взаимосвязь обменных реакций, обеспечивающие стабильность живой системы, ее устойчивость в условиях меняющихся факторов внешней среды.

Каким же комплексом физиологических особенностей должны обладать растения, устойчивые к неблагоприятным зимним условиям? Таких свойств обнаружено чрезвычайно много, но далеко не все они коррелируют с зимостойкостью. Естественно поэтому стремление исследователей не ограничиваться изучением одного лишь свойства, а брать совокупность признаков, доказывая или предполагая их взаимообусловленность.

Е. В. Лебединцева (1929—1930) связывает повышение у растений водоудерживающей способности зимой с защитным действием сахаров и переходом сложных белков в более простые, с понижением степени набухания коллоидов при увеличении осмотического давления. Критериями высокой морозоустойчивости плодовых культур Д. Ф. Проценко (1939) считает низкую проницаемость протоплазмы и повышенную ее вязкость, большое количество защитных веществ и связанной воды.

И. И. Туманов (1955) и Д. П. Проценко (1955) нашли возможным выделить следующие физиологические признаки морозоустойчивости: отсутствие роста и наличие покоя, низкую оводненность тканей, накопление защитных веществ. Возникновение всех этих особенностей является активной приспособительной реакцией, результатом гармоничной перестройки обмена веществ (Стрекова, 1960; Кардо-Сысоева, 1960). Есть сведения о роли динамичной системы «олигосахариды — фруктоза», регулирующей энергетический баланс посредством ферментного гидролиза (Бабенко, 1971). В. А. Суздальцева и др. (1972), изучая динамику нуклеиновых кислот, белкового обмена и эндогенных регуляторов роста, говорят о тесной связи и взаимозависимости этих сторон метаболизма, но не указывают на степень их сопряженности у разных по зимостойкости сортов яблони, что было бы наиболее интересным.

Вообще экспериментальных данных, которые касались бы вопросов взаимосвязи и согласованности процессов метаболизма и физиологического состояния зимующих растений, сравнительно немного. Большинство авторов, придающих этому значение, ограничиваются априорными выводами из результатов своих исследований, ссылками на литературные источники, что часто влечет за собой противоречивость суждений. Чем, например, объяснить сходный, в общем, характер сезонных превращений углеводов у разных по степени устойчивости растений, отсутствие в ряде случаев четких количественных различий в содержании крахмала, сахаров и т. д.?

Объясняя подобные факты, обычно ссылаются на специфические условия погоды и климата данной местности, на биологические особенности исследуемых объектов, связанные с их эколого-географическим



происхождением и наследственными свойствами. Такие ссылки, конечно, вполне правомерны и обоснованны, но мы полагаем, что в изучении физиологических основ устойчивости растений подход к поискам закономерностей, обусловливающих высокую степень зимовыносливости, надо несколько изменить. Следует обращать внимание не только на то, как изменяется нормальный ход обмена веществ, но и какова мера сопряженности отдельных его сторон между собой и с факторами внешней среды. Не исключено, что сама эта мера окажется более объективным и четким критерием степени морозоустойчивости, чем количественные или качественные признаки и свойства, взятые каждый в отдельности или в простой их совокупности.

А. Л. Курсанов (1972), отмечая важность решения проблемы биологического саморегулирования, говорит о необходимости выяснения сопряженности и соподчиненности отдельных реакций и целых систем, которые осуществляются с помощью регуляторных приспособлений, средств координации и управления на всех уровнях организации растительного организма. Задача эта сложна, но решение ее в связи с проблемой зимостойкости представляется нам особенно актуальным и перспективным как с теоретической, так и с практической точки зрения.

Г. В. Удовенко (1973) указывает, что устойчивость растений обусловливается комплексом физиологических свойств, хотя значение каждого из них далеко не равноценно. Поэтому следует ожидать и различий в величине коррелятивных связей между изменениями физиологических признаков и уровня устойчивости. Однако количественная сторона этих связей в настоящее время совершенно не изучена.

В данной работе мы предприняли попытку восполнить этот пробел и определить количественную меру сопряженности между физиологическими признаками у различных по степени зимостойкости сортов косточковых плодовых.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение взаимосвязей между физиологическими процессами и степени влияния на них ведущих факторов среды, прежде всего температуры, проводили, используя общеизвестные, простые и доступные методы корреляционного, дисперсионного и регрессионного анализов (Плохинский, 1961). Математической обработке был подвергнут многолетний (1959—1973 гг.) экспериментальный материал. Объектом исследования явились зимостойкие и менее устойчивые сорта персика, абрикоса, черешни, сливы и миндаля, у которых систематически с сентября (октября) по март (апрель) один-два раза в месяц определяли динамику содержания сухого вещества и воды в генеративных почках, сахаров и азота в почках и однолетних побегах, активность полифенолоксидазы и пероксидазы, степень набухания коллоидных веществ, интенсивность $CO_2$-газообмена плодоносных побегов, проницаемость тканей для воды, электролитов и органических веществ.

Методика отбора проб для анализа и методы количественного определения перечисленных выше физиолого-биохимических показателей описаны в наших предыдущих публикациях (Яблонский, 1970, 1974; Яблонский и Лищук, 1971). Данные о среднесуточных и минимальных температурах воздуха и количестве осадков получены на метеостанции «Никитский сад», расположенной в районе произрастания опытных деревьев (участки коллекционных насаждений на Южном берегу Крыма). Сравнительная зимостойкость выбранных для исследований сортов по результатам агробиологической оценки либо была известна нам заранее

(Рябов и Рябова, 1969; Костина и др., 1970; Елманов и др., 1969), либо установлена в процессе исследования путем промораживания срезанных веток в холодильной камере. В таблице 1 приведены соответствующие данные о степени повреждаемости генеративных почек (в % от общего их количества) и тканей однолетних побегов (визуально). При дальнейшем изложении результатов нашего исследования, как и в таблице 1, первым всегда будет упоминаться зимостойкий сорт, а вторым — менее устойчивый.

Таблица 1

**Повреждаемость генеративных почек и однолетних побегов плодовых культур после промораживания при —15°**

| Культура | Сорт | % гибели почек | Характер повреждения тканей однолетних побегов |
|---|---|---|---|
| Персик | Кудесник | 18 | Слабо поврежден луб |
| | Эльберта | 30 | Повреждены луб и сердцевина |
| Миндаль | Никитский 62 | 32 | Слабо поврежден камбий |
| | Дагестанский | 95 | Сильно поврежден камбий |
| Слива | Венгерка Мичурина | 3 | Повреждений нет |
| | Никитская Ранняя | 13 | Очень слабые повреждения |

**Реакция сортов на температуру и влажность среды.** Осенне-зимний период, несомненно, играет весьма важную роль в подготовке растений к перенесению комплекса неблагоприятных условий. Он характеризуется не только постепенным понижением температуры, что обеспечивает необходимую перестройку обмена веществ и закаливание, но также и увеличением влажности среды, которое характерно для крымской погоды с ее частыми оттепелями и дождями зимой. Последнее оказывает противоположное влияние на процесс закалки, усиливает рост, ускоряет выход растений из состояния покоя и распускание почек (Нестеров, 1966).

Для темпов накопления сухого вещества и воды в генеративных почках, степени набухания коллоидов, выхода электролитов и органических веществ — для всех этих признаков характерна тенденция к уменьшению количественных показателей от осени к зиме. Этим объясняется их высокая взаимная согласованность, которая свойственна преимущественно зимостойким сортам. Так, корреляция между темпами роста почек и изменением выхода электролитов и органических веществ более тесная у зимостойкой сливы Венгерка Мичурина ($\eta = 0{,}89$), чем у менее устойчивого сорта Никитская Ранняя (0,41 и 0,25).

Весьма показательны в том же плане довольно четкие сортовые различия по степени сопряженности коллоидно-химических свойств и проницаемости тканей однолетних побегов с активностью полифенолоксидазы и пероксидазы (табл. 2).

Таблица 2

**Корреляция между активностью ферментов (полифенолоксидаза + пероксидаза) и некоторыми физиологическими особенностями побегов персика**

| Сорт | Набухание коллоидов | Поглощение воды | Отдача воды | Выход электролитов | Выход органических веществ |
|---|---|---|---|---|---|
| Кудесник | 0,51 | 0,54 | 0,88 | 0,67 | 0,69 |
| Чемпион | 0,32 | 0,20 | 0,31 | 0,29 | 0,1[illegible] |



На активность ферментов в однолетних побегах зимостойкого персика Кудесник существенное влияние оказывают как степень набухания коллоидов, так и проницаемость тканей (выход воды, органических веществ и электролитов). Приведенные в таблице 2 величины корреляционного отношения по этому сорту достоверны. Менее устойчивый сорт Чемпион характеризуется крайне низкими, несущественными показателями связи.

Наряду с изменением ряда физиологических особенностей, связанных между собой в неодинаковой степени у разных по устойчивости сортов, в них происходят не менее закономерные и также взаимообусловленные процессы синтеза, распада и превращений метаболитов. Мысль о возможной связи этих процессов между собой и с физиологическим состоянием зимующих органов растений возникает уже при ближайшем рассмотрении полученных нами экспериментальных данных. Действительно, динамика сухого вещества, общего содержания воды, растворимых углеводов и азота в генеративных почках носит аналогичный характер с тенденцией к увеличению количества метаболитов от осени к весне.

Растворимые углеводы, являясь стабилизирующим фактором для белковых соединений в экстремальных условиях, в значительной степени определяют их содержание как в генеративных почках, так и однолетних побегах. Нами установлено, что большему количеству сахаров обычно соответствует повышенное содержание белкового азота, особенно у зимостойких сортов, имеющих и более высокие показатели связи (табл. 3). В этом случае наиболее четко выступают сортовые различия, которые характеризуются неодинаковой мерой сопряженности углеводного и белкового обмена у зимовыносливых и менее стойких сортов.

Таблица 3

**Корреляция между содержанием белкового азота и сахаров в генеративных почках**

| Культура | Сорт | Корреляционное отношение и критерий его достоверности | |
|---|---|---|---|
| | | $\eta \pm m_\eta$ | $t_\eta$ |
| Персик | Кудесник | 0,83±0,13 | 6,3 |
| | Чемпион | 0,20±0,23 | 0,9 |
| Абрикос | Оранжево-красный | 0,85±0,14 | 6,0 |
| | Кайси | 0,15±0,26 | 0,6 |
| Миндаль | Никитский 62 | 0,92±0,09 | 10,2 |
| | Дагестанский | 0,32±0,34 | 0,9 |
| Черешня | Соперница | 0,96±0,06 | 16,0 |
| | Русалка | 0,78±0,13 | 6,0 |
| Слива | Венгерка Мичурина | 0,84±0,09 | 9,3 |
| | Никитская Ранняя | 0,75±0,11 | 6,8 |

Ритм зимнего развития и роста генеративных почек, не одинаковый для разных сортов, безусловно, отражается на степени корреляции тех или иных физиологических процессов с факторами среды. Одни звенья метаболизма чрезвычайно лабильны на фоне меняющихся условий, что обеспечивает тесную связь между ними, другие подвержены меньшим изменениям, сохраняя относительную стабильность количественных признаков. Физиологическая реактивность или инертность каждой изученной нами элементарной функции жизнедеятельности определяют силу связи, меру сопряженности ее с другими процессами и свойствами, а также с условиями произрастания. Поэтому количественные соотношения этих связей, показателей силы влияния факторов среды у зимостой-

Таблица 4

**Зависимость темпов роста генеративных почек от содержания белкового и небелкового азота**

| Культура | Сорт | Корреляционное отношение ($\eta$), его ошибка ($m_\eta$) и достоверность ($t_\eta$) | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | белковый азот | | небелковый азот | |
| | | $\eta \pm m_\eta$ | $t_\eta$ | $\eta \pm m_\eta$ | $t_\eta$ |
| Персик | Кудесник | 0,71±0,19 | 3,7 | 0,94±0,09 | 10,4 |
| | Эльберта | 0,92±0,12 | 7,6 | 0,98±0,06 | 16,3 |
| Миндаль | Никитский 62 | 0,37±0,25 | 1,5 | 0,57±0,22 | 2,5 |
| | Дагестанский | 0,88±0,14 | 6,2 | 0,85±0,15 | 5,6 |

Таблица 5

**Зависимость степени набухания коллоидов и проницаемости тканей для воды от содержания белкового азота в генеративных почках и побегах сливы**

| Коллоидно-химические свойства и проницаемость | Корреляционное отношение ($\eta$), его ошибка ($m_\eta$) и достоверность ($t_\eta$) | | | |
|---|---|---|---|---|
| | Генеративные почки | | Однолетние побеги | |
| | $\eta \pm m_\eta$ | $t_\eta$ | $\eta \pm m_\eta$ | $t_\eta$ |
| **Сорт Венгерка Мичурина** | | | | |
| Набухание коллоидов | 0,16±0,23 | 0,7 | 0,20±0,23 | 0,8 |
| Поглощение воды | 0,88±0,11 | 8,8 | 0,25±0,23 | 1,0 |
| Отдача воды | 0,87±0,12 | 7,2 | 0,33±0,22 | 1,5 |
| **Сорт Никитская Ранняя** | | | | |
| Набухание коллоидов | 0,53±0,21 | 2,5 | 0,73±0,17 | 4,3 |
| Поглощение воды | 0,97±0,16 | 16,1 | 0,35±0,23 | 1,5 |
| Отдача воды | 0,98±0,05 | 19,6 | 0,22±0,24 | 0,9 |

Таблица 6

**Суммарное влияние температуры и осадков на величину отношения белкового азота к небелковому**

| Культура | Сорт | Показатель силы влияния ($\eta^2$), его ошибка ($m_{\eta^2}$) и достоверность (F) | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Генеративные почки | | Однолетние побеги | |
| | | $\eta^2 \pm m_{\eta^2}$ | F | $\eta^2 \pm m_{\eta^2}$ | F |
| Персик | Кудесник | 0,08±0,08 | 1,0 | 0,23±0,07 | 3,3 |
| | Чемпион | 0,50±0,07 | 6,8 | 0,24±0,07 | 3,5 |
| Абрикос | Зард | 0,07±0,15 | 0,5 | 0,50±0,08 | 6,0 |
| | Кайси | 0,14±0,07 | 2,0 | 0,57±0,07 | 8,4 |
| Миндаль | Никитский 62 | 0,43±0,06 | 7,5 | 0,12±0,08 | 1,4 |
| | Дагестанский | 0,58±0,06 | 8,9 | 0,15±0,08 | 1,8 |
| Слива | Венгерка Мичурина | 0,16±0,06 | 2,7 | 0,29±0,05 | 5,9 |
| | Никитская Ранняя | 0,55±0,03 | 16,6 | 0,48±0,04 | 12,6 |
| Черешня | Соперница | 0,24±0,07 | 3,6 | 0,28±0,06 | 4,5 |
| | Русалка | 0,32±0,06 | 5,4 | 0,29±0,06 | 4,7 |



ких и менее устойчивых сортов будут меняться в зависимости от особенностей исследуемых признаков. Например, высокие темпы накопления сухого вещества в генеративных почках незимовыносливых сортов более тесно коррелируют с содержанием в них белкового и небелкового азота, чем замедленные темпы роста почек у зимостойких растений (табл. 4). Последние характеризуются и более низкими показателями связи коллоидно-химических свойств и проницаемости для воды с содержанием белкового азота (табл. 5), а также силы влияния температуры и осадков на величину соотношения различных форм азота (табл. 6).

Следовательно, отдельные стороны метаболизма и физиологические особенности более или менее взаимосвязаны, и это характеризует разную степень их сопряженности у сортов, устойчивых к зимним неблагоприятным условиям и недостаточно зимостойких. Последние отличаются в одном случае высокими показателями связи, в другом — чрезвычайно низкими, несущественными, что подтверждается результатами корреляционного и дисперсионного анализов.

Выявленная нами в этом плане неоднозначность, разумеется, закономерна и возникает вследствие того, что разные звенья обменных процессов, даже в пределах сорта, неодинаково реагируют на изменение условий среды во время перезимовки растений. Отсюда и различная степень согласованности или ее нарушения между теми или иными признаками. Воздействующие на растения экстремальные факторы внешней среды в различных их сочетаниях, например, ее температуры и влажности, изменяют скорость и направленность физиологических процессов, изменяя тем самым и взаимосвязь отдельных звеньев метаболизма вплоть до полного нарушения систем координации.

**Степень нарушения сопряженности физиологических процессов.** Закономерные изменения в характере и интенсивности физиологических процессов можно наблюдать при исследовании одних и тех же растений в разные зимы, отличающиеся большей или меньшей напряженностью основных элементов погоды. Довольно холодной на Южном берегу Крыма была зима 1971/72 г., когда среднемесячная температура января составляла —1,5°. Абсолютный минимум достигал тогда —10,8°. С сентября по февраль выпало 310,3 *мм* осадков, а годом раньше за такой же период времени — 205,7 *мм*. Январь 1971 г. был значительно теплее — с температурой в среднем за месяц +6° и абсолютным минимумом —5,9°. Следовательно, зима 1971/72 г. по сравнению с предшествующей оказалось не только холоднее, но и более влажной, т. е. весьма неблагоприятной для растений.

Рассматривая данные таблицы 7, можно сделать вывод, что условия зимы 1971/72 г. определенно повлияли на содержание сухого вещества и воды в генеративных почках сливы, снизив соответствующие количественные показатели, причем особенно заметно у незимовыносливого сорта Никитская Ранняя. Коэффициенты регрессии, аналитически выражающие средние значения темпов нарастания сухой массы или воды в почках за осенне-зимний период, также были значительно меньше по величине, чем зимой 1970/71 г. Уменьшились и коэффициенты корреляции, свидетельствующие в то же время о высокой достоверности коэффициентов регрессии, особенно у зимостойкого сорта.

Между общей оводненностью почек и содержанием в них сухого вещества в благоприятные зимы существует весьма тесная корреляция, которая, однако, заметно ослабевает в более холодные. При этом коэффициент регрессии, определяющий скорость нарастания общей оводненности тканей относительно содержания сухого вещества, снижает свою

Таблица 7

**Изменения корреляционных связей некоторых физиологических процессов в осенне-зимние периоды 1970/71 и 1071/72 гг. у сливы**

| Физиологические показатели и их взаимосвязи | Коэффициенты корреляции (r) и регрессии (R), средние значения признака (M) в период зимовки | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1970/71 г. | | | 1971/72 г. | | |
| | r | R | M | r | R | M |
| **Сорт Венгерка Мичурина** | | | | | | |
| Содержание сухого вещества в генеративных почках | 0,99 | 0,016 | 3,6 | 0,99 | 0,011 | 3,6 |
| Общая оводненность генеративных почек | 0,88 | 0,025 | 3,7 | 0,78 | 0,011 | 3,3 |
| Связь между общим содержанием воды и сухого вещества в почках | 0,94 | 1,66 | — | 0,79 | 1,06 | — |
| Связь интенсивности $CO_2$-газообмена плодоносных побегов с температурой | 0,81 | 4,62 | 49 | 0,77 | 2,95 | 38 |
| **Сорт Никитская Ранняя** | | | | | | |
| Содержание сухого вещества в генеративных почках | 0,91 | 0,033 | 4,6 | 0,89 | 0,008 | 4,3 |
| Общая оводненность генеративных почек | 0,81 | 0,098 | 6,8 | 0,69 | 0,025 | 4,1 |
| Связь между общим содержанием воды и сухого вещества в почках | 0,99 | 2,77 | — | 0,88 | 3,53 | — |
| Связь интенсивности $CO_2$-газообмена плодоносных побегов с температурой | 0,92 | 5,70 | 50 | 0,69 | 3,84 | 51 |

величину у зимостойкого сорта, тогда как у менее устойчивого, наоборот, увеличивает.

Наиболее значительны сортовые различия в степени нарушения связи между интенсивностью $CO_2$-газообмена плодоносных побегов и температурой воздуха в течение осенне-зимнего сезона. Холодная зима 1971/72 г. вызвала небольшое снижение величины коэффициента корреляции у зимостойкой сливы и весьма заметное — у менее устойчивого сорта Никитской Ранней. Последний характеризовался также тем, что у него в среднем за весь изучаемый период интенсивность $CO_2$-газообмена практически не изменилась, хотя величина коэффициента регрессии несколько снизилась. Дыхание плодоносных побегов зимостойкого сорта Венгерка Мичурина было менее интенсивным, чем зимой 1970/71 г., а их реакция на повышение температуры была ниже (см. коэффициенты регрессии R). Впрочем, эта же реакция оказалась пониженной также у незимостойкой сливы, но в относительно меньшей степени по сравнению с Венгеркой Мичурина.

Если рассматривать реакцию сортов на условия осенне-зимнего периода сначала в холодную зиму, а затем в последовавшую за ней теплую, можно заметить как бы восстановление нарушенной прежде согласованности, т. е. усиление коррелятивных связей физиологических процессов между собою и со средой. Примером этого служат данные таблицы 8, из которых видно, что активность полифенолоксидазы и пероксидазы в холодный осенне-зимний период 1966/67 г. связана с температурой менее тесно, чем в теплую зиму 1967/68 г. Что касается коэффициентов регрессии рассматриваемого признака по температуре и средних значений суммарной активности ферментов, то в 1967/68 г. они, наоборот, стали меньше по величине, чем в предшествующем сезоне. Следовательно, в пределах одного осенне-зимнего периода изменение температурного режима (постепенное похолодание) вызывает снижение активности ферментов, хотя в целом она оказывается пониженной в годы с более теплой зимой. Однако высокоактивная ферментная деятельность полифенолоксидазы и пероксидазы, а также повышенная реакция



их на температуру у менее зимостойких сортов сохраняется независимо от конкретных условий года.

В данном примере сравниваемые годы отличались следующими особенностями. Среднемесячная температура февраля составляла в 1967 г. 1,3° с абсолютным минимумом —7,7°. С октября по февраль выпало 486,8 *мм* осадков. Соответствующие данные в 1968 г. были 3,9° и —2,7°. Сумма осадков оказалась лишь немного меньшей — 438,8 *мм*.

Закономерности в динамике содержания сухого вещества в генеративных почках и активности ферментов были аналогичными. Величина коэффициентов регрессии в среднем за весь осенне-зимний период 1967/68 г. была больше, чем в предшествующую зиму, возрос и вес сухого вещества, усилились коррелятивные связи. Сказанное выше можно распространить также на данные по динамике общей воды в генеративных почках (см. табл. 8).

Таблица 8

**Изменения корреляционных связей некоторых физиологических процессов в осенне-зимние периоды 1966/67 и 1967/68 гг. у сливы**

| Физиологические показатели и их взаимосвязи в генеративных почках | Коэффициенты корреляции (r) и регрессии (R), средние значения признака (M) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1966/67 г. | | | 1967/68 г. | | |
| | r | R | M | r | R | M |
| **Сорт Венгерка Мичурина** | | | | | | |
| Связь суммарной активности полифенолоксидазы и пероксидазы с температурой | 0,92 | 0,79 | 204 | 0,98 | 0,41 | 136 |
| Содержание сухого вещества | 0,70 | 0,010 | 3,4 | 0,84 | 0,014 | 4,6 |
| Общее содержание воды | 0,88 | 0,009 | 2,7 | 0,93 | 0,014 | 4,2 |
| Связь между содержанием воды и сухого вещества | 0,82 | 0,56 | — | 0,83 | 0,76 | — |
| **Сорт Никитская Ранняя** | | | | | | |
| Связь суммарной активности полифенолоксидазы и пероксидазы с температурой | 0,93 | 1,82 | 292 | 0,96 | 1,07 | 176 |
| Содержание сухого вещества | 0,89 | 0,015 | 4,3 | 0,98 | 0,020 | 5,4 |
| Общее содержание воды | 0,79 | 0,013 | 3,6 | 0,79 | 0,034 | 5,2 |
| Связь между содержанием воды и сухого вещества | 0,95 | 0,95 | — | 0,81 | 1,74 | — |

Когда после холодного года наступал теплый, такую последовательность мы рассматривали как смену неблагоприятных условий более мягкими, которые обеспечивали растениям благополучный исход перезимовки. Но теплые зимы далеко не всегда дают генеративным почкам гарантию от повреждения их низкими температурами. Напротив, внезапные морозы и поздние заморозки могут причинить деревьям больший ущерб, чем суровые зимы без резких перепадов температуры. Именно сорта с ярко выраженной реакцией на оттепели и вообще на повышение температуры среды отличаются крайне низкой зимовыносливостью, и теплые зимы представляют для них немалую опасность.

Смена холодной зимы теплой может вызвать нарушение согласованности некоторых физиологических процессов, выражающееся, например, в ослаблении коррелятивных связей между динамикой накопления сухого вещества и изменением содержания воды в генеративных почках. Слишком резкое увеличение оводненности тканей в конце февраля 1968 г. у сливы Никитская Ранняя оказалось причиной возникновения указанной диспропорции, снизившей коэффициент корреляции с 0,95 в 1966/67 г. до 0,81 в 1967/68 г. О том же свидетельствует возрастание скорости изменения общей оводненности почек в течение осенне-зимнего

сезона относительно содержания в них сухого вещества (увеличение коэффициента регрессии с 0,95 в 1966/67 г. до 1,74 в 1967/68 г., т. е. на 82%). Зимостойкий сорт Венгерка Мичурина оказался в этом смысле действительно устойчивым — коэффициент корреляции между рассматриваемыми признаками практически не изменился (0,82 и 0,83), а регрессия увеличилась по сравнению с предшествующим более холодным годом всего на 20%.

**Мера сопряженности как критерий диагностики.** Из приведенного выше фактического материала следует, что показатели коррелятивных связей, регрессии и силы влияния экстремального фактора (температуры) сами по себе в ряде случаев можно использовать в качестве критерия при оценке сортов на зимостойкость. Особенно перспективны, по нашему мнению, такие критерии, которые получаются путем математического анализа простейших, т. е. легко определяемых экспериментально, физиолого-химических свойств, например, содержания воды и сухого вещества в генеративных почках и растворимых углеводов в однолетних побегах. Последний признак, если принимать во внимание только абсолютные количественные его значения, следует признать весьма ненадежным критерием. Содержание отдельных форм сахаров, как и их суммы, может быть бо́льшим или меньшим независимо от степени устойчивости сортов.

Для физиологической оценки сортов абрикоса различного эколого-географического происхождения в качестве критерия диагностики мы приняли величину (и знак) коэффициента корреляции между общим содержанием сахаров в однолетних побегах и изменением температуры воздуха в течение всего периода зимовки 1968/69 г. (с сентября по апрель). Результаты корреляционного анализа сведены в таблицу 9.

Таблица 9

**Корреляция между суммой растворимых углеводов в однолетних побегах абрикоса и температурой среды**

| Сорт | Сроки цветения | Коэффициент корреляции |
|---|---|---|
| Семенной Поздноцветущий | Поздний | —0,74 |
| Выносливый | Средний | —0,68 |
| Маньчжурский | Ранний | —0,62 |
| Махровый Красный | » | —0,45 |
| Нахичеванский | » | —0,19 |
| Золотисто-желтый | » | +0,12 |

Наиболее тесная обратная корреляция динамики сахаров с температурным режимом во время зимовки наблюдается у сортов абрикоса местной селекции с поздним и средним сроками цветения. Эти сорта — Семенной Поздноцветущий и Выносливый — отличаются повышенной зимостойкостью и хорошим качеством плодов. Другие — Маньчжурский, Махровый Красный, Нахичеванский и Золотисто-желтый — значительно менее выносливы к неблагоприятным условиям (особенно зимне-весеннего периода) вследствие слишком раннего цветения. Количественные изменения суммы сахаров в их однолетних побегах слабее коррелируют с температурой, а нередко такая связь практически вообще отсутствует. Перечисленные выше четыре сорта интродуцированы в Крым из Приморского края, Японии, Армении и Китая соответственно.



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Методами корреляционного, регрессионного и дисперсионного анализов экспериментальных данных установлены следующие различия в степени взаимосвязи физиологических процессов и сопряженности их с внешней средой между зимостойкими и менее устойчивыми сортами персика, абрикоса, черешни, сливы и миндаля в период их зимовки.

1. Зимостойкие сорта отличаются от менее устойчивых тесной корреляцией темпов роста почек с выходом электролитов и органических веществ, активности полифенолоксидазы и пероксидазы с коллоидно-химическими свойствами и проницаемостью тканей, динамики сахаров с содержанием белкового азота. Более тесная корреляция темпов роста почек с динамикой обеих форм азота, коллоидно-химических свойств и проницаемости тканей с количеством белкового азота, наоборот, имеет место у незимовыносливых сортов. Для последних характерна также бо́льшая сила суммарного влияния температуры и осадков на величину отношения белкового азота к небелковому.

2. Смена теплой зимы последовавшей за нею холодной вызывает ослабление коррелятивных связей между содержанием воды и сухого вещества в генеративных почках, интенсивностью $CO_2$-газообмена и температурой среды, причем в большей степени у незимостойких сортов. При смене холодной зимы теплой связь активности ферментов дыхания с температурой, наоборот, усиливается. Корреляция же между динамикой воды и сухого вещества в генеративных почках нарушается, вследствие чего у менее устойчивого сорта значительно возрастают темпы увеличения общей оводненности тканей относительно содержания сухого вещества.

Таким образом, изучение взаимосвязей физиологических процессов и степени влияния на них условий среды, определение количественной меры сопряженности между ними позволяет полнее характеризовать особенности сорта, его поведение и реакцию на экстремальные факторы. Показатели коррелятивных связей, регрессии и силы влияния условий среды можно использовать в качестве критерия при оценке сортов плодовых культур на зимостойкость.

## ЛИТЕРАТУРА

Бабенко В. И., 1971. Физиологическая роль олигосахаридов в онтогенезе злаковых растений. С.-х. биология, т. 6, № 1.

Белкин Н. И., 1961. Зимостойкость растений (факторы зимостойкости). Изд-во «Штиинца», Кишинев.

Благовещенский А. В., 1949. Типы активирования ферментов. Тр. ин-та физиологии растений, т. 6, вып. 2. М.

Елманов С. И., Яблонский Е. А., Шолохов А. М., 1969. Анатомо-морфологические исследования цветковых почек абрикоса в связи с их зимостойкостью. Тр. Гос. Никитского бот. сада, т. 40.

Жолкевич В. Н., 1955. К вопросу о причинах гибели растений при низких положительных температурах. Тр. ин-та физиологии растений, т. 9.

Кардо-Сысоева Е. К., 1960. К изучению природы морозоустойчивости растений на Крайнем севере. В сб.: «Физиология устойчивости растений». Изд-во АН СССР. М.

Костина К. Ф., Рябов И. Н., Гуф З. В., Волошина А. А., 1970. Каталог коллекции сортов плодовых культур Гос. Никитского бот. сада (косточковые породы). Крымиздат, Симферополь.

Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н., Морозов А. С., 1938. Влияние температуры на обратимое действие инвертазы в растениях в связи с их холодо- и жароустойчивостью. Изв. АН СССР, № 1.

Курсанов А. Л., 1960. Взаимосвязь физиологических процессов в растении. Изд-во АН СССР, М.

Курсанов А. Л., 1972. Проблема биологического саморегулирования и физиология растений. Физиол. растений, т. 19, вып. 5.

Лебединцева Е. В., 1929—1930. Опыт изучения водоудерживающей способности у растений в связи с их засухо- и морозоустойчивостью. Тр. по прикладной бот. генетике и селекции, т. 23, вып. 2.
Нестеров Я. С., 1966. Влияние повышенной влажности на прохождение периода покоя у плодовых культур. Докл. АН СССР, т. 169.
Опарин А. И., 1937. Ферментная система как основа физиологических признаков у растений. Изв. АН СССР, № 6.
Опарин А. И., 1951. Жизнь. Журн. общей биологии, т. 12, № 6.
Плохинский Н. А., 1961. Биометрия. Изд-во Сибирск. отд. АН СССР, Новосибирск.
Проценко Д. Ф., 1939. Физиологическое обоснование зимостойкости плодовых культур. В «Сб. научно-исследовательских работ Азово-Черноморского с.-х. ин-та», № 8.
Проценко Д. П., 1955. І. В. Мічурін і проблема зімостійкості плодових культур. Наук. зап. Київськ. ун-ту, т. 13, вип. 15.
Рябов И. Н., Рябова А. Н., 1969. Итоги первичного испытания черешни в Степном отделении Государственного Никитского ботанического сада. В сб.: «Сортоизучение косточковых плодовых культур на юге СССР». Изд-во «Колос», М.
Сисакян Н. М., Рубин Б. А., 1939. Действие низких температур на обратимость ферментных реакций в связи с зимостойкостью растений. Биохимия, т. 4, № 2.
Стрекова В. Ю., 1960. Вязкость протоплазмы листьев некоторых теплолюбивых растений, закаленных к холоду переменными температурами. Физиол. растений, т. 7, вып. 4.
Суздальцева В. А., Леонченко В. Г., Лебедев А. В., 1972. Физиолого-биохимические основы зимостойкости яблони. В сб.: «Научные достижения — в практику». Тамбов.
Туманов И. И., 1955. О физиологических основах зимостойкости растений. Вестн. АН СССР, т. 5, № 25.
Удовенко Г. В., 1973. Характер защитно-приспособительных реакций и причины разной устойчивости растений к экстремальным воздействиям. Тр. по прикл. бот., генетике и селекции, т. 49, вып. 3.
Яблонский Е. А., 1970. Темпы роста плодовых почек и зимостойкость сортов абрикоса, персика и миндаля. Тр., Гос. Никитского бот. сада, т. 46.
Яблонский Е. А., 1974. Активность полифенолоксидазы и пероксидазы в связи с различной зимостойкостью сортов персика и сливы. Бюл. Гос. Никитского бот. сада, вып. 1(23).
Яблонский Е. А., Лищук А. И., 1971. Методика физиологической оценки устойчивости южных плодовых культур. Ялта.

## RELATIONSHIPS OF PHYSIOLOGICAL PROCESSES AND THEIR CONNECTION WITH ENVIRONMENT IN PLANTS WITH VARIOUS DEGREE OF WINTER-HARDINESS

*E. A. YABLONSKY*

### SUMMARY

Relationships of physiological processes and their connection with environmental temperature and moisture in winterhardy and non-hardy varieties of stone crops were studied under conditions of Southern Coast of the Crimea, using correlation, regression and dispersion alalyses of experimental data. It was stated that winterhardy varieties are remarkable for close correlation of rate of generative buds growth with colloid-chemical properties and permeability of tissues, with polyphenoloxidase and peroxidase activity, as well as for correlation of sugar dynamics with protein nitrogen content. Non-winterhardy varieties are characterized by stronger influence of environmental factors on value of protein and non-protein nitrogen relation. The alternation of warm and cold winters results in changes of correlative connections value, and different extent of their disorder. Basing on the example of sugar dynamics correlations in one-year apricot shoots with temperature, possibility of application of corresponding connection indices has been shown as a criterium at estimation of the varieties for winter-hardiness.

ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

*Том LXIV* *1974*

# ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ И ВЗАИМОПРЕВРАЩЕНИЙ УГЛЕВОДОВ В ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОЧКАХ И ОДНОЛЕТНИХ ПОБЕГАХ ПЕРСИКА

*Т. С. ЕЛМАНОВА,*
*кандидат биологических наук*

Многочисленными исследованиями установлено, что зимостойкость растений обусловлена, в частности, содержанием углеводов (Максимов, 1913; Туманов, 1940; Проценко и Полищук, 1948; Проценко, 1958; Проценко, Богомаз, 1960; Оголевец, 1960; Сергеев, Сергеева, Мельников, 1961; Яблонский, 1964; Соловьева, 1967; Жулавская, 1967; Lidforss, 1907; Levitt, 1956; Heber, 1958; Sakai, 1960). Однако большинство работ, касающихся этой проблемы, посвящено древесным лесным и семечковым плодовым породам. Крайне недостаточно изучен углеводный обмен у косточковых плодовых (абрикос, персик), обладающих довольно низкой зимостойкостью. В связи с этим мы попытались выяснить изменения в содержании отдельных форм углеводов, происходящие в осенне-зимний и весенний периоды в однолетних побегах и генеративных почках персика.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа проведена в 1967—1970 гг. на базе коллекционных насаждений Государственного Никитского ботанического сада. Участок расположен на Южном берегу Крыма.

Южнобережная зона является северной окраиной субтропического климатического пояса. Характерная особенность климата этой зоны — крайнее непостоянство температуры воздуха в зимнее время. Зимой морозы часто сменяются продолжительными оттепелями со сравнительно высокими температурами (16—18°).

Для исследования были взяты сорта персика, относящиеся по классификации И. Н. Рябова (1939) к трем эколого-географическим группам: северокитайской (Арп, Лодзь Ранний, Зафрани Средний, Пушистый Ранний), иранской (Рот Фронт, Гоум Клинг, Оранж Клинг, Турист) и ферганской (Ферганский Белый, Ферганский Желтый). Возраст растений 8—9 лет.

Пробы для анализов (побеги и почки) брали с верхней части однолетних побегов равномерно по всей кроне. Динамика накопления крахмала в почках исследовалась гистохимически с помощью реактива Люголя, в побегах — колориметрически (Ястрембович и Калинин, 1962). Содержание сахаров определялось в спиртовом экстракте методом

нисходящей хроматографии на бумаге (система растворителей: н-бутанол-ледяная уксусная кислота — вода в соотношении 4 : 1 : 1 (Zimmermann, 1957). Концентрацию сахаров в элюате устанавливали с помощью фенола (Зайцева и Афанасьева, 1957).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

**Динамика содержания крахмала в однолетних побегах.** У персика северокитайской, иранской и ферганской групп крахмал в однолетних побегах локализуется в перимедуллярной зоне, сердцевинных лучах и коровой паренхиме. Общее количество его в этих тканях подвержено значительным изменениям в течение осенне-зимне-весеннего периода.

Наиболее обогащены ткани побегов крахмалом в осеннее время, когда количество его у отдельных сортов достигает 15% на сухое вещество. Этот полисахарид подвергается гидролизу, который усиливается в зимние месяцы. Однако в условиях Южного берега Крыма полного гидролиза крахмала в побегах персика даже в самый холодный период года не наблюдается.

Весной перед началом бутонизации отмечается ресинтез крахмала, но весеннее накопление его примерно в 2—5 раз слабее, чем осеннее. В период цветения содержание этого углевода снова несколько понижается, что по-видимому, связано с превращением его в сахара и оттоком последних в цветки.

Нами установлено, что содержание крахмала в побегах обнаруживает тесную положительную зависимость от температуры воздуха. По данным полного корреляционного анализа, усиленное накопление крахмала отмечается при среднесуточных температурах порядка 11,4°—18,8°. Выявлены достоверные различия в степени связи у различных по зимостойкости сортов. Так, значения $\eta^2$ у сортов зимостойкой группы выше, чем у сортов менее стойкой иранской группы ($0{,}87 \pm 0{,}01$ и $0{,}72 \pm 0{,}02$ соответственно). Высокая степень связи у зимостойких сортов свидетельствует о быстрой реакции их на изменение температуры окружающей среды.

**Содержание и локализация крахмала в тканях генеративных почек.** Гистохимическое изучение динамики крахмала в генеративных почках персика показало, что накопление его начинается в период дифференциации. Сначала небольшие количества крахмала появляются в тканях основания почки, затем с наступлением интенсивного органогенеза возрастает и его синтез. Зерна крахмала постепенно заполняют все основание почки, цветоложе и пестик и начинают откладываться в кроющих чешуйках, достигая максимума в этих частях цветка в фазе «материнские клетки пыльцы — мейоз». В дальнейшем, с момента начала процессов формирования пыльцы, крахмал в тканях основания почки и кроющих чешуек подвергается гидролизу, а крахмалообразование перемещается в пыльники: сначала в стенки пыльника, затем в пыльцевые зерна. Максимум накопления крахмала в последних отмечается в фазе «двуклеточная пыльца». Перед самым цветением крахмал в почках гидролизуется и во время цветения полностью отсутствует. Установлено, что у зимостойких сортов северокитайской группы, а также у сорта Ферганский Белый содержание крахмала в осенне-зимний период ниже, чем у сортов иранской группы.

Следовательно, зимой ткани генеративных почек зимостойких сортов содержат меньше крахмала, чем сортов менее устойчивых.

**Динамика содержания сахаров в однолетних побегах.** Методом бумажной хроматографии установлено, что спиртовые экстракты из однолетних побегов персика северокитайской, ферганской и иранской групп содержат три основных сахара: глюкозу, фруктозу и сахарозу.



Поздней осенью (в ноябре) наблюдается появление рафинозы, а зимой обнаруживается также и стахиоза. Последняя у сортов северокитайской и ферганской групп образуется в начале января, а у растений иранской группы — в основном в феврале.

Результаты исследования изменений общего содержания растворимых углеводов в побегах персика в осенне-зимне-весеннее время 1967—1968 гг. показали, что оно закономерно увеличивается от осени к зиме, достигая максимума в декабре-феврале (табл. 1). У сортов северокитайской группы начиная с марта, а у сортов иранской и ферганской групп в апреле содержание растворимых углеводов снизилось.

Из данных таблицы 1 следует, что на интенсивность накопления растворимых углеводов существенное влияние оказывают сортовые особенности, связанные с различным эколого-географическим происхождением сортов и неодинаковой устойчивостью их к неблагоприятным условиям. Так, в 1968 г. в побегах сортов северокитайского и ферганского происхождения количество их в феврале и апреле было выше, чем у сортов иранской группы.

Особенно четко эти различия проявились в осенне-зимне-весенний период 1968—1969 гг., характеризовавшийся ранней холодной осенью и зимой с частыми оттепелями. В этот период сорта северокитайской группы на протяжении всех сроков исследования обладали повышенным содержанием сахаров по сравнению с сортами иранской группы.

Подобная закономерность отмечена и у различных по стойкости сортов ферганской группы (см. табл. 1).

Несмотря на то, что содержание сахаров в побегах имело общую тенденцию к увеличению в зимнее время и снижению весной, количество их колебалось на протяжении всех сроков исследования. Для объяснения этого факта мы попытались выявить корреляционную связь между содержанием сахаров и изменением температуры воздуха. В результате было установлено, что зависимость накопления сахаров от температуры воздуха обратно прямолинейна, а сила связи у сортов различных эколого-географических групп неодинакова. У сортов иранской группы коэффициент корреляции довольно низкий ($r = 0{,}44$, $P = 0{,}999$). Относительно слабая зависимость накопления сахаров от температуры воздуха и у сортов ферганской группы ($r = 0{,}48$, $P = 0{,}999$). Несколько выше коэффициент корреляции у сортов северокитайской группы ($r = 0{,}64$, $P = 0{,}999$). Как видно из приведенных цифр, сила связи между накоплением сахаров и температурой воздуха сравнительно невысокая. Это можно объяснить тем, что сахара довольно лабильны, легко вовлекаются в процессы метаболизма растения, а также являются основным субстратом для процессов дыхания. Между тем зимостойкие сорта обнаруживают все-таки более тесную связь с температурой воздуха, чем нестойкие.

Суммарное содержание сахаров дает нам лишь общую картину накопления и взаимопревращения отдельных их форм. Анализ динамики накопления различных форм растворимых углеводов выявил неодинаковую долю их участия в общем составе сахаров.

Так, содержание сахарозы в 1967—1968 гг. у всех изучаемых сортов увеличивалось к началу зимы. Зимой количество ее у большинства сортов несколько снижалось и лишь у сортов Оранж Клинг и Пушистый Ранний немного возросло.

В начале весны синтез сахарозы возобновляется, к началу вегетации он сменяется частичным гидролизом. Исключение составил сорт

Таблица 1

**Динамика содержания сахаров в однолетних побегах у сортов персика различных эколого-географических групп (в % на абсолютно сухое вещество) 1967—1968 гг.**

| Сорт | Дата | Глюкоза | Фруктоза | Сахароза | Рафиноза | Стахиоза | Сумма сахаров |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Северокитайская группа** | | | | | | | |
| Лодзь Ранний | 10/X 1967 | 1,06 | 0,54 | 0,34 | 0 | 0 | 1,94 |
| | 1/II 1968 | 0,70 | 1,16 | 2,66 | 0,76 | 0,62 | 5,20 |
| | 3/IV 1968 | 0,71 | 1,05 | 1,63 | 0 | 0 | 3,39 |
| Пушистый Ранний | 10/X 1967 | 0,95 | 1,11 | 1,58 | 0 | 0 | 3,60 |
| | 1/II 1968 | Следы | 0,74 | 2,20 | 0,95 | 0,71 | 4,63 |
| | 3/IV 1968 | 0,32 | 0,64 | 1,91 | 0,0 | 0 | 2,87 |
| Зафрани Средний | 10/X 1967 | 0,50 | 0,64 | 1,17 | 0 | 0 | 2,31 |
| | 1/II 1968 | 0,85 | 1,02 | 2,91 | 1,21 | 1,07 | 7,06 |
| | 3/IV 1968 | 0,52 | 1,30 | 1,70 | 0 | 0 | 3,52 |
| Ранний Александра | 10/X 1967 | — | — | — | — | — | — |
| | 1/II 1968 | 0,88 | 1,55 | 1,76 | 0,99 | 0,33 | 5,51 |
| | 3/IV 1968 | 2,07 | 0,96 | 1,08 | 0 | 0 | 4,11 |
| **Иранская группа** | | | | | | | |
| Гоум Клинг | 10/X 1967 | 0,19 | 0,20 | 1,24 | 0 | 0 | 1,63 |
| | 1/II 1968 | Следы | 0,37 | 1,60 | 0,38 | 0,27 | 2,62 |
| | 3/IV 1968 | 0,14 | 0,61 | 1,50 | 0 | 0 | 2,25 |
| Рот Фронт | 10/X 1967 | 0,45 | 0,59 | 1,49 | 0 | 0 | 2,53 |
| | 1/II 1968 | 0,26 | 0,75 | 1,77 | 0,68 | Следы | 3,46 |
| | 3/IV 1968 | 1,48 | 1,34 | 3,12 | 0 | 0 | 5,94 |
| Турист | 10/X 1967 | 0,56 | 0,73 | 2,18 | 0 | 0 | 3,47 |
| | 1/II 1968 | 1,35 | 1,20 | 0,57 | 0,63 | 0,66 | 4,41 |
| | 3/IV 1968 | 0,57 | 0,73 | 2,64 | 0 | 0 | 3,94 |
| Оранж Клинг | 10/X 1967 | 0,46 | 0,31 | 1,85 | 0 | 0 | 2,62 |
| | 1/II 1968 | 0,26 | 1,06 | 2,39 | 1,20 | 0 | 4,91 |
| | 3/IV 1968 | 0,15 | 0,32 | 2,50 | 0 | 0 | 2,97 |
| **Ферганская группа** | | | | | | | |
| Ферганский Белый | 10/X 1967 | 1,25 | 1,49 | 1,68 | 0 | 0 | 4,42 |
| | 1/II 1968 | 0,84 | 1,61 | 1,50 | 1,12 | 1,49 | 6,56 |
| | 3/IV 1968 | 0,45 | 0,67 | 2,60 | 0 | 0 | 3,72 |
| Ферганский Желтый | 10/X 1967 | 0,79 | 0,60 | 1,43 | 0 | 0 | 2,82 |
| | 1/II 1968 | 0,39 | 1,14 | 0,85 | 0,31 | 0,67 | 3,36 |
| | 3/IV 1968 | 0,33 | 0,66 | 1,00 | 0 | 0 | 1,99 |

Рот Фронт, в побегах которого сахароза синтезировалась в течение всей весны.

Накопление этого дисахарида в осенне-зимний период 1968/69 г. отмечалось в более ранние сроки, чем в 1967/68 г. и у большинства сортов закончилось в ноябре, а у сортов Оранж Клинг и Ферганского Желтого значительное его количество отмечалось уже в октябре. Зимой содержание сахарозы удерживалось примерно на одном уровне. В апреле, во время начала вегетации, количество ее у сортов северокитайской группы, а также у сорта Ферганский Белый (ферганская группа) по сравнению с зимним содержанием уменьшилось. Только у сортов иранского происхождения наблюдалось некоторое накопление сахарозы.

Характерно, что в конце зимы побеги сортов более зимостойкой северокитайской группы имели в среднем несколько больше сахарозы



по сравнению с побегами сортов менее зимостойкой иранской группы (см. табл. 1).

Зимостойкий сорт Ферганский Белый также содержал в феврале больше сахарозы, чем менее зимостойкий сорт Ферганский Желтый, относящийся к той же эколого-географической группе, что и первый.

Несколько иной характер имеет динамика содержания фруктозы. В 1967—1968 гг. накопление ее наблюдалось до конца ноября. В зимний период содержание этого сахара сильно колебалось, но к концу зимы у большинства сортов отмечалось некоторое возрастание его по сравнению с декабрем. Увеличение количества фруктозы продолжалось и ранней весной, и лишь перед началом вегетации (в апреле) содержание ее несколько снизилось.

В 1968—1969 гг. содержание фруктозы уже в октябре было довольно высоким. Несколько снизившись в ноябре, зимой оно снова возросло. Весной количество ее по сравнению с зимним содержанием несколько уменьшилось. Содержание фруктозы в зимнее время у сортов различных эколого-географических групп персика в 1967—1968 и 1968—1969 гг. было примерно одинаковым.

Динамика накопления глюкозы имеет аналогичный характер, но в количественном отношении однолетние побеги, как правило, глюкозы содержат меньше, чем фруктозы.

Накопление моно- и дисахаров осенью происходит, вероятно, в результате оттока ассимилятов из листьев и частичного гидролиза крахмала. Возрастание количества растворимых углеводов зимой обусловлено гидролизом крахмала. Однако полного параллелизма между интенсивностью гидролиза крахмала и степенью накопления сахаров не наблюдается. На основании корреляционного анализа установлено, что между накоплением сахаров и крахмала в однолетних побегах у сортов различного эколого-географического происхождения существует обратная криволинейная связь. Однако сила связи довольно слабая и не превышает 22%. Вычисление корреляционных отношений крахмал : моносахара и крахмал : сахароза показало, что между содержанием этих веществ также имеется взаимосвязь, причем величина $\eta$ у сортов северокитайской и иранской групп выше для содержания крахмала и накопления сахарозы, а у сортов ферганской группы содержание крахмала больше коррелирует с накоплением моносахаридов. Данные корреляционного анализа свидетельствуют о неодинаковой силе связи у сортов различных по степени зимостойкости групп персика: наиболее высокими показателями корреляционного отношения крахмал : моносахара и крахмал: сахароза характеризуются побеги сортов относительно зимостойкой северокитайской группы, тогда как для побегов менее зимостойкой иранской свойственна более тесная зависимость накопления крахмала от суммы всех растворимых углеводов. Отсутствие достаточно тесной взаимосвязи между содержанием полисахарида и количеством сахаров, очевидно, в какой-то мере связано с тем, что зимой происходит постоянный отток сахаров из побегов в генеративные почки. Моносахара постоянно потребляются в процессе дыхания, интенсивность которого, по данным Н. Н. Моисеева (1960), в условиях юга СССР (особенно у персика) довольно значительна. Кроме того, моносахара, в частности фруктоза, участвуют в синтезе олигосахаридов группы фруктозанов (Павлинов, Курсанов, 1956), появление которых зимой уже отмечалось выше.

Изучение динамики рафинозы в побегах сортов персика показало, что количество ее возрастает в первой половине зимы, причем содержание олигосахарида у сортов северокитайской группы было в основном

выше, чем у сортов иранской группы. К марту количество рафинозы уменьшилось у всех сортов, в апреле она уже не обнаруживалась. Аналогичная динамика прослежена и в содержании стахиозы (см. табл. 1).

Общее содержание олигосахаридов у сортов более зимостойкой северокитайской группы значительно выше по сравнению с сортами менее стойкой иранской группы (см. табл. 1). Подобные различия отмечаются и между различными по зимостойкости сортами ферганской группы. Так, зимостойкий сорт Ферганский Белый синтезирует зимой (в феврале) больше олигосахаридов, чем менее стойкий Ферганский Желтый.

При сопоставлении результатов изучения динамики содержания олигосахаридов в побегах с метеорологическими данными (среднедекадные температуры воздуха) видно, что появление этой фракции углеводов связано с воздействием пониженных температур. Об этом свидетельствуют также данные дисперсионного анализа. Сила влияния среднедекадной температуры воздуха на накопление олигосахаридов колеблется от 41% до 58%, максимум их содержания отмечен при температурах 1°—4°. Выявлено, что влияние температурного фактора на сорта зимостойкой северокитайской группы примерно в полтора раза сильнее, чем на сорта менее стойкой иранской.

**Динамика содержания сахаров в генеративных почках.** В отличие от однолетних побегов спиртовые экстракты из генеративных почек кроме сахарозы, глюкозы и фруктозы содержат и ксилозу. Появление олигосахаридов (рафинозы, стахиозы) отмечалось только в зимние месяцы.

Содержание сахаров в отдельных частях почки подвержено значительным изменениям. Во время формирования спорогенной ткани и образования материнских клеток микроспор растворимые углеводы накапливаются в основании почки и кроющих чешуйках. В пыльниках в это время обнаруживаются только небольшие количества сахарозы. В дальнейшем, по мере развития генеративных органов, доля сахаров в пыльниках возрастает, главным образом, за счет накопления в них моносахаров. Параллельно наблюдается обеднение углеводами тканей основания почки и кроющих чешуек.

В процессе формирования генеративной сферы изменяется и общее количество сахаров. Общее содержание их в почках увеличивается в течение всего периода развития, особенно в фазе «двуклеточная пыльца» (табл. 2).

В результате дисперсионного анализа установлено, что накопление растворимых углеводов в генеративных почках тесно связано с их морфогенезом, причем сила влияния осенне-зимне-весеннего периода развития на содержание сахаров у сортов менее зимостойкой иранской группы составляет 61%, а у сортов более зимостойкой северокитайской группы — 48%.

При рассмотрении динамики накопления отдельных форм углеводов установлено, что синтез сахарозы в почках наблюдается поздней осенью или в начале зимы. Ранней осенью количество ее незначительно, а в отдельные годы она даже отсутствует.

Зимой отмечается также появление рафинозы и стахиозы. Синтез олигосахаридов в генеративных почках так же, как и в однолетних побегах, приурочен к периоду пониженных температур. Появлению стахиозы предшествует образование рафинозы. Отмечено, что сила влияния температуры воздуха на накопление олигосахаридов у сортов зимостойкой северокитайской группы выше, чем у сортов менее зимостойкой иранской. В отличие от однолетних побегов в генеративных почках со-



Таблица 2

**Динамика содержания сахаров в генеративных почках у сортов персика различных эколого-географических групп (в % на абсолютно сухое вещество) 1967—1968 гг.**

| Сорт | Дата | Глюкоза | Фруктоза | Сахароза | Рафиноза | Стахиоза | Ксилоза | Сумма сахаров |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| **Северокитайская группа** | | | | | | | | |
| Лодзь Ранний | 10/X 1967 | 1,22 | 1,67 | 0,51 | 0 | 0 | 0,65 | 4,05 |
| | 1/II 1968 | 1,07 | 1,27 | 0,52 | 1,15 | 1,53 | 0,60 | 6,14 |
| | 3/IV 1968 | 6,30 | 2,36 | 2,57 | 0 | 0 | Следы | 11,24 |
| Пушистый Ранний | 10/X 1967 | 0,45 | 1,56 | Следы | 0 | 0 | 0,35 | 2,36 |
| | 1/II 1968 | 0,79 | 0,50 | 0,91 | 0,91 | 1,48 | 0,16 | 4,75 |
| | 3/IV 1968 | 2,43 | 4,34 | 3,24 | 0 | 0 | 2,01 | 12,02 |
| Зафрани Средний | 10/X 1967 | 0,57 | 0,93 | 1,80 | 0 | 0 | 0,26 | 3,56 |
| | 1/II 1968 | 0,81 | 0,74 | 2,41 | 1,16 | 0,60 | Следы | 5,72 |
| | 3/IV 1968 | 1,94 | 2,85 | 1,72 | 0 | 0 | 0,96 | 7,47 |
| Ранний Александра | 10/X 1967 | 1,16 | 1,88 | 2,53 | 0 | 0 | 0,35 | 5,92 |
| | 1/II 1968 | 0,57 | 0,72 | 4,76 | 1,66 | 1,13 | 0,16 | 9,00 |
| | 3/IV 1968 | 2,40 | 4,67 | 2,20 | 0 | 0 | 2,01 | 9,27 |
| **Иранская группа** | | | | | | | | |
| Гоум Клинг | 10/X 1967 | 0,43 | 1,48 | Следы | 0 | 0 | 0,52 | 2,43 |
| | 1/II 1968 | 0,93 | 1,97 | 1,75 | 2,74 | 0 | 0,43 | 7,82 |
| | 3/IV 1968 | 2,85 | 5,71 | 4,38 | 0 | 0 | 1,16 | 14,10 |
| Рот Фронт | 10/X 1967 | 0,52 | 1,16 | 0,52 | 0 | 0 | 0,55 | 2,75 |
| | 1/II 1968 | 2,21 | 0,49 | 2,21 | 0,92 | 0 | 0,35 | 6,18 |
| | 3/IV 1968 | 3,08 | 3,42 | 3,08 | 0 | 0 | 0,78 | 10,36 |
| Турист | 10/X 1967 | 0,98 | 1,06 | Следы | 0 | 0 | 0,38 | 2,42 |
| | 1/II 1968 | 1,57 | 2,30 | 3,04 | 1,85 | 1,86 | 1,47 | 12,09 |
| | 3/IV 1968 | 4,94 | 7,14 | 4,48 | 0 | 0 | 1,42 | 17,98 |
| Оранж Клинг | 10/X 1967 | 0,35 | 1,28 | 1,10 | 0 | 0 | 0 | 2,73 |
| | 1/II 1968 | 0,78 | 1,36 | 1,68 | 1,86 | 1,85 | Следы | 7,53 |
| | 3/IV 1968 | 1,03 | 6,47 | 5,98 | 0 | 0 | 0,58 | 14,06 |
| **Ферганская группа** | | | | | | | | |
| Ферганский Белый | 10/X 1967 | 0,74 | 0,85 | Следы | 0 | 0 | 0,20 | 1,79 |
| | 1/II 1968 | 1,80 | 1,92 | 1,49 | 1,49 | 0 | 0 | 6,70 |
| | 3/IV 1968 | 3,56 | 3,24 | Следы | 0 | 0 | 1,15 | 7,95 |
| Ферганский Желтый | 10/X 1967 | 0,67 | 0,69 | 1,14 | 0 | 0 | 0,20 | 2,70 |
| | 1/II 1968 | 0,67 | 1,15 | 3,14 | 1,39 | 1,54 | 0,56 | 8,45 |
| | 3/IV 1968 | 3,57 | 3,70 | 2,10 | 0 | 0 | 0,66 | 10,03 |

держание этих олигосахаридов сильно варьирует по сортам и не коррелирует со степенью их зимостойкости. Мало различаются сорта различных по зимостойкости групп и по содержанию других форм сахаров (см. табл. 2). Только весной сорта иранской группы характеризуются повышенной концентрацией сахаров по сравнению с растениями северокитайской и ферганской групп.

## ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

На основании исследований установлено, что взаимопревращения углеводов, а также интенсивность накопления отдельных их фракций у сортов персика различного эколого-географического происхождения связаны с зимостойкостью. Так, приспособление однолетних побегов к холоду сопровождается снижением до минимума в их тканях содержания крахмала и максимальным накоплением сахаров. Увеличение

количества сахаров ранней осенью в период синтеза крахмала происходит в результате фотосинтеза побегов (Коновалов, Михалева, 1957) и поступления ассимилятов из листьев. Увеличение же этой фракции углеводов в середине осени и особенно в начале зимы обусловлено гидролизом высокомолекулярных полисахаридов, и в частности крахмала, содержание которого снижается на фоне возрастания количества сахаров. В условиях довольно теплой осени и сравнительно мягкой зимы, которые характерны для Южного берега Крыма, не исключена возможность пополнения запасов углеводов также за счет фотосинтеза однолетних побегов (Альтергот, Хитрово, 1970).

Продукты гидролиза крахмала быстро вовлекаются в процессы углеводного метаболизма, в результате чего в этот момент отмечается накопление сахарозы, глюкозы и фруктозы. На основании данных корреляционного анализа удалось установить, что взаимопревращения крахмала тесно связаны с динамикой содержания сахарозы, что согласуется с результатами исследований ряда авторов (Рубин, Арциховская, 1941; Siminovitch, Wilson. a. Briggs, 1953; Jenner, 1970 и др.).

По нашим данным, в зимние месяцы в побегах сортов всех изучаемых эколого-географических групп персика происходят изменения не только в количественном содержании растворимых углеводов, но и в качественном их составе. В ответ на понижение температуры воздуха в тканях побегов синтезируются более высокоэнергетические сахара — олигосахариды.

В последнее время этой группе сахаров уделяется особое внимание, так как замечено, что появление их всегда связано с высоким напряжением физиолого-биохимических процессов или же с периодами, непосредственно предшествующими им (Сергеев, 1960; Бабенко, Никифоров, Бирюков, 1968). Д. И. Сергеев, К. А. Сергеева, В. К. Мельников (1961), К. А. Сергеева (1959, 1971) высказывают гипотезу об ингибирующей роли олигосахаридов и отмечают, что содержание последних, особенно рафинозы, четко коррелирует с зимостойкостью. А. А. Христо (1962) сообщает, что рафиноза раньше появляется у морозостойких сортов. По данным Н. Я. Орловой (1969), появление в коре побегов яблони рафинозы у зимостойких сортов приурочено к первой фазе закаливания, тогда как у неустойчивого сорта она отмечена лишь зимой, после значительного похолодания.

Наши данные также свидетельствуют о том, что побеги сортов относительно зимостойкой северокитайской группы характеризуются более ранним синтезом стахиозы и повышенной концентрацией суммы олигосахаридов в зимнее время по сравнению с сортами менее стойкой иранской.

В противоположность этому А. Ф. Климаченко (1968) отмечает, что четкая связь между сроками появления олигосахаридов, их содержанием и степенью зимостойкости обнаруживается не всегда.

На основании анализа литературы и собственных исследований мы полагаем, что накопление олигосахаридов существенно определяет зимостойкость и функциональная роль их при этом многогранна. А. Нейш (Neish, 1958), И. Паркер (Parker, 1958, 1963). А. И. Сергеев (1960) и другие авторы считают, что олигосахариды защищают белковые молекулы протоплазмы от действия низких температур. Кроме того, в состав олигосахаридов входит фуранозная фруктоза, которая обладает огромной реакционной способностью и легко вовлекается в круговорот обмена веществ. По мнению С. П. Костычева (1937), углеводный обмен осуществляется лишь за счет таких активных форм сахаров. Однако сахара в фуранозной форме не могут накапливаться в большом количестве: вследствие нестойкости они очень быстро переходят в стабильные инертные формы. С этой точки зрения сахароза и другие олигосахариды являются запасной формой активных сахаров. В. И. Бабенко (1971), не отрицая ингибирующей роли олигосахаридов, также указывает, что важнейшей функцией этой группы растворимых углеводов в осенне-зимний период является аккумулирование и транспортировка физиологически активных сахаров, преимущественно фруктозы. В результате ферментативного гидролиза в определенные периоды жизнедеятельности растений фруктоза высвобождается из олигосахаридов и сразу вовлекается в обменные процессы. В связи с этим мы полагаем, что зимостойкие сорта, виды, породы в отличие от незимостойких должны характеризоваться не столько наличием значительных количеств олигосахаридов, сколько наличием высокоактивной ферментной системы, обеспечивающей быстрый гидролиз или синтез олигосахаридов в необходимый момент. Согласно результатам проведенного нами корреляционного анализа, для зимостойкой группы сортов характерна также и более тесная зависимость накопления олигосахаров в побегах от температуры воздуха.



Аналогичные различия в силе влияния температурного фактора на содержание олигосахаридов характерны и для генеративных почек сортов, различных по зимостойкости. Однако сила связи между этими показателями была намного слабее, чем в побегах.

В отличие от вегетативных органов количество олигосахаридов в генеративных органах у сортов различных по стойкости эколого-географических групп, было примерно одинаковым, что согласуется с данными Л. А. Севастьяновой (1970).

Изучение количественных и качественных изменений углеводов в генеративных почках показало, что накопление крахмала и сахаров, их взаимопревращения подчинены несколько иным закономерностям, обусловленным функцией этих органов. Так, увеличение количества углеводов в генеративных почках наблюдается в течение всего периода их развития и достигает максимума лишь во время формирования в пыльниках двуклеточной пыльцы.

Х. Эль-Манзи и Д. Уолкер (El-Mansy, Walker, 1969) также отмечают увеличение содержания сахаров в генеративных почках персика и абрикоса как в период полного покоя (формирование спорогенной ткани), так и после выхода из него.

Непрерывное возрастание количества сахаров связано, очевидно, с процессами роста и развития. Подтверждением этого положения служат данные дисперсионного анализа, свидетельствующие о значительном влиянии развития на накопление сахаров.

Нами не обнаружено различий в содержании общего количества растворимых углеводов в генеративных почках сортов разных по зимостойкости эколого-географических групп. Однако, как установлено нами ранее, в зимнее время темпы роста и развития почек у сортов зимостойкой северокитайской группы менее интенсивны, чем у сортов слабозимостойкой иранской, поэтому при одинаковом уровне содержания углеводов доля участия их в формировании механизма зимостойкости у растений северокитайской группы должна быть выше. С этим, очевидно, связана и меньшая сила влияния развития почек у сортов зимостойкой группы на накопление в них сахаров.

Динамика содержания крахмала в осенне-зимне-весенний период развития генеративных почек так же, как и у однолетних побегов характеризуется двумя максимумами накопления, но первый у почек наблюдается значительно позднее (в декабре — январе).

До сих пор остается неясной роль крахмала в генеративных почках. Н. И. Габелашвили (1955) считает, что взаимопревращения крахмала связаны с образованием защитных веществ: сахаров и жиров. Однако мы полагаем, что роль крахмала в почках не сводится только к запасанию углеводов. Очевидно, накопление его имеет и другой биологический смысл, связанный с определенным этапом развития. В этом отношении интересны данные И. М. Рядновой (1957), свидетельствующие о том, что пока в клетках плодовых почек не появится крахмал, они не распускаются. На взаимосвязь накопления крахмала в генеративных почках с их развитием указывает и изменение локализации его по мере формирования почек.

Спиртовые экстракты из генеративных почек в отличие от однолетних побегов кроме сахарозы, глюкозы и фруктозы содержат и ксилозу. Наличие ксилозы в генеративных почках, по-видимому, связано с процессами новообразования клеточных стенок, в построении которых принимают участие производные ксилозы — ксиланы и пектиновые вещества. Синтез ксилозы происходит в результате превращения ксилозы по пентозо-фосфатному пути, который, согласно данным Р. Зиммерманна и М. Фауста (Zimmermann a. Faust, 1969), в генеративных органах является основным.

Таким образом, на основании проведенных исследований можно сделать следующие выводы:

1. Динамика крахмала в однолетних побегах сортов северокитайской, иранской и ферганской групп персика характеризуются двумя максимумами накопления и зависит как от температуры воздуха, так и от биологических особенностей сорта. Так, побеги сортов относительно зимостойкой северокитайской группы характеризуются более тесной зависимостью содержания крахмала от температуры воздуха по сравнению с иранской группой.

2. Накопление сахаров в тканях однолетних побегов происходит в осенне-зимнее время. Максимум их наблюдается в феврале. Содержание растворимых углеводов относительно слабо коррелирует с изменением температуры воздуха, но у сортов северокитайской группы коэффициент корреляции выше, чем у сортов иранской.

3. Однолетние побеги сортов зимостойкой северокитайской группы и зимостойкий сорт Ферганский Белый, принадлежащий к ферганской группе, зимой содержат в основном больше сахаров, чем сорта менее стойкой иранской группы.

4. В осенне-зимнее время в однолетних побегах обнаружены рафиноза и стахиоза, синтез последней у зимостойких сортов ферганской и северокитайской групп наблюдался раньше, а содержание их зимой выше, чем у сортов менее стойких иранской и ферганской групп. На содержание олигосахаридов значительное влияние оказывает температура воздуха. Причем у сортов зимостойкой северокитайской группы это влияние выражено сильнее, чем у сортов иранской группы.

5. Накопление крахмала в генеративных почках характеризуется двумя максимумами: в фазе «материнские клетки микроспор — мейоз» и в период формирования двуклеточной пыльцы. Генеративные почки сортов северокитайской и ферганской групп в зимний период содержат меньше крахмала, чем почки сортов иранской группы.

## ЛИТЕРАТУРА

Альтергот В. Ф., Хитрово Е. В., 1970. Дыхательный газообмен как показатель метаболической активности древесных растений в Западной Сибири. Физиология растений, т. 17, вып. 6.



Бабенко В. И., 1971. Физиологическая роль олигосахаридов в онтогенезе злаковых растений. С.-х. биология, т. 6, № 1.

Бабенко В. И., Никифоров О. А., Бирюков С. В., 1968. Влияние температурно-световых условий на углеводно-азотистый обмен у злаковых растений при яровизации. С.-х. биология, т. 3, № 1.

Габелашвили Н. И., 1955. Динамика развития цветочных почек абрикоса и персика. Автореферат канд. диссерт. Тбилиси.

Жулавская М. Н., 1967. Физиолого-биохимические особенности зимостойкости абрикоса в условиях Молдавии. Автореферат канд. диссерт. Кишинев.

Зайцева Г. Н., Афанасьева Т. П., 1957. Количественное определение углеводов методом нисходящей хроматографии на бумаге. Биохимия, т. 22, вып. 6.

Климаченко А. Ф., 1968. Особенности физиологии дальневосточных древесных растений в Западной Сибири. Автореферат канд. диссерт. М.

Коновалов Г. Н., Михалева Е. Н., 1957. К вопросу о возможности осуществления фотосинтеза зелеными пластидами коры молодых побегов древесных растений. В кн.: «Памяти акад. Н. А. Максимова», М.

Костычев С. П., 1937. Физиология растений, М.

Максимов Н. А., 1913. О вымерзании и холодостойкости растений. Изв. лесного ин-та, № 25.

Моисеев Н. Н., 1960. Дыхание и морозостойкость косточковых пород. В сб.: «Физиология устойчивости растений». Изд-во АН СССР, М.

Оголевец И. В., 1960. Динамика превращения углеводов в холодное время года в коре древесных пород в связи с их морозостойкостью. В сб.: «Физиология устойчивости растений». Изд-во АН СССР, М.

Орлова Н. Я., 1969. Углеводно-азотный метаболизм некоторых сортов яблонь в различных условиях произрастания в связи с их морозостойкостью. Автореферат канд. диссерт. Киев.

Павлинова О. А., Курсанов А. Л., 1956. Об участии инвертазы высших растений в образовании олигосахаридов. Физиол. растений, т. 3, вып. 6.

Проценко Д. Ф., Богомаз Е. И., 1960. Об особенностях обмена веществ у различных по морозостойкости плодовых культур. В сб.: «Физиология устойчивости растений». Изд-во АН СССР, М.

Рубин Б. А., Арциховская Е. В., 1941. О роли инвертазы в процессах синтеза крахмала живой растительной клетки. Докл. АН СССР, т. 31, № 7.

Рябов И. Н., 1939. Классификация персиков. М.

Рядинова И. М., 1957. Повышение зимостойкости плодовых деревьев. Краснодар.

Севастьянова Л. А., 1970. Превращение запасных и защитных веществ в тканях плодовых растений в связи с их зимостойкостью. Тр. Татарского НИИ с.-х., вып. 3.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К., 1961. Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа.

Сергеев А. И., 1960. Физиолого-биохимические особенности зимостойких и незимостойких древесных растений. В сб.: «Физиология устойчивости растений». Изд-во АН СССР, М.

Сергеева К. А., 1959. Морфо-физиологическая изменчивость плодовых почек яблони в Крыму. Тр. Гос. Никитского бот. сада, т. 30.

Сергеева К. А., 1971. Физиологические и биохимические основы зимостойкости древесных растений. Изд-во «Наука», М.

Туманов И. И., 1940. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. Сельхозгиз, М.

Христо А. А., 1962. Период покоя и зимостойкость яблони в условиях Новосибирской области. Автореферат канд. диссерт. Томск.

Яблонский Е. А., 1964. Влияние зимних оттепелей и искусственного обогрева на содержание олигосахаридов в однолетних побегах миндаля, абрикоса и персика. Физиол. раст., т. II, вып. 4.

Ястрембович Н. И., Калинин Ф. А., 1962. Определение углеводов и растворимых соединений азота в одной навеске растительного материала. Рост и продуктивность растений. Научн. тр. Укр. НИИ физиологии раст., вып. 23.

Heber U., 1958. Ursachen der Frostresistenz bei Winterweizen, III. Die Bedeutung der Zucker für die Frostresistenz. Planta Bd. 54.

Levitt J., 1956. The role of carbohydrates in frost resistance. Rapp. et communs. Huitieme congr. internat. bot. Paris. Sci 11—12. (в реферативном журнале «Биология», 1956, № 21).

Lidforss B., 1907. Die Wintergrünen Flora. Eine biologische Untersuchung. Lund's Universitets Arskrift. N. F. Afd. 2,2 Nr. 13.

Neish A., 1958. Seasonal changes in metabolism of spruce leaves. Can. J. Botany, v. 36.

Jenner C., 1970. Relationship between leaves of soluble carbohydrate and starch synthesis in detached ears of wheat. Austral. J. Biol. Sci., v. 23 no 5.
Parker J., 1958. Changes in sugars and nitrogenous compounds of free barks from summer to winter. Naturwissenschaft. Bd. 45, no 6.
Siminovitch D., Willson C., Briggs D., 1953. The chemistry of the living bark of the black locust tree in relation to its frost hardiness. V Seasonal transformation and variations in the carbohydrates: Starchsucrose interconversions. Plant Physiol, no 28.
El. Mansy H., Walker D., 1969. Seasonal fluctuations of amino acids, organic acids, and simp sugars in "Elberta" peach and "Chinese" apricot flower buds during and after rest. J. Amer. Soc. Sci., v. 94, no 2.
Zimmermann R., Faust M., 1969. Pear bud metabolism: seasonal changes in glucose utilisation. Plant Physiol, v. 44, no 9.

## DYNAMICS OF ACCUMULATION AND MUTUAL TRANSFORMATIONS OF CARBOHYDRATES IN GENERATIVE BUDS AND ONE-YEAR CHOOTS OF PEACH

*T. S. YELMANOVA*

SUMMARY

During fall-winter and spring periods, the dynamics of carbohydrate transformation in vegetative and generative organs in ten peach varieties of different ecologo-geographic provenance was studied. As a result of the investigation, it was revealed that seasonal trend of carbohydrate metabolism in these organs obeys regular changes connected with different function of these organs, regardless of variety and its ecologo-geographic origin. Starch content in one-year shoots reduces from fall to winter, as sugar concentration increases; an inverse picture is observed in spring. Accumulation of these carbohydrate forms shows a distinct correlative dependence upon air temperature. In generative buds, the dynamics of carbohydrate content is closely connected with their morphogenesis. Starch maxima in buds are noted at the phases „microspore mother cells — meiosis" and „two-celled pollen"; content of sugars grows for all the development period. It was revealed that North Chinese group varieties are characterized in winter by closer dependence of carbohydrate content upon air temperature, by higher sugar content in shoots and lower starch content in buds, as compared with varieties of Iranian group.

ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

*Том LXIV.* *1974*

# ВЗАИМОСВЯЗЬ АЗОТНО-ФОСФОРНОГО ОБМЕНА У РАЗЛИЧНЫХ ПО ЗИМОСТОЙКОСТИ СОРТОВ ПЕРСИКА И СЛИВЫ

*О. Н. ЛИТВИНОВА, Л. Р. ПАЛАМАРЧУК*

Азот и фосфор относятся к числу элементов, входящих в состав белков, липидов и нуклеиновых кислот — жизненно важных компонентов растительного организма. Для познания природы зимостойкости растений несомненный интерес представляет сравнительное изучение азотно-фосфорного обмена и его сопряженности с температурными условиями местообитания у различных по стойкости пород, видов или сортов.

Рядом исследователей (Сергеев, Сергеева, Мельников, 1961; Полищук, 1961; Дурманов, 1963; Филиппова, 1963; Мельников, Станкевич, 1965; Кузина, 1968, и др.) установлено, что осенью в тканях древесных растений, особенно у зимостойких форм, накапливается белковый азот.

Согласно данным Е. З. Окниной, Т. Н. Пустовойтовой (1967, 1969), Dcieciol, M. Bielinska-Czarnecka (1967), H. G. El-Mansy, D. R. Walker (1969), в осенне-зимнее время значительным изменениям подвержено и содержание небелковой фракции азота.

Наряду с синтезом белковых соединений в осенне-зимний период отмечается и увеличение количества кислоторастворимой фракции фосфора, липидов и т. д. (Сергеева, 1971, и др.).

Однако все эти данные получены при изучении вегетативных органов древесных пород. Для генеративных же органов вопрос этот исследован недостаточно. Между тем генеративные почки зачастую сильнее повреждаются морозом, чем побеги, особенно у южных косточковых плодовых культур.

Цель наших исследований заключалась в установлении связи между азотно-фосфорным обменом и температурой воздуха у генеративных почек различных по зимостойкости сортов персика и сливы.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились на базе коллекционных насаждений Никитского ботанического сада с сентября 1970 г. по апрель 1971 г. Участок расположен в южнобережной зоне Крыма, характерной особенностью которой являются резкие колебания температуры зимой и весной.

Объектом исследования были выбраны различные по степени зимостойкости сорта персика (Кудесник — зимостойкий, Эльберта — слабо-

зимостойкий) и сливы (Венгерка Мичурина — зимостойкий, Никитская Ранняя — слабозимостойкий).

Генеративные почки для анализов отбирали с верхней части однолетних побегов равномерно по всей кроне. Отобранный материал фиксировали текучим паром и высушивали в термостате до постоянного веса при 45°, после чего тщательно измельчали и определяли в нем содержание общего и небелкового азота по Г. М. Лясковскому (1963), количество белкового азота вычисляли по разности между общим и небелковым; фосфорсодержащие фракции определяли по В. П. Ниловой (1964).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализы показали, что содержание общего азота в генеративных почках персика и сливы закономерно увеличивается на протяжении всего периода их развития. Лишь в декабре — январе, в период наиболее низких температур, отмечено небольшое понижение его количества. При сравнении различных по степени зимостойкости сортов выявлено, что концентрация общего азота в осенне-зимнее время в почках устойчивых сортов выше, чем у менее стойких. Весной наблюдается обратная картина (табл. 1, 2).

Таблица 1

**Динамика содержания азота в генеративных почках персика**

| Дата | Содержание азота, мг/% | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | общий | небелковый | белковый | общий | небелковый | белковый |
| | Кудесник | | | Эльберта | | |
| **1970 г.** | | | | | | |
| 16/IX | 1100,0 | 480,0 | 620,0 | — | — | — |
| 8/X | 1425,0 | 327,5 | 1097,5 | 1075,0 | 277,5 | 797,5 |
| 29/X | 1537,5 | 357,5 | 1180,0 | 1393,8 | 185,0 | 1208,7 |
| 23/XI | 1737,5 | 360,0 | 1377,5 | 1512,5 | 260,0 | 1252,5 |
| 15/XII | 1600,0 | 305,0 | 1295,0 | 1562,5 | 285,0 | 1277,0 |
| **1971 г.** | | | | | | |
| 11/I | 1737,5 | 350,0 | 1387,5 | 1412,5 | 310,0 | 1102,2 |
| 1/II | 2362,5 | 365,0 | 1997,5 | 1956,3 | 430,0 | 1526,3 |
| 22/II | 2187,5 | 560,0 | 1627,5 | 2825,0 | 675,0 | 2150,0 |
| 22/III | 2387,5 | 622,5 | 1765,0 | 2175,0 | 715,0 | 1460,0 |
| 30/III | — | — | — | 2862,5 | 857,5 | 2017,5 |
| 5/IV | 2837,5 | 870,0 | 1967,5 | — | — | — |

Из данных таблиц 1 и 2 видно, что динамика белкового азота у всех изучаемых сортов аналогична динамике общего азота и в количественном отношении зимостойкие сорта персика и сливы в осенне-зимний период также характеризуются бо́льшим содержанием белковых соединений по сравнению с менее устойчивыми.

Несколько иные закономерности характерны для динамики небелковой фракции азота. С октября по февраль количество небелкового азота изменяется мало (см. табл. 1, 2), но, начиная с февраля, отмечается усиленное его накопление, особенно у незимостойких сортов Эльберта и Никитская Ранняя.

Таким образом, в генеративных почках в течение всего периода их развития происходит постоянное накопление азота, который на осенне-зимнем этапе морфогенеза используется в основном на синтез белковых



Таблица 2

**Динамика содержания азота в генеративных почках сливы**

| Дата | Содержание, азота, мг/% | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | общий | небелковый | белковый | общий | небелковый | белковый |
| | Венгерка Мичурина | | | Никитская Ранняя | | |
| **1970 г.** | | | | | | |
| 28/IX | 1350,0 | 205,0 | 1145,0 | 831,3 | 245,0 | 586,3 |
| 30/X | 1487,5 | 135,0 | 1352,5 | 925,0 | 202,5 | 722,5 |
| 16/XI | 1268,7 | 260,0 | 1008,8 | 1168,8 | 117,5 | 1051,3 |
| 10/XII | 1243,5 | 90,0 | 1153,5 | 1062,5 | 90,0 | 972,5 |
| 29/XII | 1487,5 | 202,5 | 1297,5 | 1037,5 | 175,0 | 867,5 |
| **1971 г.** | | | | | | |
| 21/I | 1450,0 | 185,0 | 1265,0 | 1131,3 | 190,0 | 941,3 |
| 8/II | 1337,5 | 165,0 | 1172,5 | 1750,0 | 360,0 | 1390,0 |
| 2/III | 1725,0 | 332,5 | 1392,5 | 2212,5 | 720,0 | 1495,5 |
| 30/III | 2812,5 | 510,0 | 2302,5 | 3687,5 | 865,0 | 2822,5 |
| 12/IV | 2875,0 | 700,0 | 2175,0 | — | — | — |

соединений. При этом интенсивность синтеза белка у зимостойких сортов персика и сливы выше, чем у нестойких.

Содержание общего фосфора, как и азота, возрастает на протяжении всего периода развития генеративных почек. Данные таблиц 3 и 4 говорят о том, что осенью и в первую половину зимы имеющийся в генеративных почках фосфор включается в кислоторастворимую фракцию, а в конце зимы и весной увеличивается содержание и других соединений фосфора (нуклеиновых кислот, липидов, фосфопротеидов). В отличие от азота содержание фосфора, как правило, выше у менее зимостойких сортов, в основном за счет возрастания кислоторастворимых фосфорсодержащих соединений (см. табл. 3). У различных по

Таблица 3

**Динамика содержания фосфора в генеративных почках персика**

| Дата | Содержание фосфора, мг/% | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | общий | кислоторастворимый | нуклеиновый | липидный | общий | кислоторастворимый | нуклеиновый | липидный |
| | Кудесник | | | | Эльберта | | | |
| **1970 г.** | | | | | | | | |
| 16/IX | 198,8 | 82,8 | 54,7 | 35,3 | — | — | — | — |
| 6/X | 184,0 | 90,6 | 39,1 | 32,5 | 195,0 | 109,3 | 45,7 | — |
| 29/X | 182,5 | 110,1 | 45,3 | 46,9 | 251,1 | 145,3 | 59,0 | 23,9 |
| 23/XI | 256,3 | 149,2 | 89,8 | 39,0 | 273,8 | 194,5 | 44,5 | 33,3 |
| 15/XII | 208,8 | 137,5 | 62,5 | 49,4 | 147,5 | 143,8 | 72,6 | 46,3 |
| **1971 г.** | | | | | | | | |
| 11/I | 302,5 | 181,3 | 54,0 | 53,4 | 280,0 | 164,1 | 48,8 | 51,6 |
| 1/II | 336,3 | 210,9 | 55,5 | 67,2 | 388,7 | 219,5 | 76,9 | 65,9 |
| 22/II | 398,8 | 225,7 | 75,7 | 71,1 | 406,4 | 228,1 | 84,8 | 88,6 |
| 22/III | 425,0 | 247,6 | 87,2 | 94,9 | 521,7 | 271,9 | 92,9 | 77,8 |
| 30/III | — | — | — | — | 458,8 | 212,5 | 71,8 | 81,5 |
| 5/IV | 517,5 | 276,6 | 88,3 | 107,8 | — | — | — | — |

Таблица 4

**Динамика содержания фосфора в генеративных почках сливы**

| Дата | Содержание фосфора, мг/% | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | общий | кислоторастворимый | нуклеиновый | липидный | общий | кислоторастворимый | нуклеиновый | липидный |
| | Никитская Ранняя | | | | Венгерка Мичурина | | | |
| **1970 г.** | | | | | | | | |
| 28/IX | 235,0 | — | — | — | — | — | — | — |
| 20/X | 185,0 | 144,6 | 53,9 | 30,9 | 156,5 | — | — | — |
| 16/XI | 148,8 | 129,7 | 62,5 | 31,8 | 197,8 | 117,9 | 58,2 | 32,9 |
| 10/XII | 248,8 | 159,4 | 49,2 | 34,4 | 200,0 | 107,8 | 45,7 | 32,5 |
| 29/XII | 178,8 | 145,3 | 45,7 | 25,0 | 203,8 | 130,4 | 62,5 | 39,7 |
| **1971 г.** | | | | | | | | |
| 21/I | 230,0 | 130,4 | 73,1 | 39,2 | 201,4 | 144,5 | 55,5 | 31,9 |
| 8/II | 271,2 | 214,8 | 69,5 | 28,8 | 172,5 | 125,0 | 53,9 | 35,6 |
| 2/III | 390,0 | 251,6 | 87,5 | 56,5 | 178,8 | 71,1 | 83,9 | 29,5 |
| 30/III | 370,0 | 300,0 | 132,9 | 108,7 | 421,5 | 109,4 | 101,2 | 70,9 |
| 12/IV | — | — | — | — | 421,5 | 196,1 | 124,2 | 83,6 |

Таблица 5

**Соотношение азота и фосфора в генеративных почках персика и сливы**

| Дата | Аминный N | Белковый N | Аминный N | Белковый N |
|---|---|---|---|---|
| | кислоторастворимый | сумма высокомолекулярного P | кислоторастворимый P | сумма высокомолекулярного P |
| | Персик | | | |
| | Кудесник | 1970 г. | Эльберта | |
| 16/IX | 5,79 | 5,24 | — | — |
| 8/X | 3,61 | 10,9 | 2,53 | 9,31 |
| 29/X | 3,24 | 9,8 | 1,27 | 11,53 |
| 23/XI | 2,41 | 9,2 | 1,33 | 11,74 |
| 15/XII | 2,21 | 9,7 | 1,98 | 8,47 |
| | | **1971 г.** | | |
| 11/I | 1,93 | 10,4 | 1,88 | 8,57 |
| 1/II | 1,73 | 13,6 | 1,95 | 8,64 |
| 22/II | 2,48 | 9,09 | 2,95 | 10,4 |
| 22/III | 2,51 | 8,12 | 2,62 | 7,16 |
| 30/III | — | — | 4,03 | 11,19 |
| 5/IV | 3,14 | 8,81 | — | — |
| | Слива | | | |
| | Венгерка Мичурина | | Никитская Ранняя | |
| | | **1970 г.** | | |
| 28/IX | — | — | — | — |
| 20/X | — | — | 1,40 | 6,56 |
| 16/XI | 2,20 | 8,20 | 0,90 | 8,83 |
| 10/XII | 0,83 | 10,47 | 0,56 | 8,34 |
| 29/XII | 1,55 | 9,43 | 1,20 | 8,46 |
| | | **1971 г.** | | |
| 21/I | 1,28 | 11,22 | 1,45 | 6,26 |
| 8/II | 1,32 | 9,65 | 1,67 | 10,56 |
| 2/III | 4,67 | 9,13 | 2,86 | 8,05 |
| 30/III | — | 11,17 | — | 10,41 |
| 12/IV | 3,56 | 8,88 | — | — |



стойкости сортов сливы наблюдаются также четкие различия и в содержании липидов и нуклеиновых кислот. Зимостойкий сорт Венгерка Мичурина зимой характеризуется пониженным содержанием фосфолипидов и повышенной концентрацией нуклеиновых кислот. У сортов персика эти различия выражены в меньшей степени.

Существование организма немыслимо без тесной взаимосвязи отдельных сторон обмена веществ, и в частности азотного и фосфорного. В связи с этим нами изучалось соотношение небелковой фракции азота и кислоторастворимого фосфора, а также отношение белкового азота к сумме фосфатидов, нуклеиновых кислот и фосфопротеидов.

Как видно из таблицы 5, отношение небелкового азота к кислоторастворимому фосфору, начиная с осени, уменьшается, достигая минимума зимой. Отметим, что величина этого отношения выше у зимостойких сортов персика и сливы. Выясняя причину изменения соотношения небелкового азота и кислоторастворимого фосфора, мы пытались вычислить силу влияния температуры воздуха (средней за 10 предшествующих анализу дней) на этот показатель. Оказалось, что влияние температурного фактора среди прочих составляет у зимостойких сортов персика (Кудесник) 70% и сливы (Венгерка Мичурина) 87%, тогда как у менее зимостойких сортов Эльберты — 1,0% и Никитской Ранней — 57%.

Отношение белкового азота к сумме нуклеиновых кислот, фосфолипидов и фосфопротеидов также подвержено значительным изменениям в период развития генеративных почек. Величина его у зимостойких сортов персика Кудесник и сливы Венгерка Мичурина выше, чем у менее зимостойких Эльберты и Никитской Ранней (см. табл. 5). На изменение соотношения этих фракций оказывает влияние температура воздуха. В результате полного корреляционного анализа установлено, что это влияние у зимостойкого сорта Кудесник составляет 47%, а у менее зимостойкого Эльберты — 40%. Аналогичная картина наблюдается и у различных по зимостойкости сортов сливы (Венгерка Мичурина — 60%, Никитская Ранняя — 55%).

Следовательно, зимостойкие сорта персика и сливы характеризуются более тесной связью азотно-фосфорного обмена с температурой воздуха, что указывает на бо́льшую согласованность у них эндогенных ритмов обмена веществ с изменением окружающей среды, чем у менее стойких.

## ВЫВОДЫ

1. Количество общего азота и фосфора в генеративных почках персика и сливы увеличивается в течение всего периода развития. Во время морфогенеза в почках возрастает содержание белка, кислоторастворимой фракции фосфора, нуклеиновых кислот, липидов и небелкового азота.

2. Зимостойкие сорта персика и сливы зимой характеризуются повышенным содержанием белка и менее интенсивным накоплением кислоторастворимых соединений фосфора.

3. Величина соотношения отдельных фракций азота и фосфора варьирует в течение осенне-зимнего периода развития генеративных почек, но значение $\frac{\text{небелковый азот}}{\text{кислоторастворимый фосфор}}$ и $\frac{\text{белковый азот}}{\text{сумма нуклеиновых кислот, липидов, фосфопротеидов}}$ а также связь их с температурой воздуха у зимостойких сортов выше по сравнению с менее стойкими.

## ЛИТЕРАТУРА

Дурманов Д. Н., 1963. Изучение водного режима и обмена веществ в период покоя у яблони в условиях Хабаровского края. В сб.: «Физиология древесных растений юга и Дальнего Востока». Изд-во АН СССР, М.

Кузина Л. В., 1968. Влияние физиологически активных веществ на состояние покоя и зимостойкость яблони. Автореферат канд. диссертации. Пермь.

Лясковский Г. М., 1963. К вопросу определения азотистых веществ в растении колориметрическим методом. Тр. Харьковского Гос. университета, т. XLII. Киев.

Мельников В. К., Станкевич К. В., 1965. Рефераты докладов II Уральского совещания по экологии и физиологии древесных растений. Уфа.

Нилова В. П., 1964. Методика последовательного фракционного определения фосфорных соединений в растении. Тр. ВИЗР, вып. 21, ч. 2.

Окнина Е. З., Пустовойтова Т. Н., 1967. Соотношение содержания свободных аминокислот и аминокислот гидрализатов почек плодовых растений в зависимости от глубины покоя. В сб.: «Пути и методы повышения стойкости акклиматизированных растений». Изд-во «Наукова думка», Киев.

Окнина Е. З., Пустовойтова Т. Н., 1968. Изменение содержания свободных аминокислот в почках и коре плодовых растений в зависимости от глубины покоя. Тр. Крымск. опытн. селекц. станц. НИИ растениеводства, т. IV.

Полищук Л. К., 1961. Исследование грецкого ореха Украины как представителя группы недостаточно стойких растений в связи с проблемой морозостойкости. Автореферат докторской диссерт. Харьков.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К., 1961. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа.

Сергеева К. А., 1971. Физиологические и биохимические основы зимостойкости древесных растений. Изд-во «Наука», М.

Филиппова Ю. Е., 1963. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений Кзыл-Орды. Автореферат канд. диссерт. Уфа.

Dcieciol U., Bielinska-Czarnecka M., 1967. Seasonal changes in soluble nitrogen and some free amino acids content in the buds and Spurs of biennially bearing apple trees. "Acta agrobiol", 20.

El-Mansy H. I., Walker D. R., 1969. Seasonal fluctuations of amino acids, organic acids and simple Sugars in Elberta peach and Chinese apricot flover buds during and after rest. I. Amer. Hortic. Sci. 94. n. 2.

## INTERRELATION OF NITROGENPHOSPHORUS METABOLISM IN PEACH AND PLUM VARIETIES DIFFERING BY WINTER-HARDINESS

*O. LITVINOVA, L. R. PALAMARCHUK*

## SUMMARY

Comparative studies of nitrogen-phosphorus metabolism in generative buds of peach and plum varieties with different degree of winter — hardiness have been conducted. It was stated that the content of protein nitrogen, acid soluble phosphorus fraction, nucleic acids, lipids and non-protein nitrogen increase in the period of generative sphere formation in buds. Winterhardy peach and plum varieties in winter differ from non-winterhardy ones by higher protein content, less intensive accumulation of acid soluble phosphorus compounds and higher connection of ratio of separate N, P fractions and air temperature.

ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

*Том LXIV* *1974*

# УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН ЛИСТЬЕВ ПЕРСИКА ПРИ РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДОСНАБЖЕНИЯ

*Н. В. ГРИГОРЕНКО, А. И. ЛИЩУК, Л. С. ШУБИНА,*
*кандидаты биологических наук*

Известно, что при завядании в растительных тканях происходит резкое нарушение углеводного обмена. Согласно данным В. Н. Жолкевич и Т. Ф. Корецкой (1959), при нарастании засухи замедляется фосфорилирование сахаров, снижается содержание АТФ и возрастает количество глюкозы и фруктозы. Н. М. Сисакян (1939) установил, что при водном дефиците в растительных тканях происходит усиленное распределение крахмала, что влечет за собой активирование амилазы. Следствием этого процесса и является значительное накопление в тканях растворимых углеводов (Петинов, Размаев, 1961; Иванов, Каракаш, 1963; Лищук, 1969, 1970; Jeremias, 1965). Последующее обезвоживание сопровождается общим нарастанием распада высокомолекулярных углеводов до моносахаров. Единого мнения по вопросу о влиянии водного дефицита на накопление растворимых углеводов в растительном организме нет. В. Н. Жолкевич (1957) и Н. С. Петинов (1961) считают, что недостаточное увлажнение, подавляя ростовые процессы, обуславливает задержку оттока ассимилятов из листьев. Предположение о том, что причина накопления растворимых углеводов заключается в распаде полисахаридов, указанными авторами отрицается. Другие исследователи (Maranville, Paulsen, 1970) повышенную концентрацию растворимых углеводов при засухе рассматривают как защитную реакцию организма против дальнейшего обезвоживания.

Накопление сахаров при засухе, как показали опыты И. М. Васильева (1931), является временным, и при более продолжительном ее воздействии метаболизм углеводов претерпевает перестройку.

Снижение содержания растворимых углеводов в листьях пшеницы при засухе отмечено С. М. Ахмедовой (1965), D. H. Woodhams, T. T. Kozlowski (1954).

По данным Е. И. Дворецкой (1951), количество моносахаров в листьях клена остролистого, ясеня зеленого, дуба летнего во время засухи было меньше, чем в период достаточного увлажнения.

Механизм защитного действия сахаров против высоких температур пытались выяснить Ю. Г. Молотковский и И. М. Жесткова (1964). Инфильтрация в листьях растений растворов сахарозы в концентрации 0,1—0,3 М повышала их устойчивость к перегреву. Сахара стабилизировали дыхание, делая его относительно нечувствительным к перегреву и дыхательным ядам (цианиду, динитрофенолу). Очевидно, сахара блокировали активные поверхности мембран митохондрий, защищая их

структуру от внешних воздействий. П. С. Беликов, М. И. Дмитриева (1962), Н. А. Фельдман (1962) пришли к выводу, что накопление сахарозы в растении в ответ на действие высоких температур способствует защите белка от тепловой денатурации. Сахарозную реакцию они считают следствием повреждающего действия обогрева и одновременно свидетельством ответных реакций клеток, направленных на повышение их теплоустойчивости.

Данные по изучению засухоустойчивости плодовых растений говорят о том, что состав углеводов у разных по устойчивости к обезвоживанию сортов изменяется неодинаково (Кушниренко, 1967; Кушниренко и др., 1970). Гидролиз полисахаридов в листьях и побегах интенсивнее идет у сортов, менее устойчивых к засухе. Для последних характерны более резкие изменения в составе растворимых углеводов по сравнению с засухоустойчивыми. В процессе завядания за счет гидролиза крахмала и гемицеллюлозы в листьях персика и яблони увеличивается количество восстанавливающих сахаров (главным образом фруктозы), а в листьях груши и сливы — глюкозы. Э. А. Гончарова и С. В. Балтага (1971) выявили следующие особенности в содержании растворимых сахаров у сортов персика с различной устойчивостью к засухе: в листьях засухоустойчивого сорта Сочный в условиях завядания содержание глюкозы меньше, а фруктозы больше по сравнению с неустойчивым сортом Краснощекий.

Задачей наших исследований явилось выяснение особенностей углеводного обмена листьев персика при различной водообеспеченности растений в связи с устойчивостью их к засушливым условиям летнего периода.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Работа проводилась в 1969—1972 гг. в двух агроклиматических зонах Крыма: южнобережной (Никитский ботанический сад) и степной (Степное отделение Никитского ботанического сада, Симферопольский район). Объекты исследования — сорта персика разных эколого-географических групп (северо-китайской, иранской и ферганской), произрастающие в коллекционных насаждениях Никитского ботанического сада, и сорта персика на различных подвоях — в Степном отделении. Был проведен также вегетационный опыт: исследовались 2—4-летние саженцы персика, привитые на персик, абрикос, миндаль, миндаль-персик и алычу (в каждом варианте по 6 растений). Почвенная засуха создавалась прекращением полива вегетационных сосудов. Схема опыта: контроль (оптимальное увлажнение), завядание, глубокое завядание, выход из завядания (полив). Методами качественной (Бояркин, 1955) и количественной (Зайцева, Афанасьева, 1957) хроматографии на бумаге в листьях персика определялись глюкоза, сахароза, ксилоза и рафиноза.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования, проведенные в степной зоне Крыма, показали, что в течение вегетационного периода содержание растворимых углеводов у персика подвержено значительным колебаниям, которые обусловлены действием комплекса условий среды (осадки, температура, влажность почвы). Так, в 1970 г., который отличался более благоприятными условиями для роста и развития растений, меньшим напряжением метеорологических факторов по сравнению с 1971 г., сумма растворимых углеводов в листьях была значительно ниже. На протяжении всего вегетационного периода 1971 г., вплоть до созревания плодов наблюдается снижение в листьях количества сахаров (табл. 1). У сорта Сочный созревание плодов происходит в конце июля, у сорта Конкурент — в начале августа. Именно в это время у данных сортов отмечено минимальное содержание растворимых углеводов. После созревания происходит постепенное увеличение их количества. Самым медленным оно было у сорта Сочный на подвое алыча. Повышение содержания растворимых углеводов к осени можно объяснить интенсивным углеводным обменом и накоплением сахаров в связи с подготовкой растений к перезимовке. Преобладание сахарозы наблюдалось во все периоды вегетации.



Отмечено, что содержание сахарозы, принимающей наиболее активное участие в обмене веществ, в течение вегетации изменяется примерно так же, как содержание общего сахара. В вегетационный период колебания в содержании растворимых углеводов в листьях персика зависят и от подвоя. У персика на подвоях персик, миндаль-персик и абрикос количество сахаров наиболее высокое, несколько ниже — на миндале и самое низкое — на алыче. При этом на подвое алыча в самый засушли-

Таблица 1

**Динамика сахаров в листьях персика на различных подвоях (в % на сухой вес)**
Степное отделение Никитского сада, 1971 г.

| Дата | Подвой | Сорт Сочный | | | | Сорт Конкурент | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | сахароза | глюкоза | фруктоза | сумма сахаров | сахароза | глюкоза | фруктоза | сумма сахаров |
| 10/VI | Персик | 5,00 | сл. | 0,62 | 5,62 | — | — | — | — |
| | Миндаль-персик | 4,60 | 0,38 | 1,10 | 6,08 | 3,10 | сл. | 1,40 | 4,50 |
| | Миндаль | 6,30 | 0,33 | 1,90 | 8,53 | 3,40 | сл. | 2,40 | 5,80 |
| | Абрикос | 5,80 | 0,62 | 1,00 | 7,42 | 2,90 | сл. | 1,20 | 4,00 |
| | Алыча | 3,50 | 0,16 | 0,56 | 4,22 | 3,20 | сл. | 1,40 | 4,60 |
| 15/VII | Персик | 4,70 | сл. | 0,32 | 5,02 | — | — | — | — |
| | Миндаль-персик | 3,90 | сл. | 0,33 | 4,23 | 2,30 | 0,57 | 1,30 | 4,17 |
| | Миндаль | 4,20 | сл. | 1,30 | 5,50 | 3,20 | 0,31 | 1,50 | 5,01 |
| | Абрикос | 4,60 | сл. | 0,32 | 4,92 | 2,40 | 0,24 | 1,33 | 3,97 |
| | Алыча | 3,20 | сл. | 0,50 | 3,70 | 2,20 | 0,42 | сл. | 2,62 |
| 26/VII | Персик | 2,30 | сл. | 0,36 | 2,66 | — | — | — | — |
| | Миндаль-персик | 2,60 | 0,47 | 0,45 | 3,52 | 2,90 | 0,15 | 0,75 | 3,80 |
| | Миндаль | 2,00 | 1,30 | 0,15 | 3,45 | 3,00 | 0,35 | 0,80 | 4,15 |
| | Абрикос | 2,40 | сл. | 0,23 | 2,63 | 2,60 | 0,32 | 0,95 | 3,87 |
| | Алыча | 3,10 | сл. | 1,10 | 4,20 | 3,30 | 0,10 | 0,50 | 3,90 |
| 10/VIII | Персик | 3,80 | 0,60 | 0,83 | 5,23 | — | — | — | — |
| | Миндаль-персик | 3,70 | 0,29 | 1,20 | 5,18 | 2,60 | 0,30 | 0,80 | 3,70 |
| | Миндаль | 2,00 | 0,50 | 0,77 | 3,27 | 2,40 | 0,31 | 1,30 | 4,01 |
| | Абрикос | 3,20 | 0,72 | 0,83 | 4,75 | 2,60 | 0,30 | 0,81 | 3,71 |
| | Алыча | 2,50 | 0,60 | 0,69 | 3,79 | 2,19 | сл. | 0,81 | 3,00 |
| 27/VIII | Персик | 4,05 | 0,75 | 0,73 | 5,53 | — | — | — | — |
| | Миндаль-персик | 3,37 | 0,57 | 1,75 | 5,69 | 3,46 | 0,64 | 0,58 | 4,68 |
| | Миндаль | 3,22 | 0,29 | 1,06 | 4,57 | 3,30 | 0,42 | 1,37 | 5,09 |
| | Абрикос | 3,33 | 0,67 | 0,70 | 4,70 | 3,41 | 0,52 | 0,44 | 4,37 |
| | Алыча | 2,76 | 0,59 | 0,63 | 3,98 | 2,66 | 0,52 | 1,00 | 4,18 |
| 16/IX | Персик | 4,72 | 1,03 | 1,00 | 6,75 | — | — | — | — |
| | Миндаль-персик | 4,20 | 0,43 | 1,64 | 6,27 | 3,27 | 0,52 | 0,73 | 4,52 |
| | Миндаль | 3,66 | 0,48 | 0,65 | 4,79 | 3,43 | 0,48 | 0,73 | 4,64 |
| | Абрикос | 4,79 | 1,21 | 0,80 | 6,80 | 4,80 | 0,39 | 0,60 | 5,79 |
| | Алыча | 2,61 | 0,69 | 0,49 | 3,79 | 3,18 | 0,40 | 0,63 | 4,21 |
| 18/X | Персик | 4,80 | 0,52 | 1,97 | 7,29 | — | — | — | — |
| | Миндаль-персик | 4,70 | 0,46 | 1,75 | 6,91 | 3,81 | 0,86 | 0,92 | 5,59 |
| | Миндаль | 4,25 | 0,59 | 0,98 | 5,82 | 4,22 | 0,53 | 0,63 | 5,38 |
| | Абрикос | 4,24 | 0,78 | 1,97 | 6,99 | 5,25 | 1,01 | 1,02 | 7,28 |
| | Алыча | 2,98 | 0,47 | 0,55 | 4,00 | 3,00 | 0,75 | 1,25 | 5,00 |

вый и жаркий период лета, когда температура воздуха повышалась до 39°, а влажность почвы понижалась до 16% на сухой вес, наблюдалось повышение количества растворимых углеводов, однако оно оставалось ниже, чем на других подвоях.

В вегетационном опыте, проведенном с целью выяснения влияния почвенной засухи на изменение количества растворимых углеводов в листьях персика на различных подвоях, растения подвергались постепенному действию нарастающей засухи до жесткого ее проявления. У обоих сортов, независимо от подвоя, содержание сахаров в листьях понижалось. У персика, привитого на алыче, наиболее чувствительной к недостатку влаги в почве, это снижение выражено очень заметно. На этом же подвое повышение количества общего сахара в листьях персика после полива растений также было самым незначительным (табл. 2).

Таблица 2

**Изменение содержания растворимых углеводов в листьях сорта персика Сочный на различных подвоях**
Вегетационный опыт, 1971 г.

| Вариант опыта | Подвой | Содержание сахаров, % на сухой вес | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | глюкоза | фруктоза | сахароза | рафиноза | сумма сахаров |
| Контроль (влажность почвы 28,0% на сухой вес) | Персик | 0,92 | 1,48 | 5,0 | — | 7,40 |
| | Миндаль | 1,36 | 0,69 | 4,45 | — | 6,50 |
| | Миндаль-персик | 1,52 | 0,63 | 4,34 | — | 6,49 |
| | Абрикос | 0,77 | 0,89 | 4,78 | — | 6,44 |
| | Алыча | 0,80 | 0,88 | 4,60 | — | 6,28 |
| Засуха (влажность почвы 12,0% на сухой вес) | Персик | 0,65 | 1,10 | 1,85 | 0,93 | 4,53 |
| | Миндаль | 0,26 | 0,51 | 1,99 | 0,70 | 3,46 |
| | Миндаль-персик | 1,56 | 0,53 | 1,76 | 0,86 | 4,71 |
| | Абрикос | 0,33 | 0,76 | 1,94 | 0,65 | 3,68 |
| | Алыча | 0,40 | 0,62 | 1,20 | 0,50 | 2,72 |
| Полив (влажность почвы 24,2% на сухой вес) | Персик | 0,60 | 0,87 | 4,56 | 0,54 | 6,57 |
| | Миндаль | 0,64 | 1,59 | 3,55 | 0,54 | 6,32 |
| | Миндаль-персик | 0,41 | 0,90 | 4,27 | 0,30 | 5,88 |
| | Абрикос | 0,30 | 0,77 | 4,30 | 0,30 | 5,67 |
| | Алыча | 0,36 | 0,41 | 3,21 | 0,38 | 4,36 |

Уменьшение содержания углеводов при засухе происходит за счет всех фракций, но особенно за счет сахарозы. В течение опыта в листьях персика наблюдались следы ксилозы. Рафиноза появлялась только при засухе, количество ее начинало снижаться после полива растений. Появление рафинозы связано, по-видимому, с ее защитными свойствами. Согласно данным А. С. Трошина (1956), разные сахара характеризуются неодинаковым защитным действием. Углеводы с высоким молекулярным весом оказывают на белки более сильное защитное действие, чем низкомолекулярные. Н. М. Сисакян (1939) считает, что синтез высокомолекулярных соединений предотвращает гибель растений и повышает их стойкость к засухе.

Содержание растворимых углеводов определяется и биологическими особенностями подвоев. При засухе в сильной степени снижается содержание глюкозы на подвоях миндаль, абрикос, алыча, тогда как на миндале-персике она остается на одном уровне. Количество фруктозы уменьшается незначительно и примерно одинаково на всех подвоях. Сильное снижение сахарозы наблюдалось на подвое алыча, что оказало решающее влияние на общее содержание сахаров в листьях персика на этом подвое.



Таким образом, наиболее благоприятное влияние на углеводный обмен в листьях персика оказали подвои персик, миндаль-персик и абрикос.

В таблице 3 приведены данные по изменению содержания углеводов в листьях различных сортов персика в условиях вегетационного опыта. Снижение влажности почвы в сосудах сопровождалось частичным перераспределением фракций сахаров. Так, количество глюкозы в условиях сравнительно неглубокого завядания (пробы взяты 28/VI при влажности почвы в сосудах 16—17% на сухой вес) у сортов Турист, Кудесник, Пушистый Ранний несколько убывает, тогда как у остальных сортов оно остается на уровне контрольного варианта или даже возрастает. Содержание фруктозы у некоторых сортов снижается, а у Кудесника и Сочного заметно возрастает. Накопление сахарозы наблюдается у сорта Кудесник, тогда как у остальных сортов ее содержание уменьшается. Процесс накопления фруктозы и сахарозы у сорта Кудесник в условиях сравнительно неглубокого завядания можно объяснить тем, что он раньше реагирует на недостаточное увлажнение, в связи с чем нарушается отток сахаров в другие органы, а также происходит их увеличение за счет распада более сложных углеводов.

Таблица 3

**Содержание сахаров (в % на сухой вес) в листьях персика в условиях вегетационного опыта**
1970 г.

| Сорт | Дата | Глюкоза | Фруктоза | Моносахара (глюкоза + фруктоза) | Сахароза | Общая сумма сахаров |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Турист | 20/VI | 4,77 | 1,50 | 6,27 | 2,10 | 8,37 |
| | 28/VI | 3,96 | 0,61 | 4,57 | 0,91 | 5,48 |
| | 4/VII | 2,54 | 2,50 | 5,04 | 2,04 | 7,08 |
| | 8/VII | 2,96 | 2,42 | 5,38 | 2,82 | 8,20 |
| Рот Фронт | 20/VI | 4,00 | 0,57 | 4,57 | 1,11 | 5,68 |
| | 28/VI | 4,05 | 0,62 | 4,67 | 0,93 | 5,60 |
| | 4/VII | 3,23 | 2,15 | 5,38 | 3,24 | 8,62 |
| | 8/VII | 2,08 | 2,33 | 4,41 | 2,05 | 6,46 |
| Пушистый Ранний | 20/VI | 5,68 | 1,58 | 7,26 | 1,89 | 9,15 |
| | 28/VI | 4,79 | 0,64 | 5,43 | 1,28 | 6,71 |
| | 4/VII | 2,74 | — | — | — | — |
| | 8/VII | 2,93 | 1,96 | 4,89 | 2,46 | 7,35 |
| Кудесник | 20/VI | 6,19 | 0,57 | 6,76 | 1,18 | 7,94 |
| | 28/VI | 5,33 | 1,00 | 6,33 | 1,67 | 8,00 |
| | 4/VII | 4,68 | 2,34 | 7,02 | 1,75 | 8,77 |
| | 8/VII | 1,55 | 0,77 | 2,32 | 1,03 | 3,55 |
| Остряковский Белый | 20/VI | 4,48 | 0,89 | 5,37 | 1,49 | 6,86 |
| | 28/VI | 5,84 | 0,65 | 6,49 | 1,30 | 7,79 |
| | 4/VII | 3,37 | 1,29 | 4,66 | 1,81 | 6,47 |
| | 8/VII | 2,58 | 1,28 | 3,86 | 1,55 | 5,41 |
| Золотой Юбилей | 20/VI | 3,56 | 0,59 | 4,15 | 1,24 | 5,39 |
| | 28/VI | 3,87 | 0,68 | 4,55 | 1,32 | 5,87 |
| | 4/VII | 2,38 | 1,06 | 3,44 | 1,12 | 4,56 |
| | 8/VII | 2,56 | 1,28 | 3,84 | 1,54 | 5,38 |
| Сочный | 20/VI | 5,91 | 0,88 | 6,79 | 1,77 | 8,56 |
| | 28/VI | 5,88 | 1,30 | 7,18 | 1,40 | 8,58 |
| | 4/VII | 3,24 | 1,89 | 5,13 | 1,62 | 6,75 |
| | 8/VII | 2,06 | 1,03 | 3,09 | 1,30 | 4,39 |
| Подарок Крыма | 20/VI | 4,38 | 0,87 | 5,25 | 1,46 | 6,71 |
| | 28/VI | 5,85 | 0,74 | 6,59 | 1,09 | 7,68 |
| | 4/VII | 3,66 | 1,98 | 5,64 | 1,41 | 7,05 |
| | 8/VII | 2,09 | 1,31 | 3,40 | 2,34 | 5,74 |

Таблица 4

Динамика содержания растворимых углеводов в листьях сортов персика различных эколого-географических групп (в % на сухой вес)

Полевой опыт, 1969 г.

| Группа | Сорт | Моносахара | | | | | Сахароза | | | | | Сумма сахаров | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | июнь | июль | август | сентябрь | октябрь | июнь | июль | август | сентябрь | октябрь | июнь | июль | август | сентябрь | октябрь |
| Северо-китайская | Пушистый Ранний | 3,6 | 3,0 | 3,3 | 3,4 | 3,8 | 2,5 | 3,3 | 3,2 | 1,0 | 3,1 | 6,1 | 6,3 | 6,5 | 4,4 | 6,9 |
| | Ранний Александра | 3,6 | 2,5 | 2,7 | 4,8 | 3,4 | 2,4 | 2,2 | 2,5 | 1,6 | 3,3 | 6,0 | 4,7 | 5,2 | 6,4 | 6,7 |
| | Лодэ Ранний | 3,3 | 3,0 | 3,8 | 4,5 | 3,5 | 2,8 | 2,8 | 3,0 | 1,4 | 3,8 | 6,1 | 5,8 | 6,8 | 5,9 | 7,3 |
| | Зафрани Средний | 4,4 | 2,9 | 4,5 | 4,0 | 3,5 | 2,8 | 3,1 | 2,4 | 1,0 | 4,6 | 7,2 | 6,0 | 6,9 | 5,0 | 8,1 |
| | Нектарин Ранний | 4,6 | 3,4 | 3,1 | 4,6 | 5,0 | 2,8 | 2,9 | 1,4 | 1,9 | 3,7 | 7,4 | 6,3 | 4,5 | 6,5 | 8,7 |
| Иранская | Риверса | 3,6 | 3,4 | 2,5 | 3,5 | 3,1 | 2,7 | 2,5 | 1,9 | 1,1 | 2,5 | 6,3 | 5,9 | 4,4 | 4,6 | 5,6 |
| | Турист | 5,6 | 3,1 | 3,0 | 4,0 | 3,6 | 3,6 | 2,5 | 2,2 | 1,3 | 3,7 | 9,2 | 5,6 | 5,2 | 5,3 | 7,3 |
| | Рот Фронт | 6,5 | 4,3 | 3,6 | 3,1 | 4,2 | 3,6 | 3,0 | 2,7 | 1,1 | 4,4 | 10,1 | 7,3 | 6,3 | 4,2 | 8,6 |
| | Гоум Клинг | 6,2 | 4,0 | 4,0 | 3,5 | 4,4 | 4,0 | 2,8 | 2,8 | 1,7 | 4,4 | 10,2 | 6,8 | 6,8 | 5,2 | 8,8 |
| Ферганская | Нектарин Говера | 4,6 | 2,5 | 3,6 | 3,4 | 4,9 | 2,9 | 3,1 | 1,4 | 1,3 | 2,5 | 7,5 | 5,6 | 5,0 | 4,7 | 7,4 |
| | Ферганский Белый | 2,4 | 2,3 | 2,6 | 3,1 | 4,6 | 2,6 | 3,1 | 2,6 | 1,2 | 4,5 | 5,0 | 5,4 | 5,2 | 4,3 | 9,1 |
| | Ферганский Желтый | | | | | | | | | | | | | | | |

При усугублении почвенной засухи (пробы образцов взяты 4/VI при влажности почвы 13—14% на сухой вес) содержание глюкозы у всех сортов снижается, количество фруктозы возрастает. Несколько повышается и содержание сахарозы, которое достигает контрольного уровня. Наши данные согласуются с результатами, полученными в Молдавии Э. А. Гончаровой и С. В. Балтагой (1971), наблюдавшими уменьшение количества глюкозы и накопление фруктозы и сахарозы в листьях персика при завядании.

В условиях почвенной засухи сумма растворимых углеводов изменяется по-разному, в зависимости от особенностей сорта и устойчивости его к неблагоприятным условиям среды. При неглубоком завядании содержание общего сахара у сортов Турист, Пушистый Ранний снижается, однако, у остальных сортов происходит его накопление. При глубоком завядании у сортов Турист и Рот Фронт количество углеводов увеличивается, незначительное повышение наблюдается и у сорта Кудесник, у сортов Остряковский Белый, Золотой Юбилей, Сочный, Подарок Крыма — содержание их снижается.

Общее содержание растворимых углеводов в листьях персика после полива растений уменьшается в основном за счет глюкозы. При этом у незасухоустойчивого сорта Кудесник снижение количества сахаров самое значительное.

О динамике содержания растворимых углеводов у сортов персика различных эколого-географических групп в течение вегетационного периода можно судить по данным таблицы 4. Количество моносахаров (глюкоза + фруктоза)



уменьшается, несколько возрастая в конце вегетации. Содержание сахарозы летом (в июле — августе) изменяется незначительно, а у некоторых сортов по сравнению с июньской пробой даже возрастает. Снижение напряженности метеорологических факторов в сентябре привело к уменьшению в листьях персика содержания сахарозы. Самое большое количество этого сахара отмечено в октябре.

Зависимости между содержанием растворимых углеводов и принадлежностью сортов к определенной экологической группе не выявлено. Однако в пределах каждой группы по содержанию сахаров сорта персика различаются между собой. Так, в начале и конце вегетационного периода сравнительно высокое содержание растворимых углеводов было у сортов северо-китайской группы Зафрани Среднего и Нектарина Раннего Риверса и у сортов Гоум Клинг и Нектарин Говера, относящихся к иранской группе.

## ВЫВОДЫ

1. Содержание растворимых углеводов в листьях персика снижается в середине вегетационного периода (в основном за счет глюкозы) и повышается к концу его.

2. В условиях почвенной засухи снижается количество глюкозы, возрастает содержание фруктозы, появляется рафиноза. У большинства сортов содержание сахарозы подвержено незначительным изменениям.

3. Установлено, что незасухоустойчивые сорта раньше и более резко реагируют на изменение количества растворимых углеводов под влиянием отрицательных факторов среды.

4. Положительное влияние на углеводный обмен и засухоустойчивость персика оказывают подвои персик, миндаль-персик и абрикос.

## ЛИТЕРАТУРА


Ахмедова С. М., 1965. Азотистый и углеводный обмен при различных условиях водоснабжения в листьях различных сортов пшениц. Докл. Азерб. АН СССР, т. 21, № 1.

Бояркин А. Н., 1955. Простой хроматографический и капельный метод определения сахаров на фильтровальной бумаге. Физиология растений, т. I, вып. 3.

Беликов П. С., Дмитриева М. И., 1962. Изменения углеводного и аминокислотного состава колеоптилей ячменя в условиях высоких температур. Изв. ТСХА, № 6.

Васильев И. М., 1931. Влияние засухи на превращение углеводов в листьях пшеницы. Тр. по прикл. бот., генетике и селекции, 27, № 5.

Гончарова Э. А., Балтага С. В., 1971. Изучение растворимых сахаров у персика при завядании методом хроматографии на бумаге. В кн.: «Водный режим культурных растений». Изд-во «Штиинца», Кишинев.

Дворецкая Е. И., 1951. Некоторые особенности водного режима и углеводного обмена древесной и кустарниковой растительности в условиях темно-каштановой зоны почв. Тр. Ин-та физиологии раст. им. К. А. Тимирязева, т. VII, вып. 2.

Жолкевич В. Н., 1957. Особенности обмена веществ при различных условиях водоснабжения растений. В сб.: «Биологические основы орошаемого земледелия». Изд-во АН СССР, М.

Жолкевич В. Н., Корецкая Т. Ф., 1959. Метаболизм корней тыквы при почвенной засухе. Физиология растений, т. 6, вып. 6.

Зайцева Г. Н., Афанасьева Т. П., 1957. Количественное определение углеводов методом нисходящей хроматографии на бумаге. Биохимия, т. 22, вып. 6.

Иванов С. М., Каракаш Л. А., 1963. Влияние недостаточной аэрации и влажности почвы на процессы обмена веществ и содержание подвижного и связанного железа у яблони. В кн.: «Вопросы обмена веществ плодовых и овощных растений». Изд-во «Картя Молдовеняскэ», Кишинев.

Кушниренко М. Д., 1967. Водный режим и засухоустойчивость плодовых растений. Изд-во «Картя Молдовеняскэ», Кишинев.

Кушниренко М. Д., Батыр Р. А., Печерская С. Н., 1970. Влияние завядания на водный режим и содержание углеводов, азот- и фосфорсодержащих веществ у плодовых растений различной устойчивости к засухе. В сб.: «Водный режим плодовых культур». Изд-во АН Молдавской ССР, Кишинев.

Лищук А. И., 1969. Динамика водного режима и углеводного обмена у сортов алычи на различных подвоях в связи с их засухоустойчивостью. В кн.: «Республиканская научн. конференция молодых исследователей по физиологии и биохимии растений». Изд-во «Наукова думка», Киев.

Лищук А. И., 1970. Углеводный обмен в листьях алычи на различных подвоях при почвенной засухе. Бюл. Гос. Никитского бот. сада, вып. 3(14).

Молотковский Ю. Г., Жесткова И. М., 1964. О механизме защитного действия сахаров к высокой температуре. Физиология растений, 11, вып. 2.

Петинов Н. С., Размаев И. И., 1961. Влияние высоких температур на интенсивность дыхания и углеводный обмен в растениях. Физиология растений, т. 8, вып. 4.

Петинов Н. С., 1961. Физиологические основы выращивания растений в орошаемом земледелии. В сб.: «Водный режим растений в засушливых районах СССР». Изд-во АН СССР, М.

Сисакян Н. М., 1939. Направленность ферментативного действия как признак засухоустойчивости культурных растений. Биохимия, т. 2, вып. 4.

Трошин А. С., 1956. Проблемы клеточной проницаемости. Изд-во АН СССР, М.

Фельдман Н. А., 1962. Влияние сахаров на устойчивость растительных клеток к высокому гидростатическому давлению. Цитология, т. IV, № 6.

Jeremias K., 1966. Der Einfluss der Bodentrockenheit auf den Zuckergehalt vegetativer Pflanzenteile. Z. Pflanzenphysiol, 54, 3.

Maranville S. W. et al, 1970. Alternation of carbohydrate composition of corn (Zea mays L.,) seedlings during moisture stress. "Agron. J.", 62, № 5.

Woodhanis D. H., Kozlowski T. T., 1954. Effects of soil moisture stress on carbohydrate development and growth in plants. "Am. J. of Botany", v. 41, № 4.

## CARBOHYDRATE METABOLISM IN PEACH LEAVES AT DIFFERENT WATER SUPPLY

*N. V. GRIGORENKO, A. I. LISHCHUK, L. S. SHUBINA*

### SUMMARY

Fractional composition alteration of sugars in leaves of peach varieties belonging to various ecologo-geographical groups has been studied at different water supply in the Crimean steppe and south coastal zones. The studies have shown that, regardless of growth conditions, soluble carbohydrate content decreases to the middle of vegetation period (mainly at the expense of glucose) and increases to the end of this period. Under conditions of deep soil drought, glucose content lowers, fructose content increases, and raffinose shows up. Sucrose content alterates in most varieties insignificantly. It was stated that non-drought-resistant varieties respond to change of soluble carbohydrate content at the influence of negative environmental factors earlier and stronger. Rootstocks peach, almond-peach and apricot have given most favourable effect on carbohydrate metabolism in peach.

ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

*Том LXIV* *1974*

# К ВОПРОСУ О ВОДНОМ РЕЖИМЕ ГРАНАТА В СВЯЗИ С ЗИМОСТОЙКОСТЬЮ

*Т. П. КУЧЕРОВА*

Гранат — своеобразная плодовая культура, имеющая несколько морфологически различных типов плодоносных побегов, формирование урожая на которых зависит от особенностей сорта и условий среды.

По классификации Н. К. Арендт (1968), первый тип побегов граната представляют собой основные побеги, или побеги продолжения текущего года (проводники). Это довольно тонкие, в нормальных условиях не длиннее 25—40 *см*, однолетние побеги. Они заканчиваются шипами, которые вскоре высыхают и опадают, а на концах побегов остается по две почки.

В средней части основных побегов в годы их формирования у большинства сортов вырастает несколько боковых, преждевременно развившихся побегов (копьец) различной длины (от 0,5 до 10—12 *см*) с острыми концами. Это побеги второго типа.

Из почек копьец, образовавшихся в предшествующем году, и частично из почек основной ветви на следующий год формируются очень короткие побеги третьего типа — плодоносные кольчатки.

Из верхушечных почек основного побега развиваются тонкие плодовые веточки длиной от 1—2 до 10—12 *см*.

Условия Южного берега Крыма в основном благоприятны для возделывания граната, однако зимы, характеризующиеся непостоянством погоды (частые оттепели и возвратные холода), отрицательно сказываются на зимовке некоторых сортов.

Водный режим плодовых растений на протяжении годичного цикла развития является одним из решающих факторов, определяющих успешность их перезимовки (Кушниренко, 1967).

В связи с этим существенный интерес представляет изучение закономерностей содержания общей воды в побегах граната и проницаемости их для воды у сортов, различающихся по степени зимостойкости.

Исследования многих ученых свидетельствуют о том, что содержание воды в растении непостоянно и изменяется как в течение суток, так и в течение годичного цикла развития. Пониженное содержание воды в протоплазме клеток считается важнейшим фактором зимостойкости растений и вообще стойкости к неблагоприятным внешним воздействиям. Однако единого мнения в этом вопросе нет: одни исследователи указывают на положительную связь между содержанием общей воды в растении и его устойчивостью (Проценко, 1958; Гирник, 1955;

Соловьева, 1960, 1967; Суздальцева, 1970, и др.), другие этой связи не находят.

В процессе закаливания растений наблюдаются значительные изменения как в водном режиме, так и в свойствах протоплазмы. По мнению П. А. Генкеля и Е. З. Окниной (1964), при переходе растений в состояние покоя происходит уплотнение поверхностных фосфатидных слоев протоплазмы, что ведет к изменению ее коллоидно-химических свойств.

Многие исследователи отмечали понижение проницаемости протоплазмы зимой, которое, по их мнению, надежно характеризует устойчивость растения в этот период (Чайлахян, 1935; Голуш, 1935, 1938; Сергеев, 1936; Шарашидзе, 1958, и др.). Другие же авторы считают, что зимующие растения должны обладать высокой проницаемостью протоплазмы для воды, выходящей из клетки (Туманов, 1940; Сулейманов, 1964; Васильев, 1956, и др.). Повышение проницаемости при этом облегчает переход воды из клеток в межклетники, тем самым уменьшая вероятность ее замерзания внутри клетки и повреждения протоплазмы кристаллами льда. По-видимому, проницаемость протоплазмы — избирательная и односторонняя, т. е. высокая для воды, выходящей из клетки, и более низкая для воды, поступающей в нее, во всяком случае в период зимовки (Яблонский, Лищук, 1971).

Задачей настоящей работы явилось изучение динамики оводненности тканей побегов граната и проницаемости их для воды в годичном цикле развития.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа велась в Никитском ботаническом саду в 1970—1972 гг. с двумя сортами граната, различающимися по степени зимостойкости.

Сорт Борис — зимостойкий, плодоносит в основном на кольчатках. Склонен завязывать плоды из первых весенних цветков, заложенных в предшествующем году.

Сорт Гюлоша Розовая — менее устойчив, обычно развивает плодоносные побеги (плодовые веточки) из почек на основных побегах прошлого года. Больший процент плодов у него формируется из почек на основных и боковых побегах текущего года. Сорт склонен к ремонтантности, так как окончание роста побегов у него затягивается.

Сравниваемые сорта — 1960 г. посадки, находятся в одинаковых почвенно-климатических условиях. Пробы для анализа в течение года брали 1—2 раза в месяц в 8—9 часов, равномерно со всей кроны дерева. Содержание общей воды определяли по общепринятой методике — путем высушивания материала в термостате при 105°. Проницаемость тканей для воды определяли весовым методом: по четыре отрезка побегов длиной 10 *мм* заливали 10 *мл* дистиллированной воды и оставляли на 24 часа, в течение которых объекты поглощали воду. По разнице в весе до и после опыта находили количество поглощенной воды. Результаты выражали в процентах на сухое вещество. После взвешивания объекты, помещенные в сухие бюксы, оставляли на четыре часа для определения скорости потери воды. Проницаемость тканей для воды изучали в условиях, близких к природным. Повторность опытов двухкратная.



## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Наши исследования показали, что водный режим побегов граната претерпевает существенные изменения на протяжении годичного цикла развития растений (табл. 1). В начале вегетации в период роста

Таблица 1

Динамика общей воды в побегах граната

| Дата | Борис, типы побегов | | | Гюлоша Розовая, типы побегов | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1-й | 2-й | 3-й | 1-й | 2-й | 3-й |
| **1971 г.** | | | | | | |
| 8/VI | 76,3±1,6 | — | 50,5±0,1 | 72,9±0,2 | — | 57,6±0,6 |
| 8/VII | 54,9±1,9 | 54,5±0,2 | 40,6±0,2 | 65,2±0,1 | 59,9±0,7 | 46,1±0,4 |
| 17/VIII | 49,8±0,6 | 43,1±0,7 | 43,8±0,3 | 47,6±0,2 | 45,0±1,1 | 43,9±0,3 |
| 23/IX | 42,4±0,2 | 40,2±0,2 | 41,7±1,6 | 42,1±0,3 | 39,9±0,2 | 37,6±0,9 |
| 13/X | 42,1±0,3 | 37,1±0,8 | 40,5±1,6 | 42,8±2,9 | 39,2±0,8 | 39,3±0,3 |
| 10/XI | 40,5±0,3 | 40,3±0,1 | 38,7±1,2 | 42,9±1,1 | 39,7±0,3 | 39,8±1,0 |
| 20/XII | 39,7±0,3 | 37,4±0,1 | 35,4±0,8 | 39,7±0,9 | 37,3±0,6 | 37,8±0,1 |
| **1972 г.** | | | | | | |
| 17/I | 40,6±0,3 | 36,3±0,0 | 36,5±0,9 | 43,6±0,1 | 39,0±0,3 | 39,7±0,2 |
| 14/II | 38,2±0,9 | 33,2±0,8 | 35,0±0,1 | 41,2±0,2 | 37,6±0,4 | 37,6±0,1 |
| 6/III | 42,7±0,9 | 37,9±0,4 | 36,5±0,1 | 43,4±1,1 | 40,1±0,2 | 42,8±1,3 |
| 12/IV | 51,7±0,6 | 41,7±0,1 | 42,2±0,6 | 47,2±0,4 | 44,0±0,3 | 44,3±0,8 |
| 16/V | 52,7±0,0 | 50,5±0,1 | 46,7±0,5 | 56,2±0,5 | 52,3±3,4 | 51,2±2,5 |

побегов (июнь — июль) оводненность их довольно высокая (72—76% на сырой вес). При этом побеги первого типа содержат больше воды, чем побеги второго, и особенно двухлетние побеги третьего типа. Начиная с августа, по мере вызревания побегов происходит равномерное снижение оводненности их тканей, и в декабре — феврале количество воды в побегах становится минимальным (35—37%), почти в два раза ниже, чем в начале вегетации. Весной с повышением температуры воздуха оводненность побегов повышается.

Значительных различий в динамике содержания общей воды у разных по зимостойкости сортов граната на протяжении всего изучаемого периода нами не обнаружено. В холодный период года (в январе — феврале) побеги зимостойкого сорта Борис содержат несколько меньше воды, чем побеги менее стойкого сорта Гюлоша Розовая. Более устойчивые (двухлетние) побеги третьего типа у изучаемых сортов характеризуются низким уровнем оводненности по сравнению с побегами первого и второго типов. Объясняется это, по-видимому, тем, что с понижением температуры воздуха растения переходят в состояние покоя, характеризующееся снижением количества гидрофильных веществ (белкового азота, крахмала) и увеличением содержания небелкового азота и растворимых углеводов. Возрастает количество гидрофобных веществ, таких как липоиды и жиры. В результате общий уровень оводненности тканей и активность ряда физиологических процессов снижаются, что является у растений приспособительным свойством к неблагоприятным условиям среды. У зимостойких растений изменения в структуре клетки и ее содержимом происходят активнее, что и ведет к различию в оводненности тканей побегов у зимостойких и менее устойчивых сортов.

От общего содержания воды в органах зимующих растений зависит способность их тканей к поглощению и отдаче воды.

Установлено, что проницаемость тканей плодоносных побегов граната для воды изменяется в течение годичного цикла развития (табл. 2 и 3). Весной и в начале лета (в июне — июле), в период наибольшей оводненности побегов эти процессы идут с максимальной скоростью. Минимум в поглощении воды тканями наблюдается в холодное время года: у зимостойкого сорта Борис — в октябре, у Гюлоши Розовой — в январе. Минимальная скорость отдачи воды у сорта Борис отмечена в ноябре, у Гюлоши Розовой — в январе — феврале. Примерно с марта у обоих сортов начинается постепенное увеличение проницаемости тканей побегов для воды, входящей в клетку и выходящей из нее.

Таблица 2

**Способность тканей побегов граната к поглощению воды**

| Дата | Борис, типы побегов | | | Гюлоша Розовая, типы побегов | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1-й | 2-й | 3-й | 1-й | 2-й | 3-й |
| **1971 г.** | | | | | | |
| 8/VI | 29,9±0,7 | — | 26,3±2,9 | 35,8±4,8 | — | 31,8±1,5 |
| 8/VII | 61,2±1,2 | 43,2±1,5 | 26,8±0,2 | 55,7±2,7 | 54,3±8,4 | 36,1±0,1 |
| 17/VIII | 46,6±1,9 | 31,2±0,1 | 29,9±3,9 | 50,0±0,7 | 38,0±0,1 | 42,2±2,2 |
| 23/IX | 34,1±5,6 | 30,6±0,1 | 28,6±0,9 | 34,4±1,3 | 33,5±1,2 | 30,1±0,3 |
| 13/X | 28,2±0,9 | 22,8±0,7 | 24,6±1,6 | 35,6±0,4 | 32,1±0,5 | 24,7±1,1 |
| 10/XI | 19,7±2,9 | 17,6±0,4 | 16,8±0,3 | 29,2±1,0 | 25,4±1,1 | 18,5±1,6 |
| 20/XII | 28,3±1,8 | 24,5±0,1 | 27,9±0,8 | 29,8±0,6 | 37,3±0,4 | 26,6±0,6 |
| **1972 г.** | | | | | | |
| 17/I | 26,5±2,3 | 22,8±1,7 | 18,9±0,1 | 26,9±0,3 | 23,0±1,4 | 16,4±0,6 |
| 14/II | 32,4±1,5 | 24,9±1,3 | 23,9±2,6 | 26,8±0,2 | 28,0±0,9 | 26,3±0,7 |
| 6/III | 23,6±0,0 | 20,6±0,6 | 21,3±0,0 | 28,4±1,6 | 24,9±0,5 | 22,4±1,3 |
| 12/IV | 25,8±2,8 | 17,5±0,1 | 23,8±0,2 | 35,3±2,0 | 27,4±1,0 | 25,2±0,6 |
| 15/V | 45,4±3,8 | 30,7±2,1 | 28,8±0,1 | 57,2±1,4 | 52,5±5,4 | 36,6±2,3 |

Таблица 3

**Способность тканей побегов граната к отдаче воды**

| Дата | Борис, типы побегов | | | Гюлоша Розовая, типы побегов | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1-й | 2-й | 3-й | 1-й | 2-й | 3-й |
| **1971 г.** | | | | | | |
| 8/VI | 87,2±0,6 | — | 35,5±4,0 | 91,3±6,9 | — | 58,0±8,0 |
| 8/VII | 55,3±5,3 | 41,3±1,8 | 22,3±1,5 | 41,5±1,9 | 67,5±0,1 | 34,9±1,2 |
| 17/VIII | 53,4±2,0 | 42,8±2,1 | 46,5±1,3 | 53,1±2,4 | 63,5±5,4 | 44,8±0,7 |
| 23/IX | 32,6±2,9 | 30,0±0,4 | 28,8±1,3 | 34,1±2,0 | 36,4±0,6 | 34,6±0,5 |
| 13/X | 31,9±0,3 | 21,0±1,3 | 14,3±2,1 | 23,7±2,6 | 24,7±1,8 | 14,1±0,0 |
| 10/XI | 9,6±0,8 | 8,0±0,6 | 6,9±0,3 | 16,5±2,9 | 18,4±0,9 | 14,0±3,8 |
| 20/XII | 13,8±0,6 | 14,1±0,3 | 12,5±0,7 | 13,8±0,3 | 24,2±0,2 | 12,6±0,4 |
| **1972 г.** | | | | | | |
| 17/I | 14,0±0,5 | 15,2±3,3 | 8,5±0,6 | 14,5±0,9 | 17,9±2,1 | 11,0±1,9 |
| 14/II | 12,7±2,2 | 12,2±1,3 | 11,7±0,2 | 15,3±0,1 | 14,5±0,0 | 16,1±0,2 |
| 12/IV | 34,2±0,2 | 26,7±2,4 | 31,2±0,2 | 45,6±1,0 | 42,6±2,0 | 33,3±3,0 |
| 15/V | 31,6±1,1 | 28,9±0,2 | 27,5±2,5 | 51,5±5,0 | 41,2±0,0 | 35,0±1,3 |



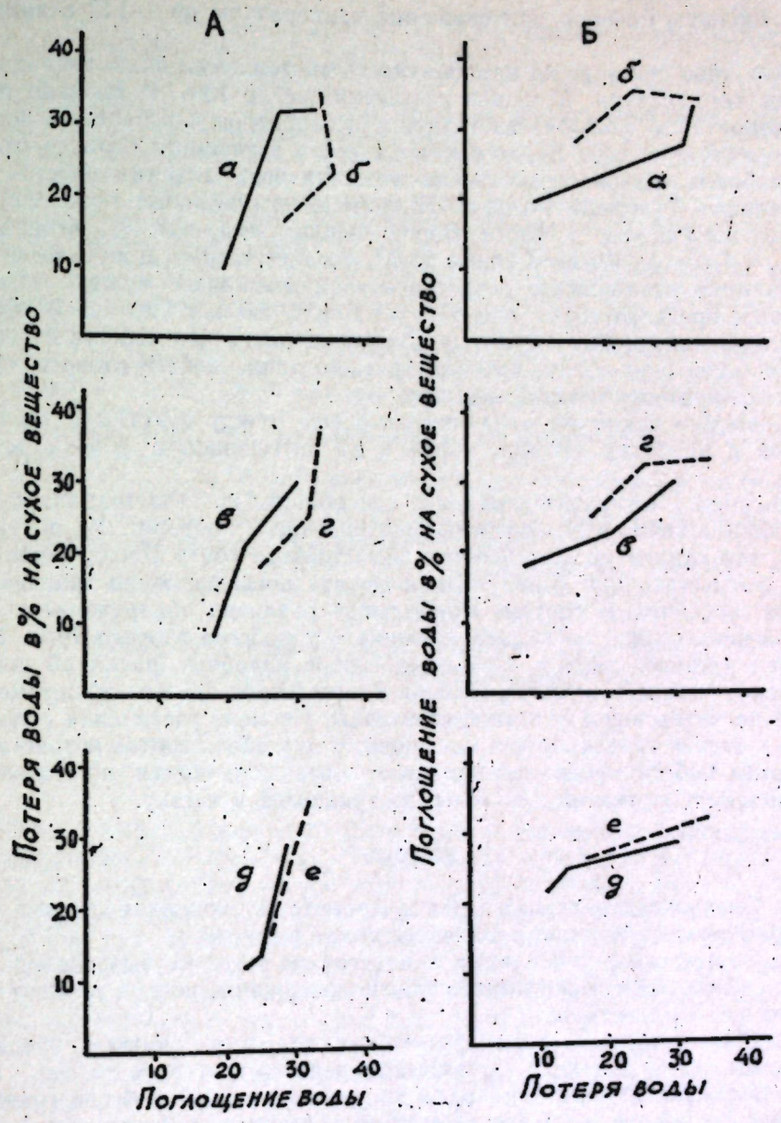



Рис. 1. Зависимость водоотдачи тканей побегов граната от способности их к поглощению воды (*А*) и поглощения воды от способности к водоотдаче (*Б*); тип побегов: первый — *а* — сорт Борис, *б* — Гюлоша Розовая; второй — *в* — сорт Борис, *г* — Гюлоша Розовая; третий — *д* — сорт Борис, *е* — Гюлоша Розовая.

Закономерное понижение от начала вегетации к осени (и особенно к зиме) способности тканей побегов граната поглощать и испарять воду и последующее усиление этих процессов от зимы к весне связано, как указывалось выше, с содержанием в растении общей воды. Кроме того, большое значение в изменении скорости указанных процессов имеет температура среды. Так, снижение температуры до 9,6° в ноябре 1971 г. вызвало уменьшение степени насыщения водой побегов зимостойкого сорта до минимума. Аналогичная реакция отмечена у побегов

сорта Гюлоша Розовая при снижении температуры до —1,5° в январе 1972 г.

Обратное действие на проницаемость протоплазмы оказывает повышенная температура. Весеннее повышение ее до 13—14° вызвало резкое возрастание способности тканей к поглощению и испарению воды.

Зимостойкий сорт Борис в течение всего изучаемого периода отличается более низкой скоростью поглощения воды тканями побегов по сравнению с Гюлошой Розовой. Например, минимальные значения величины поглощения у сорта Борис: первый тип — 19,7%, второй — 17,6%, у Гюлоши Розовой 26,9 и 23,0% соответственно. Довольно четко проявляются различия по скорости поглощения воды между типами побегов в пределах сорта. Как у сорта Борис, так и у Гюлоши Розовой наибольшая скорость поглощения воды характерна для побегов первого типа, наименьшая — для побегов третьего типа. Побеги второго типа занимают промежуточное положение.

Примерно такие же различия отмечены между сортами и типами побегов в пределах каждого сорта и по интенсивности отдачи воды (табл. 3).

Рисунок 1 отражает изменение способности побегов граната к отдаче воды в связи с особенностью поглощения и наоборот. Из рисунка видно, что отдача воды у побегов зимостойкого сорта Борис начинает резко возрастать при более низком уровне поглощения по сравнению с менее устойчивым сортом. Наибольшие различия обнаружены у побегов первого типа, несколько меньшие — у побегов второго типа. Побеги же третьего типа у изучаемых сортов подобных различий почти не имеют. Четкие сортовые различия у однолетних побегов обнаружены также по интенсивности поглощения воды. По мере увеличения способности к отдаче воды скорость поглощения ее у обоих сортов возрастает. При этом побеги менее зимостойкого сорта отличаются повышенной проницаемостью тканей для воды, поступающей в клетку.

## ВЫВОДЫ

1. Оводненность тканей побегов граната и проницаемость их для воды изменяются в течение годичного цикла развития.

2. Общее содержание воды в побегах по мере их вызревания заметно снижается к осени. Минимальное содержание воды в побегах отмечено в зимние месяцы.

3. Побеги третьего типа характеризуются более низким уровнем оводненности по сравнению с побегами первого и второго типов.

4. Максимальная величина проницаемости тканей побегов граната для воды отмечена в начале вегетации; к осени и особенно зимой она снижается и снова возрастает весной.

5. В период подготовки растений к зиме побеги зимостойкого сорта отличаются большей способностью к отдаче воды относительно скорости ее поглощения по сравнению с менее устойчивым.

## ЛИТЕРАТУРА

Арендт Н. К., 1968. Особенности биологии плодоношения граната. Бюл. Гос. Никитск. бот. сада, вып. 1(7).

Васильев И. М., 1956. Зимовка растений. Изд-во АН СССР, М.

Гирник Д. В., 1955. Водный режим древесных пород зимой и зимняя засуха. Тр. ин-та леса АН СССР, т. 27.

Голуш Б. М., 1935. Изменение проницаемости плазмы под влиянием температурного воздействия. Докл. АН СССР, т. 2, № 3—4.



Генкель П. А., Окнинина Е. З., 1964. Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений. Изд-во «Наука», М.

Голуш Б. М., 1938. Проницаемость плазмы как фактор устойчивости к холоду. Докл. АН СССР, нов. сер., т. XVIII, № 6.

Кушниренко М. Д., 1967. Водный режим и засухоустойчивость плодовых растений. Изд-во «Картя Молдовеняскэ», Кишинев.

Проценко Д. Ф., 1958. Морозостойкость плодовых культур СССР. Киев.

Соловьева М. А., 1960. О регенерации поврежденных морозом плодовых деревьев. В сб.: «Физиология устойчивости растений». Изд-во АН СССР, М.

Соловьева М. А., 1967. Зимостойкость плодовых культур при разных условиях выращивания. Изд-во «Колос», М.

Суздальцева В. А., 1970. Изменение оводненности листьев, побегов и генеративных почек в годичном цикле развития яблони в связи с зимостойкостью. Физиология зимостойкости плодовых культур. Тр. Центр. ген. лаб. им. И. В. Мичурина, т. XI.

Сулейманов И. Г., 1964. Структурно-физические свойства протоплазмы и ее компонентов в связи с проблемой морозоустойчивости культурных растений. Казань.

Сергеев Л. И., 1936. О стойкости растений к низким температурам. Известия АН СССР, сер. биол., № 4.

Туманов И. И., 1940. Физиологические основы зимостойкости озимых культурных растений. Сельхозгиз, М.

Чайлахян М. Х., 1935. О проницаемости плазмы в листьях яровых и озимых пшениц. Докл. АН СССР, т. 2, № 2.

Шарашидзе Н. М., 1958. Годичная динамика проницаемости протоплазмы клеток вечнозеленых растений. Тр. Тбилисск. бот. ин-та, т. 19.

Яблонский Е. А., Лищук А. И., 1971. Методика физиологической оценки устойчивости южных плодовых культур. Ялта.

## TO THE QUESTION OF POMEGRANATE WATER REGIME IN CONNECTION WITH WINTER-HARDINESS

*T. P. KUCHEROVA*

## SUMMARY

Water content dynamics in three types of pomegranate shoots during annual development cycle was studied. It was stated that the shoots have maximum water content at the beginning of vegetation; this reduces to fall. Minimum water content has been noted in winter months when there was stable fall in temperature. Shoots of winter hardy variety 'Boris' are remarkable for lower water level in January — February compared with less hardy variety 'Gyulosha Rose'. Interrelation between winter hardiness and rehydration extent have been noted in shoots of the third type. It was revealed that water permeability of tissues in pomegranate shoots also alterates during year. Water uptake and return processes by shoot tissues go at maximum rate at early stage of vegetation slowing to fall and accelerating to spring again. The first and second type shoots of winterhardy variety are characterized by stronger water return capacity in regard to its uptake rate, compared with less hardy one.

4 Заказ 112

ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

*Том LXIV* *1974*

# ОСОБЕННОСТИ УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА У РАЗЛИЧНЫХ ПО ЗИМОСТОЙКОСТИ СОРТОВ ГРАНАТА

*Т. П. КУЧЕРОВА, О. Н. ЛИТВИНОВА*

По современным представлениям, в формировании у растений свойства зимостойкости большое значение имеет характер протекания процессов углеводного обмена в связи с изменяющимися условиями внешней среды (Туманов, 1940, 1960; Васильев, 1960; Сергеев, Сергеева, Мельников, 1961, и др.).

Работами многих исследователей (Максимов, 1913; Проценко, Полищук, 1948; Соловьева, 1967, и др.) установлено, что в повышении зимостойкости растений важную роль играют растворимые углеводы. Кроме того, устойчивость растений к действию низких температур в значительной степени зависит от количества накопленного осенью крахмала и степени его гидролиза в холодное время года (Проценко, 1958, Сергеев, 1959; Филиппова, 1965; Ряднова, 1966, Сергеева, 1971, и др.).

Несмотря на многочисленность исследований в этом направлении, работ по изучению углеводного обмена у граната нет, хотя последний является ведущей культурой южного плодоводства.

Целью настоящей работы было изучение динамики крахмала, состава и количества растворимых углеводов в одно- и двухлетних побегах различных сортов граната в связи с их зимостойкостью.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнена в 1970—1974 гг. на базе коллекционных насаждений Никитского ботанического сада. Объектом исследования служили два сорта граната, различающихся по степени зимостойкости (Борис — зимостойкий сорт и Гюлоша Розовая — менее устойчивый). Пробы для анализов брали один — два раза в месяц в годичном цикле развития с трех типов побегов, первый из которых представляет собой однолетние побеги текущего года; второй — копьеца на них; третий — двухлетние копьеца на побегах продолжения предыдущего года.

Качественный и количественный состав сахаров определяли методом хроматографии на бумаге (Бояркин, 1955; Зайцева, Афанасьева, 1957), содержание крахмала — колориметрическим методом (Ястрембович и Калинин, 1962).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение динамики углеводов в побегах граната показало, что все типы побегов изучаемых сортов содержат глюкозу, фруктозу, сахарозу, рафинозу и стахиозу. Основная часть растворимых углеводов находится в форме глюкозы и фруктозы, присутствующих в течение всего года. Сахароза, рафиноза и стахиоза появляются осенью (в сентябре — ноябре) в связи с понижением температуры воздуха.

В результате исследования количественных изменений сахаров установлено, что общее содержание растворимых углеводов в побегах граната закономерно увеличивается к осени, и особенно в зимнее время (табл. 1). Максимум содержания сахаров в побегах граната отмечен в феврале. Иногда он смещается на январь и даже декабрь.

Таблица 1

**Содержание суммы сахаров в побегах граната (в % на сухой вес)**

| Дата | Сорт Борис, типы побегов | | | Сорт Гюлоша Розовая, типы побегов | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1-й | 2-й | 3-й | 1-й | 2-й | 3-й |
| **1971 г.** | | | | | | |
| 8/VI | 3,7 | — | 1,3 | 3,9 | — | 1,5 |
| 13/VIII | 1,7 | 2,0 | 2 1 | 1,9 | 2,8 | 1,6 |
| 17/VIII | 1,7 | 1,5 | 1,8 | 1,8 | 1,6 | 1,6 |
| 23/IX | 2,5 | 1,5 | 1,8 | 1,6 | 0,9 | 1.1 |
| 13/X | 3,6 | 2,9 | 4,2 | 2,7 | 2,6 | 2,9 |
| 10/XI | 4,0 | 4,1 | 3,9 | 4,3 | 3,4 | 4,0 |
| 20/XII | 6,8 | 6,8 | 5,8 | 5,0 | 4,8 | 5,5 |
| **1972 г.** | | | | | | |
| 17/I | 8,8 | 6,6 | 9,7 | 5,4 | 4,8 | 5,0 |
| 14/II | 10,0 | 9,5 | 10,4 | 4,9 | 4,1 | 6,7 |
| 6/III | 7,2 | 6,6 | 6,8 | 4,7 | 4,2 | 6,1 |
| 12/IV | 6,2 | 2.6 | 3,2 | 4,5 | 3,2 | 3,4 |

Осеннее увеличение суммы сахаров в побегах связано с фотосинтезом и оттоком их из листьев; дальнейшее накопление (период максимума) объясняется гидролизом крахмала.

Сортовые различия, связанные с неодинаковой устойчивостью сортов к неблагоприятным условиям, заключаются в том, что побеги зимостойкого сорта Борис на протяжении осенне-зимнего периода содержат больше сахаров по сравнению с менее устойчивым сортом Гюлоша Розовая. В теплое время (весна и начало лета) различий в содержании растворимых углеводов у рассматриваемых сортов не обнаружено.

Двухлетние побеги у обоих сортов отличаются от однолетних более высоким содержанием суммы сахаров в осенне-зимний период. Кроме того, в период пониженных температур у изучаемых сортов отмечены различия в динамике отдельных форм сахаров (табл. 2 и 3).

Из данных таблиц 2 и 3 видно, что сахароза, рафиноза и стахиоза в побегах зимостойкого сорта появляются уже в сентябре, а у менее стойкого — в октябре и даже ноябре. Максимальное количество их отмечено в декабре — январе. В конце февраля содержание олигосахаридов уменьшается, в марте они исчезают совсем. Для побегов третьего



Таблица 2

**Качественный состав растворимых углеводов в побегах сорта Борис в осенне-зимне-весенний период (в % на сухой вес)**

| Сахара | 1970 г. | | | | 1971 г. | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 29/IX | 28/X | 23/XI | 21/XII | 13/I | 3/II | 2/III | 1/IV |
| **Побеги первого типа** | | | | | | | | |
| Глюкоза | 0,24 | 1,0 | 1,6 | 1,6 | 1,1 | 1,4 | 0,8 | 0,6 |
| Фруктоза | 0,65 | 1,2 | 1,6 | 1,9 | 1,1 | 1,6 | 0,8 | 1,2 |
| Сахароза | Следы | Следы | 0,2 | 0,8 | 0,3 | 0,4 | 0,3 | 0,08 |
| Рафиноза | 0,32 | 0,1 | 0,26 | 0,16 | 0,1 | 0,44 | Следы | Следы |
| Стахиоза | 0,32 | 0,1 | 0,26 | 0,16 | Следы | Следы | 0 | 0 |
| **Побеги второго типа** | | | | | | | | |
| Глюкоза | 0,40 | 0 82 | 1,3 | 1,4 | 0,9 | 0,9 | 1,0 | 0,4 |
| Фруктоза | 0,64 | 1,1 | 1,5 | 1,3 | 1,0 | 1,8 | 0,9 | 0,9 |
| Сахароза | Следы | 0,04 | 0,13 | 1,0 | 0,61 | 0,60 | Следы | Следы |
| Рафиноза | 0,32 | 0,16 | 0,13 | 0,16 | 0,15 | 0,24 | » | 0 |
| Стахиоза | 0,32 | 0,16 | 0,11 | 0,16 | Следы | Следы | 0 | 0 |
| **Побеги третьего типа** | | | | | | | | |
| Глюкоза | 0,60 | 0,70 | 1,2 | 1,2 | 1,0 | 0,5 | 0,65 | 0,5 |
| Фруктоза | 0,80 | 1,0 | 1,7 | 2,4 | 1,5 | 0,8 | 0,65 | 1,7 |
| Сахароза | Следы | Следы | 0,3 | 1.0 | 0,8 | 0,3 | Следы | 0,16 |
| Рафиноза | 0,4 | 0,08 | 0,3 | 0,24 | Следы | Следы | 0 | 0 |
| Стахиоза | 0,4 | 0,08 | 0,2 | 0,2 | » | » | 0 | 0 |

Таблица 3

**Качественный состав растворимых углеводов в побегах сорта Гюлоша Розовая в осенне-зимне-весенний период (в % на сухой вес)**

| Сахара | 1970 г | | | | 1971 г. | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 29/IX | 28/X | 23/XI | 21/XII | 13/I | 3/II | 2/III | /IV |
| **Побеги первого типа** | | | | | | | | |
| Глюкоза | 0,34 | 0,70 | 1,2 | 1,5 | 0,80 | 1,0 | 0,90 | 0,60 |
| Фруктоза | 0,17 | 0,70 | 0,90 | 1,3 | 0,90 | 1,6 | 0,60 | 1,4 |
| Сахароза | 0 | 0 | Следы | 0,5 | 0,2 | 0,3 | 0 | 0 |
| Рафиноза | 0 | 0 | » | 0,2 | Следы | Следы | 0 | 0 |
| Стахиоза | 0 | 0 | » | 0,2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| **Побеги второго типа** | | | | | | | | |
| Глюкоза | 0,53 | 0,83 | 1,0 | 1,1 | 0,90 | 1,0 | 1,1 | 0,60 |
| Фруктоза | 0,26 | 0,70 | 0,90 | 1,1 | 0,80 | 1,6 | 0,80 | 1,0 |
| Сахароза | 0 | 0 | 0,08 | 0,5 | 0,24 | 0,30 | 0 | 0 |
| Рафиноза | 0 | Следы | 0,05 | 0,15 | 0,16 | Следы | 0 | 0 |
| Стахиоза | 0 | » | 0,05 | 0,15 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| **Побеги третьего типа** | | | | | | | | |
| Глюкоза | 0,08 | 0,64 | 0,84 | 0,90 | 0,50 | 0,90 | 0,50 | 0,60 |
| Фруктоза | 0,17 | 0,96 | 1,1 | 1,5 | 1,2 | 1,4 | 0,30 | 1,0 |
| Сахароза | Следы | Следы | Следы | 0,60 | 0,40 | Следы | 0 | 0 |
| Рафиноза | 0,17 | 0,20 | » | 0,20 | Следы | » | 0 | 0 |
| Стахиоза | 0,17 | 0,20 | » | 0,20 | » | » | 0 | 0 |

типа характерно более раннее появление олигосахаридов по сравнению с однолетними побегами первого и второго типов.

Дисперсионный анализ наших данных показал, что накопление растворимых углеводов в осенне-зимне-весенний период связано с температурой воздуха. Причем температурный фактор на побеги зимостойкого сорта оказывает несколько большее влияние, чем на побеги менее стойкого. Так, величина $\eta_x^2$ у сорта Борис 0,920 ± 0,020, у Гюлоши Розовой 0,820 ± 0,045.

Более высокая степень связи у зимостойких сортов указывает на быструю реакцию их на изменение температуры окружающей среды. Это хорошо подтверждается данными, полученными при промораживании побегов в холодильной камере при температуре — 20,5° в течение 18 часов (табл. 4).

Таблица 4

**Изменения в содержании углеводов в побегах граната после промораживания (в % на сухой вес) декабрь 1973 г.**

| Показатели | Сорт Борис | | Сорт Гюлоша Розовая | |
|---|---|---|---|---|
| | контроль | после промораживания | контроль | после промораживания |
| Глюкоза | 1,7±0,0 | 1,4±0,1 | 1,1±0,1 | 0,9±0,1 |
| Фруктоза | 2,8±0,0 | 2,2±0,1 | 1,8±0,0 | 2,7±0,0 |
| Сахароза | 0 | 0,3±0,0 | 0 | 0 |
| Рафиноза | 0 | 0,4±0,01 | 0 | 0 |
| Крахмал | 0,99±0,01 | 0.29±0,01 | 1,4±0,03 | 0,93±0,03 |

Из таблицы 4 видно, что у зимостойкого сорта Борис под влиянием низкой температуры синтезируются олигосахариды — сахароза и рафиноза и гидролизуется крахмал. У менее стойкого сорта Гюлоша Розовая наблюдалось увеличение фруктозы и менее полный по сравнению с зимостойким сортом гидролиз крахмала.

Отметим, что после промораживания ткани побегов сорта Борис имели незначительные повреждения (3—5%). У сорта же Гюлоша Розовая в результате очень сильных повреждений (90—95%) сердцевины, перимедуллярной зоны, камбия и флоэмы побеги погибли, хотя общее содержание сахаров в них несколько возросло.

По-видимому, решающая роль в защите растений от низких температур принадлежит все же олигосахаридам, на что указывают в своих работах многие авторы (Сергеев, Сергеева, Мельников, 1961; Яблонский, 1964 и др.).

Согласно мнению А. И. Поярковой (1924), Ю. Е. Филипповой (1965), В. А. Гавриловой (1968) зимостойкость растений зависит от характера и глубины превращения крахмала.

Данные наших исследований показали, что в условиях Южного берега Крыма крахмал в побегах граната отмечен в течение всего года.

Как видно из таблицы 5, динамика содержания крахмала характеризуется двумя максимумами (осенним и весенним) и двумя минимумами (летним и зимним). Осеннее накопление крахмала наблюдается в сентябре — октябре. Наибольшее количество его в этот период достигает 8% на сухой вес. С конца октября крахмал в побегах граната подвергается гидролизу, который усиливается зимой и более интенсивен в побегах зимостойкого сорта. В декабре — январе, в период устойчивого похолодания, крахмал содержится в минимальных количествах. В этот момент более отчетливо проявляются различия в содержании крахмала



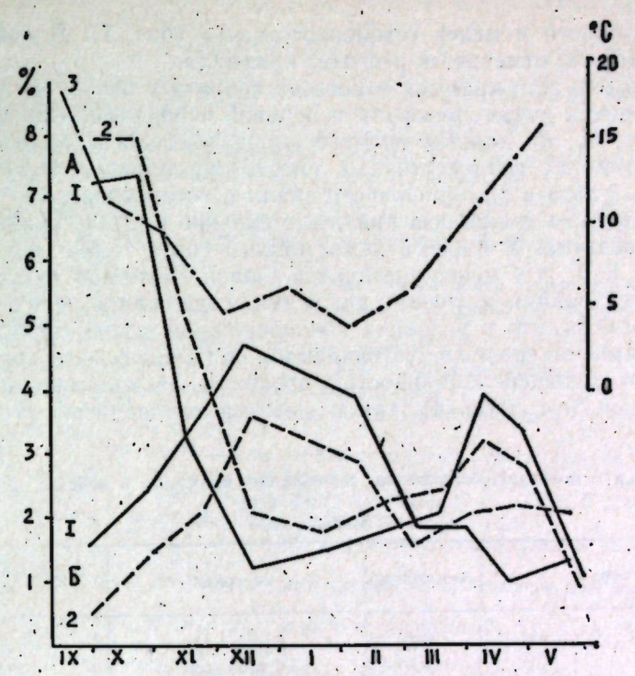



Рис. 1. Динамика содержания углеводов в побегах граната в осенне-зимне-весенний период: А — крахмал, Б — сумма сахаров; *1* — сорт Борис, *2* — сорт Гюлоша Розовая, *3* — среднемесячная температура воздуха.

Таблица 5

**Динамика крахмала в побегах сортов граната Борис и Гюлоша Розовая (в % на сухой вес)**

| Дата | Сорт Борис, тип побегов | | | Сорт Гюлоша Розовая, тип побегов | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1-й | 2-й | 3-й | 1-й | 2-й | 3-й |
| **1971 г.** | | | | | | |
| 24/VI | 0,30±0,0 | 0,30±0,0 | 2,2±0,0 | 0,46±0,0 | 0,30±0,02 | 2,15±0,05 |
| 12/VII | 1,56±0,01 | 0,85±0,03 | 2,1±0,1 | 1,4±0,1 | 1,0±0,0 | 2,45±0,05 |
| 24/VIII | 4,65±0,05 | 3,4±0,0 | 3,6±0,0 | 4,1±0,1 | 3,3±0,0 | 4,1±0,0 |
| 22/IX | 5,25±0,05 | 5,1±0,0 | 3,9±0,0 | 3,35±0,05 | 4,0±0,0 | 3,3±0,0 |
| 12/X | 4,45±0,05 | 5,55±0,05 | 4,65±0,05 | 5,6±0,0 | 5,45±0,05 | 4,7±0,0 |
| 17/XI | 1,8±0,0 | 1,9±0,05 | 1,8±0,03 | 2,6±0,1 | 2,85±0,1 | 2,62±0,1 |
| 16/XII | 2,35±0,05 | 1,65±0,05 | 1,3±0,0 | 0,8±0,0 | 1,1±0,0 | 1,35±0,05 |
| **1972 г.** | | | | | | |
| 14/I | 1,0±0,0 | 0,45±0,01 | 0,85±0,01 | 0,78±0,0 | 0,57±0,03 | 1.15±0,05 |
| 10/II | 1,15±0,05 | 0,78±0,0 | 1,1±0,0 | 1,4±0,0 | 1,75±0,05 | 1,15±0,05 |
| 9/III | 0,95±0,05 | 1,2±0,1 | 0,93±0,01 | 0,92±0,0 | 0,79±0,01 | 0,87±0,03 |
| 10/IV | 1,3±0,0 | 0,61±0,01 | 0,50±0,04 | 0,52±0,04 | 0,43±0,01 | 0,86±0,02 |
| 15/V | Следы | Следы | Следы | Следы | Следы | Следы |

у зимостойкого и менее устойчивого сорта (рис. 1). В конце марта — начале апреля отмечается ресинтез крахмала.

Локализуется крахмал в побегах граната в основном в сердцевине, сердцевинных лучах древесины и коровой паренхиме. Максимальное накопление его, по данным полного корреляционного анализа, приурочено к интервалу среднесуточных температур порядка 11,4—18,8°.

В результате дисперсионного анализа установлено, что на интенсивность синтеза и гидролиза крахмала сильное влияние оказывает температура воздуха. У побегов зимостойкого сорта Борис это влияние составляет 83%, а у менее устойчивой Гюлоши Розовой только 58%.

На основании изучения динамики содержания крахмала можно предположить, что в условиях южнобережной зимы, характеризующейся частыми оттепелями, устойчивыми оказываются те сорта, которые обладают большей лабильностью превращения крахмала при действии как низкой (см. табл. 4), так и высокой температуры (табл. 6). Так,

Таблица 6

**Влияние искусственного обогрева на содержание крахмала в побегах граната (в % на сухой вес)**
Январь 1974 г.

| Сорт | Тип побега | Контроль | Посла обогрева в течение 4-х суток |
|---|---|---|---|
| Борис | 1-й | 0,27±0,01 | 2,45±0,07 |
| | 2-й | 0,46±0,02 | 2,21±0,01 |
| | 3-й | 0,66±0,04 | 2,78±0,02 |
| Гюлоша Розовая | 1-й | 0,76±0,0 | 1,64±0,02 |
| | 2-й | 0,71±0,01 | 1,76±0,02 |
| | 3-й | 0,46±0,0 | 1,74±0,02 |

в побегах у зимостойкого сорта Борис в результате выдерживания их в течение четырех суток при температуре 13—16° количество крахмала увеличилось в 4—8 раз, у менее стойкой Гюлоши Розовой это увеличение выражено в меньшей степени.

## ВЫВОДЫ

1. Однолетние и двухлетние побеги изучаемых сортов граната содержат глюкозу, фруктозу, рафинозу, сахарозу и стахиозу.

2. Содержание растворимых углеводов и крахмала в побегах подвержено значительным изменениям в течение годичного цикла их развития. Отмечено закономерное повышение суммы сахаров к осени и особенно зимой с последующим снижением ее весной. Динамика накопления крахмала характеризуется двумя максимумами (осенним и весенним) и двумя минимумами (летним и зимним).

3. Побеги зимостойкого сорта отличаются от побегов менее устойчивого относительно высоким содержанием сахаров, более ранним появлением олигосахаридов и интенсивным гидролизом крахмала в осенне-зимний период.

4. Накопление сахаров и крахмала в одно- и двухлетних побегах граната обнаруживает довольно четкую коррелятивную зависимость от температуры воздуха. При этом зимостойкий сорт отличается от менее устойчивого более тесной связью содержания углеводов с температурой среды.



## ЛИТЕРАТУРА


Бояркин А. Н., 1955. Простой хроматографический и капельный метод определения сахаров на фильтровальной бумаге. Физиология растений, т. 2, вып. 3.

Васильев И. М., 1960. Зимовка растений. Изд-во АН СССР, М.

Гаврилова В. А., 1968. Превращение запасных веществ в цветочных почках вишни и сливы в связи с их зимостойкостью. Вестник с.-х. науки, № 11.

Зайцева Г. Н., Афанасьева Т. П., 1957. Количественное определение углеводов методом нисходящей хроматографии на бумаге. Биохимия, т. 22, вып. 6.

Максимов Н. А., 1913. О вымерзании и холодостойкости растений. Изв. лесного ин-та, № 25.

Пояркова А. И., 1924. О соотношении между глубиной зимнего покоя, превращением веществ и холодостойкостью у древесных растений. Тр. Ленинградского общ. естествоиспыт., т. 54, № 3.

Проценко Д. Ф., 1958. Морозостойкость плодовых культур СССР. Киев.

Проценко Д. Ф., Полищук Л. К., 1948. О физиологических и биохимических особенностях морозостойкости плодовых культур. Киев.

Рядиова И. М., 1966. Выведение зимостойких сортов персика в Краснодарском Крае. Тр. Крымской опытной ст. ВИР, т. 3.

Сергеев Л. И., 1959. Особенности годичного цикла и зимостойкость деревьев и кустарников. Тезисы докл. на конф. по физиол. устойчивости растений. М.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К., 1961. Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа.

Сергеева К. А., 1971. Физиологические и биохимические основы зимостойкости древесных растений. Изд-во «Наука», М.

Туманов И. И., 1940. Физиологические основы зимостойкости растений. Сельхозгиз, М.

Туманов И. И., 1960. Физиология устойчивости растений. Тр. конф. 3—7 марта 1959 г. Изд-во АН СССР, М.

Яблонский Е. А., 1964. Влияние зимних оттепелей и искусственного обогрева на содержание олигосахаридов в однолетних побегах миндаля, абрикоса и персика. Физиол. растен., т. II, вып. 4.

Ястрембович Н. И., Калинин Ф. Л., 1962. Рост и продуктивность растений. Науч. тр. Укр. НИИ физиологии растений, вып. 23.

Плохинский Н. А., 1967. Алгоритмы биометрии. Изд-во МГУ, М.

Соловьева М. А., 1967. Зимостойкость плодовых культур при разных условиях выращивания. Изд-во «Колос», М.

Филиппова Ю. Е., 1965. Морфо-физиологические особенности зимостойких и незимостойких древесных растений в районе г. Кзыл-Орды. Тр. ин-та биологии, вып. 43. Свердловск.


## SPECIAL FEATURES OF CARBOHYDRATE METABOLISM IN POMEGRANATE VARIETIES WITH DIFFERENT WINTER-HARDINESS

*T. P. KUCHEROVA, O. N. LITVINOVA*

## SUMMARY


The special features of carbohydrate metabolism in two pomegranate varieties differing by winter-hardiness extent were studied. Three shoot types have been investigated: first and second ones being annual and third being two-year one. It was stated that one-year and two-year shoots contain glucose, fructose, sucrose, raffinose and stachyose. Their content alterates during twelve months' development; the maximum was noted in December-February. The shoots of winter-hardy variety differ from those of less hardy one by higher sugar content, earlier appearing of oligosaccharides and fuller starch hydrolysis.

Dynamics of starch accumulation in pomegranate shoots is remarkable for two maxima (fall and spring) and two minima (summer and winter). Close relation between carbohydrate accumulation and temperature was found being closer in shoots of winterhardy variety.

ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

*Том LXIV* *1974*

# ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КИСЛОЙ ФОСФАТАЗЫ И β-ФРУКТОФУРАНОЗИДАЗЫ В ТКАНЯХ ПЛОДОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ В ПЕРИОД ЗИМОВКИ

*Е. А. ЯБЛОНСКИЙ, Т. С. ЕЛМАНОВА,*
*кандидаты биологических наук*

Деятельности ферментов в процессе перезимовки растений придается огромное значение. Именно от их лабильности и способности приспосабливаться к изменению условий среды зависит интенсивность всех физиологических процессов. Среди ферментов, регулирующих углеводный обмен, немаловажная роль принадлежит кислым фосфатазам.

По данным А. П. Бресткина, Ю. Г. Жуковского, Н. А. Новицкой (1965), кислые фосфатазы обладают не только гидролитическим, но и трансферирующим действием. И. Заутер, Х. Маркьюардт (Sauter, Marquardt, 1965), Заутер (1966) установили, что эта группа ферментов принимает участие в транспорте углеводов. Об этом свидетельствуют и данные Х. Браун, И. Заутер (Brawn, Sauter, 1964), А. А. Кузнецова, Б. Н. Степаненко (1964), К. Т. Сухорукова, Е. И. Ерошиной (1967), Х. Ваннера (Wanner, 1952), Г. Фрей (Frey, 1954), Х. Винхауза (Wienhaus, 1969) и других исследователей.

В крахмальных зернах сердцевинных лучей тополя И. Заутер (1966) гистохимически обнаружил повышенную фосфатазную активность, что послужило основанием для предположения об участии этих ферментов в гидролизе крахмала. Х. Винхауз (1969) отмечает, что в запасающих тканях виноградной лозы с постоянно высокой активностью фосфатазы наблюдается и особенно интенсивный гидролиз крахмала. В клетках же, бедных крахмалом, активность этого фермента была незначительной, однако, в течение различных периодов мобилизации крахмала видимых изменений фосфатазной активности не было.

В метаболизме углеводов значительная роль отводится и β-фруктофуранозидазе, которая катализирует расщепление сахарозы на глюкозу и фруктозу, а также осуществляет перенос фруктозного остатка сахарозы с одной молекулы дисахарида на другую с образованием олигосахарида (Edelmann, 1956; Allen, Baecn, 1956; Опарин, Бардинская, 1954, 1955; Павлинова, Курсанов, 1957).

А. Л. Курсанов, Н. Н. Крюкова, А. С. Мороз (1939), изучая влияние температурного воздействия на процессы синтеза и гидролиза сахарозы, обнаружили, что выдерживание растений при 0° приводит к ослаблению этих процессов и сдвигу ферментативного равновесия в сторону гидролиза. Аналогичные данные получены Н. М. Сисакяном и Б. А. Рубиным (1939, 1949).

По данным Р. Пресси и Р. Шоу (Pressey и Shaw, 1966), в растениях имеются ингибиторы инвертазы, действие которых с понижением температуры ослабевает, в результате чего возрастает активность фермента.

В литературе имеются указания на то, что более зимостойкие сорта, виды и породы обладают повышенной активностью кислой фосфатазы и ß-фруктофуранозидазы в холодный период года по сравнению с менее зимостойкими (Колоша, 1965; Рубин, Сисакян, 1949; Weinhaus, 1969). Однако данных этих крайне мало.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования служили сорта персика (зимостойкие — Арп, Лодзь Ранний, Ранний Александра, Ферганский Белый; слабо зимостойкие — Рот Фронт, Гоум Клинг), абрикоса (зимостойкий — Мелитопольский Черный, слабо зимостойкий — Шалах) и миндаля (зимостойкий — Никитский 62, и незимостойкий — Дагестанский). Пробы для анализов брались с однолетних побегов 1—2 раза в месяц с октября по апрель. В отобранных образцах изучалась активность кислой фосфатазы и β-фруктофуранозидазы в автолитических смесях. Работа проведена в 1967—1971 гг.

Активность кислой фосфатазы определяли по Б. П. Плешкову (1968); в качестве субстрата использован β-глицерофосфат натрия; буфер-смесь Серенсена II, pH — 4,45. Количество отщепленного под действием фермента неорганического фосфора устанавливали колориметрически по методу А. Х. Туракулова и др. (1967). Колориметрирование производили на ФЭК-М с синим светофильтром. Активность выражали в *мкг* отщепленного неорганического фосфора в течение одного часа под действием гомогената из 1 *г* ткани.

Деятельность β-фруктофуранозидазы изучали хроматографически (Павлинова, Курсанов, 1956). Буферную смесь с субстратом готовили по способу А. Н. Белозерского и Н. И. Проскурякова (1951). Общую активность выражали в *мг* расщепленной сахарозы за один час 1 *г* гомогената ткани, синтетическую — в *мг* синтезированного олигосахарида.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Активность кислой фосфатазы в генеративных почках и однолетних побегах.** Исследование активности кислой фосфатазы в генеративных и вегетативных органах вскрыло определенные закономерности в действии этого фермента. Как видно из таблицы 1, в 1968—1969 гг. активность кислой фосфатазы в однолетних побегах персика возрастала к зиме. Весной действие этого фермента у большинства сортов заметно ослабевало. В весенне-зимний период 1969/70 г. у персика уже в начале осени отмечена довольно высокая фосфатазная активность, несколько снижающаяся к концу зимы (табл. 2). Однако, несмотря на различия в динамике активности фосфатазы в разные годы, уровень ее в зимнее время был примерно одинаковым (см. табл. 1, 2). Характерно, что различные по степени зимостойкости сорта обладали как высокой, так и низкой активностью.

В однолетних побегах миндаля (табл. 3) интенсивность минерализации фосфора под действием фермента снижается в наиболее холодные периоды. При этом обнаружено, что в побегах зимостойкого сорта Никитский 62 инактивация фермента выражена сильнее, чем в побегах менее зимостойкого сорта Дагестанский (см. табл. 2).



В генеративных почках персика и миндаля в отличие от однолетних побегов активность кислой фосфатазы резко увеличивается к весне (рис. 1), но так же как и в побегах, в периоды наиболее низких температур наблюдается ее уменьшение (см. табл. 1, 2, 3). Особенно хорошо это прослеживается у сортов миндаля (см. табл. 3). Если сопоставить данные по активности фосфатазы в генеративных почках с темпами их

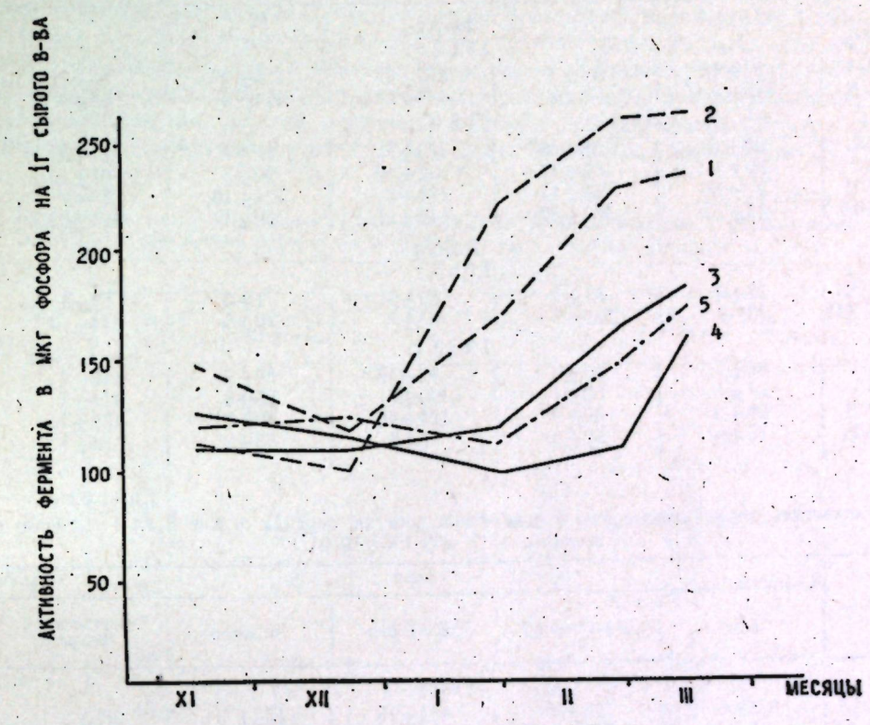



Рис. 1. Активность кислой фосфатазы в генеративных почках различных сортов персика (1969—1970 гг.): *1* — Рот Фронт, *2* — Гоум Клинг, *3* — Арп, *4* — Лодзь Ранний, *5* — Ферганский Белый.

зимнего развития, то видно, что повышение фосфатазной активности в конце зимы и весной связано с образованием двуклеточной пыльцы и дальнейшим ее формированием. Именно у менее зимостойких сортов персика и миндаля, у которых раньше начинаются процессы деления ядра одноклеточной и формирования двуклеточной пыльцы, наблюдается и более раннее повышение активности фосфатазы. Как показали наши ранние исследования, в период формирования двуклеточной пыльцы отмечаются усиленное накопление сахаров и перемещение крахмала из тканей пестика и основания почки в стенки пыльника, в связи с чем мы полагаем, что кислая фосфатаза принимает участие в транспорте углеводов. Аналогичную точку зрения высказывали И. Заутер (1966), Х. Винхауз (1969) и др.

На основании данных, полученных путем хроматографии флоэмного сока, Х. Ваннер (1952) пришел к заключению, что кислая фосфатаза участвует и в транспорте ассимилятов фотосинтеза. Наши опыты подтверждают этот вывод. Так, высокая активность фосфатазы обнаружена в однолетних побегах в сентябре, во время накопления крахмала,

Таблица 1

**Активность кислой фосфатазы в однолетних побегах и генеративных почках персика (в *мкг* Р на 1 *г* сырого вещества за 1 час) 1968/1969 г.**

| Дата | Сорт | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Арп | Лодзь Ранний | Гоум Клинг | Рот Фронт | Ферганский Белый |
| **Почки** | | | | | |
| 1968 г. | | | | | |
| 21/XI | 92±12 | 56±5 | 282±17 | 256±23 | 46±0 |
| 24/XI | 112±9 | 78±7 | 97±7 | 114±0 | 68±3 |
| 1969 г. | | | | | |
| 6/I | 90±10 | 68±10 | 80±3 | 80±7 | 31±0 |
| 23/I | 92±7 | 107±17 | 102±10 | 90±3 | 97±10 |
| 27/II | 97±12 | 80±11 | 138±2 | 124±10 | 70±7 |
| 14/IV | 119±17 | 151±20 | 149±21 | 139±17 | 139±23 |
| **Побеги** | | | | | |
| 1968 г. | | | | | |
| 21/XI | 18±0 | 81±4 | 59±3 | 72±0 | 51±1 |
| 24/XII | 73±3 | 132±7 | 97±7 | 72±0 | 114±10 |
| 1969 г. | | | | | |
| 6/I | 94±7 | 83±3 | 92±10 | 66±2 | 143±7 |
| 23/I | 97±6 | 83±1 | 100±8 | 95±8 | 114±8 |
| 27/II | 90±8 | 49±0 | 124±10 | 70±7 | 122±10 |
| 14/IV | 75±0 | 92±5 | 75±2 | 53±2 | 86±1 |

Таблица 2

**Активность кислой фосфатазы в однолетних побегах персика (в *мкг* Р на 1 *г* сырого вещества за 1 час) 1961/1970 г.**

| Дата | Сорт | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Арп | Лодзь Ранний | Гоум Клинг | Рот Фронт | Ферганский Белый |
| 1969 | | | | | |
| 23/IX | 123±0 | 123±2 | 144±10 | 106±7 | 205±2 |
| 14/XI | 115±5 | 123±7 | 135±9 | 123±9 | 123±10 |
| 24/XII | 78±2 | 90±0 | 127±7 | 90±2 | 131±4 |
| 1970 г. | | | | | |
| 31/I | 74±0 | 82±3 | 111±0 | 82±1 | 123±5 |
| 27/II | 69±9 | 82±5 | 82±5 | 82±0 | 102±10 |
| 16/III | 71±7 | 83±6 | 93±2 | 95±2 | 99±3 |

Таблица 3

**Активность кислой фосфатазы в однолетних побегах и генеративных почках миндаля (в *мкг* Р на 1 *г* сырого вещества за 1 час) 1971/1972 г.**

| Сорт | Дата | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 28/X | 11/XI | 2/XII | 19/I | 2/II | 26/II | 20/III | 10/IV |
| **Почки** | | | | | | | | |
| Никитский 62 | 234 | 234 | 259 | 61 | 246 | 185 | 345 | 469 |
| Дагестанский | 357 | 257 | 259 | 234 | 357 | 555 | 629 | — |
| **Побеги** | | | | | | | | |
| Никитский 62 | 333 | 234 | 283 | 123 | 209 | 98 | 333 | 197 |
| Дагестанский | 444 | 407 | 234 | 160 | 209 | 222 | 333 | — |



синтез которого, как известно, осуществляется в основном за счет оттока ассимилятов из листьев. Снижение активности фосфатазы в однолетних побегах в ноябре и декабре, когда наблюдается усиленный гидролиз крахмала, говорит о том, что доля участия кислой фосфатазы в гидролизе крахмала значительно меньше, чем в транспорте углеводов. Подобные же сведения имеются и в литературе (Wienhaus, 1969).

**Динамика активности β-фруктофуранозидазы в генеративных почках и однолетних побегах.** Исследование β-фруктофуранозидазы в гомогенатах из однолетних побегов персика и абрикоса показало, что этот фермент обладает как гидролитическим, так и синтетическим действием. Данные по динамике гидролитической активности β-фруктофуранозидазы в однолетних побегах персика и абрикоса свидетельствуют об усилении этого действия зимой (табл. 4 и 5). При этом зимостойкие сорта

Таблица 4

**Гидролитическая и синтетическая активность β-фруктофуранозидазы в генеративных почках и однолетних побегах (в *мг* сахарозы на 1 *г* сырого вещества за 1 час)**

| Дата | Сорт | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Лодзь Ранний | Ранний Александра | Арп | Гоум Клинг | Рот Фронт | Ферганский Белый |
| **Побеги** | | | | | | |
| 1967 г. | | | | | | |
| 1/XI | 23,2 / 0,72 | 20,0 / 0,67 | — | 24,1 / 0,20 | 27,9 / 0,28 | 22,1 / 0,93 |
| 21/XI | 31,9 / 1,70 | 36,0 / 1,42 | — | 24,0 / 0,93 | 26,0 / 0,68 | 14,0 / 1,31 |
| 21/XII | 25,1 / 0,94 | 12,4 / 0,98 | — | 27,7 / 1,82 | 17,8 / 0,84 | 15,0 / 0,60 |
| 1968 г. | | | | | | |
| 11/I | 25,9 / 1,70 | 34,2 / 1,20 | | 29,9 / 1,29 | 29,6 / 1,08 | 24,0 / 1,20 |
| 8/II | 52,9 / 1,91 | 73,1 / 1,44 | — | 34,0 / 1,25 | 33,0 / 1,26 | 47,7 / 1,73 |
| 2/III | 38,1 / 0,81 | 17,0 / 0,68 | — | 17,6 / 0,93 | 22,6 / 0,93 | 28,1 / 0,93 |
| 4/IV | 34,5 / — | 12,4 / — | — | 22,5 / — | 36,2 / — | 28,9 / — |
| **Почки** | | | | | | |
| 1968 г. | | | | | | |
| 24/XII | 48,3 / 0,98 | — | 26,7 / 0,67 | 33,6 / 1,05 | 14,1 / 0,80 | 69,6 / 0,44 |
| 1969 г. | | | | | | |
| 23/I | 45,2 / 1,70 | — | 33,6 / 1,30 | 51,3 / 1,51 | 40,5 / 1,82 | 51,0 / 0,67 |
| 27/II | 51,0 / 0,68 | — | 55,8 / следы | 102,9 / 0,80 | 39,5 / 1,32 | 71,4 / 1,02 |
| 15/III | 55,8 / 1,70 | — | 224,1 / 1,40 | 54,0 / 1,22 | 76,5 / 1,72 | 76,8 / 1,40 |

Примечание: цифры над чертой — гидролитическая активность, под чертой — синтетическая активность.

персика Арп, Лодзь Ранний, Ферганский Белый и сорт абрикоса Мелитопольский Черный характеризуются довольно высокой степенью гидролиза сахарозы. Аналогичную картину зимой наблюдал О. И. Колоша (1968) в узлах кущения зимостойких сортов озимых культур.

Возрастание гидролитической активности β-фруктофуранозидазы в зимнее время отмечается и в генеративных почках. Данные таблицы 3

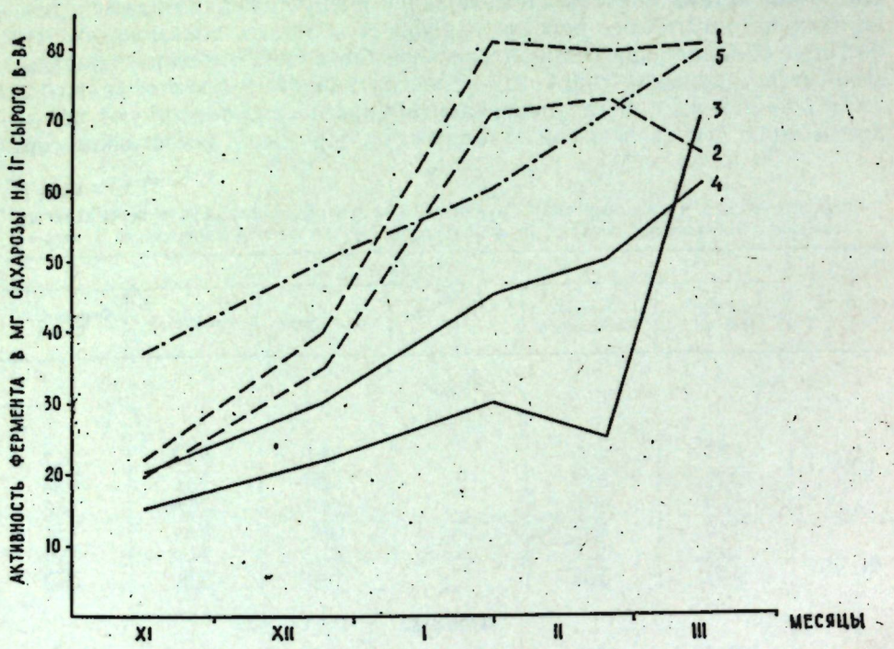



Рис. 2. Гидролитическая активность β-фруктофуранозидазы в генеративных почках различных сортов персика (1969—1970 гг.): *1* — Рот Фронт, *2* — Гоум Клинг, *3* — Арп, *4* — Лодзь Ранний, *5* — Ферганский Белый.

свидетельствуют о высокой активности указанного фермента в конце зимы (февраль). Особенно резко по сравнению с декабрем увеличилась β-фруктофуранозидазная активность в генеративных почках менее зимостойкого сорта персика Гоум Клинг. В опытах 1969—1970 гг. увеличение гидролиза сахарозы наблюдалось на протяжении всего периода развития (рис. 2), причем у менее зимостойких сортов персика в феврале действие фермента было выражено сильнее, чем у зимостойких.

Увеличение в зимнее время гидролитической активности β-фруктофуранозидазы, очевидно, связано с мобилизацией растворимых углеводов из запасных веществ. Такой же точки зрения придерживается О. И. Колоша (1968), который обнаружил наряду с возрастанием гидролиза сахарозы под действием инвертазы повышение активности целлобиазы, амилазы, цитазы и увеличение гидролиза гемицеллюлозы.

По данным В. Л. Кретовича (1971), β-фруктофуранозидаза может гидролизовать не только сахарозу, но и другие олигосахариды, имеющие связь у β-глюкозидного углеродного атома остатка фруктозы. Вероятно, мобилизация моносахаров в период повышенной гидролитической активности фермента происходит и из высокомолекулярных олигосахаридов.



Для проверки данной гипотезы мы параллельно изучали способность β-фруктофуранозидазы гидролизовать рафинозу. Как видно из таблицы 5, гидролиз рафинозы усиливается в холодное время года, а его интенсивность у зимостойкого сорта абрикоса Мелитопольского Черного выражена в большей степени.

Таблица 5

**Гидролитическая активность β-фруктофуранозидазы в однолетних побегах абрикоса (в *мг* фруктозы на 1 *г* сырого вещества) 1971—1972 гг.**

| Сорт | Субстрат | 27/X | 19/XI | 15/XII | 21/II | 1/III |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Мелитопольский Черный | Сахароза | — | 10,2 | 16,7 | 22,2 | 17,1 |
| | Рафиноза | 5,0 | 3,7 | — | 7,0 | 5,9 |
| Шалах | Сахароза | — | 10,2 | 13,7 | 20,1 | 23,4 |
| | Рафиноза | 4,9 | 2,1 | — | 5,5 | 2,2 |

Синтетическая деятельность β-фруктофуранозидазы выражается в образовании олигосахарида, значение Rf которого несколько выше, чем у рафинозы. Интенсивность синтеза этого олигосахарида не остается постоянной в течение осенне-зимне-весеннего периода. Из таблицы 4 видно, что синтетическая активность β-фруктофуранозидазы в однолетних побегах возрастала в осенне-зимнее время у зимостойких сортов Лодзь Ранний, Ранний Александра, Ферганский Белый. У менее зимостойких сортов Гоум Клинг и Рот Фронт уже в начале ноября она была довольно высокой и зимой находилась примерно на этом же уровне. Весной синтез олигосахарида несколько ослабевает. Из таблицы 4 следует, что в феврале зимостойкие сорта персика обладали более высокой активностью, чем менее стойкие.

В генеративных почках также наблюдалось увеличение синтеза олигосахарида под действием β-фруктофуранозидазы в зимний период, но у большинства сортов — лишь в первую половину зимы.

Таким образом, зимой как в генеративных почках, так и в однолетних побегах отмечается возрастание синтетической активности β-фруктофуранозидазы. В это время в почках и побегах происходит накопление рафинозы и стахнозы (Яблонский, 1964; Елманова, 1971). Следует отметить, что олигосахарид, который синтезируется под действием β-фруктофуранозидазы, не обнаружен in vivo. Очевидно, он не накапливается, а сразу вовлекается в процессы метаболизма и скорее всего используется на синтез других полисахаридов.

Хроматографический анализ сахаров показал, что несмотря на высокую гидролитическую активность β-фруктофуранозидазы в зимний период значительного уменьшения количества сахарозы не наблюдается. По всей вероятности, параллельно гидролизу сахарозы идет усиленный синтез ее из продуктов гидролиза крахмала. На сопряженность процессов гидролиза крахмала с действием инвертазы указывают данные Б. А. Рубина и Н. М. Арциховской (1941).

## ВЫВОДЫ

1. Активность кислой фосфатазы в однолетних побегах персика в осенне-зимний период обнаруживает различную динамику в разные годы. Однако зимой величина активности этого фермента примерно одинакова.

2. В однолетних побегах миндаля минерализация фосфора под действием кислой фосфатазы ослабевает в наиболее холодные периоды года, причем у зимостойкого сорта подавление этого процесса выражено сильнее.

3. В генеративных почках персика и миндаля активность кислой фосфатазы увеличивается в конце зимы и весной, во время формирования двуклеточной пыльцы.

4. β-фруктофуранозидаза из однолетних побегов и генеративных почек персика и абрикоса обладает способностью синтезировать олигосахарид, по значению Rf близкий к рафинозе. Гидролитическое действие фермента в побегах изучаемых пород усиливается к зиме, и у зимостойких сортов в феврале сахароза гидролизуется интенсивнее, чем у менее зимостойких.

5. Гидролитическая активность β-фруктофуранозидазы в генеративных почках персика и абрикоса увеличивается в течение всего осенне-зимне-весеннего периода. Особенно резко возрастает активность этого фермента в почках менее зимостойких сортов персика Рот Фронт и Гоум Клинг к концу зимы. Синтетическая активность β-фруктофуранозидазы в гомогенатах из однолетних побегов и генеративных почек несколько повышается зимой по сравнению с осенью.

## ЛИТЕРАТУРА

Белозерский А. Н., Проскуряков Н. И., 1951. Практическое руководство по биохимии растений. Изд-во «Сов. наука», М.

Бресткин А. П., Жуковский Ю. Г., Новицкая Н. А., 1965. Кинетика трансфосфорилирования под действием кислой фосфатазы простаты. Биохимия, т. 30, вып. 2.

Елманова Т. С., 1971. К вопросу об углеводном обмене в генеративных почках некоторых сортов персика. Вопросы интродукции и акклиматизации растений. Изд-во «Наука», М.

Колоша О. И., 1968. Активность ферментов и морозостойкость озимых культур. Тезисы докл. конф. по физиол. устойчивости растений. Изд-во «Наукова думка», Киев.

Кретович В. Л., 1971. Основы биохимии растений. Изд-во «Наука», М.

Кузнецов А. А., Степаненко Б. Н., 1964. О кислой фосфатазе из корней некоторых видов эремурусов. Докл. АН СССР, т. 155, № 3.

Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н., Мороз А. С., 1938. Влияние температуры на обратимое действие инвертазы в растениях в связи с их холодо- и засухоустойчивостью. Изв. АН СССР, сер. биол. № 1.

Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н., 1939. Ферментативные показатели холодостойкости хинного дерева. Биохимия, т. 4, вып. 5.

Опарин А. И., Бардинская М. С., 1954. Некоторые данные о механизме энзиматического действия инвертазы. Докл. АН СССР, т. 94.

Опарин А. И., Бардинская М. С., 1955. О природе и механизме действия дрожжевой инвертазы. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 3.

Павлинова О. А., Курсанов А. Л., 1956. Об участии инвертазы высших растений в образовании олигосахаридов. Физиология растений, т. 3, вып. 6.

Плешков Б. П., 1968. Практикум по биохимии растений. Изд-во «Колос», М.

Рубин Б. А., Арциховская Е. В., 1941. О роли инвертазы в процессах синтеза крахмала живой растительной клеткой. Докл. АН СССР, т. 31, № 7.

Рубин Б. А., Сисакян Н. М., 1949. Ферменты мичуринских сортов. В кн.: «Проблемы биохимии в мичуринской биологии», сб. № 1. Изд-во АН СССР, М.—Л.

Сисакян Н. М., Рубин Б. А., 1939. Действие низких температур на обратимость ферментных реакций в связи с зимостойкостью растений. Биохимия, т. 4, вып. 2.

Сухоруков К. Т., Ерошина Е. И., 1967. Кислая фосфатаза и действие на нее колхицина. Известия Сибирского отделения АН СССР, сер. биолог., медиц. наук, вып. 2, № 10.

Туракулов А. Х., Кургульцев Л. И., Гагельганц А. И., 1967. Метод определения неорганического фосфора в биологических объектах. Биохимия, т. 32, вып. 1.



Яблонский Е. А., 1964. Влияние зимних оттепелей и искусственного обогрева на содержание олигосахаридов в однолетних побегах миндаля, абрикоса и персика. Физиология раст., т. 15, вып. 5.

Allen P., Bacon I., 1956. Oligosaccharides formed from sucrose by fructose—transferring enzymes of higher plants. The Biochem. I. v. 63, n. 2.

Brawn H., Sauter J., 1964. Phosphatase Aktivität in den Siebrellen der Koniferennadeln. Naturwiss., 51, N 7.

Edelman I., 1956. The Formation of oligosaccharides by Enzymic Transglycosylation. "Advances Enzymol and Related Subjects Biochem", 17, 189.

Trey G., 1954. Aktivität und Lokalisation von saurer Phosphatase in den vegetativen Teilen einigen Angiospermen und in einigen Samen. Berichte der Schweizarischen Bot. Gesellsch. Bd. 64. 390.

Sauter I., 1966. Untersuchungen zur Physiologie der Pappelzstrahlen. II. Jahresperiodische Anderung der Phosphataseaktivität im Holzstrahlparenchym und ihre mögliche Bedeutung für den aktiven Assimillattransport. In der Pflanen Physiol. Bd. 55, n. 4.

## ACID PHOSPHATASE AND β-FRUCTOFURANOSIDASE ACTIVITY IN TISSUES OF FRUIT TREES DURING WINTERING

*E. A. YABLONSKY, T. S. YELMANOVA*

## SUMMARY

The effect of carbohydrate complex enzymes was studied in fall-winter-spring development period of generative buds of peach, almond and apricot varieties differing by winter-hardiness. It was found that acid phosphatase and ß-fructofuranosidase activity in generative buds is closely related to their morphogenesis, increasing from fall to spring. Buds of less winterhardy varieties in which morphogenetic processes go more rapidly are remarkable for higher activity of these enzymes as compared to winterhardy ones. Phosphatase in shoots shows different activity regarding to varietal biological peculiarities and meteorologic conditions of the year. It was revealed that phosphorus mineralization under the enzyme influence weakens in almond shoots in coldest period of the year, moreover, this process is suppressed more strongly in winterhardy variety. Maximum activity of β-fructofuranosidase in shoots of the studied varieties of all crops is noted in winter being higher in winterhardy varieties.

ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

*Том LXIV* *1974*

# ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНОГО ФАКТОРА НА ЗИМНЕ-ВЕСЕННЕЕ РАЗВИТИЕ ЦВЕТКОВЫХ ПОЧЕК АБРИКОСА

*А. М. ШОЛОХОВ,*
*кандидат сельскохозяйственных наук;*

*В. И. ВАЖОВ,*
*кандидат географических наук*

Изучение процессов развития цветковых почек и их реакции на температурные условия имеет большое значение в решении ряда практических вопросов селекции, а также при подборе и размещении сортов плодовых культур для конкретных климатических зон. Несомненна важность подобных исследований и для более глубокого понимания природы устойчивости плодовых растений, и особенно их генеративных органов, к неблагоприятным условиям зимне-весеннего периода.

Этим обусловлен интерес, который проявляют к изучению данной проблемы плодоводы-селекционеры, физиологи и агрометеорологи как в нашей стране, так и за рубежом (Коломиец, 1952; Нестеров, 1962; Гужев 1958, 1962; Туз, 1957; Генкель, Окнина, 1964; Сергеев, Сергеева, 1959; Ряднова, Еремин, 1961; Тупицин, 1957; Weinberger, 1954; Samish, Levee and Erez, 1964; Brown, 1960, и др.).

Сезонные изменения условий погоды, сложившиеся в процессе длительной эволюции, определили и соответствующую морфо-физиологическую периодичность в годичном цикле развития плодовых растений.

Нормальное развитие цветковых почек тесно связано с определенным температурным режимом для отдельных этапов морфогенеза.

Так, дифференциация цветковых почек абрикоса на Южном берегу Крыма начинается при относительно высоких среднесуточных температурах (20—25°), а процесс органообразования проходит в условиях постепенно снижающейся температуры.

В период так называемого органического покоя цветковые почки нуждаются в воздействии пониженных температур, без чего нарушаются исторически сложившийся ритм роста, сроки образования и развития генеративных органов.

Как установлено (Сергеев, 1951; Елманов, 1959; Шолохов, 1961), развитие цветковых почек абрикоса в условиях Южного берега Крыма идет в течение всего осенне-зимне-весеннего периода.

В это время у абрикоса с различной скоростью (в зависимости от сорта) проходят важные этапы морфогенеза, микро- и макроспорогенеза, для которых требуется определенный температурный режим.

Исходя из вышеизложенного, при исследовании развития цветковых почек абрикоса мы стремились выявить температурные пороги, оптимум и сумму эффективных температур для фазы мужского археспория, мейоза и развития пыльцы.

## МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили с двумя сортами абрикоса: Нью-Кестль и Зард, произрастающими в коллекционных насаждениях Никитского ботанического сада, а также с кадочными растениями 4-летнего возраста. Выбор сортов определялся различными темпами развития почек, различной их зимостойкостью и временем цветения.

В естественных условиях для установления дифференцированного по фазам морфогенеза влияния температурного фактора применялись вариационно-статистические методы.

С этой целью использовались данные о сроках наступления фаз морфогенеза за период с 1957 г. по 1968 г., а также материалы фенологических наблюдений за 1950—1968 гг.

На кадочных растениях были проведены специальные опыты в политермостатных камерах. До начала эксперимента все опытные растения находились в естественных условиях. При наступлении соответствующей фазы морфогенеза растения помещали в камеры с различными температурами, где за ними устанавливался непрерывный анатомо-морфологический контроль.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

На Южном берегу Крыма начало дифференциации цветковых почек у большинства сортов абрикоса отмечается в августе. Однако в зависимости от сорта и погодных условий летне-осеннего периода сроки дифференциации могут значительно сдвигаться в ту или иную сторону. По нашим наблюдениям, начало дифференциации почек совпадает с постепенным устойчивым понижением температуры воздуха. В предгорном и степном Крыму в силу большей континентальности климата и более раннего понижения температуры осенью дифференциация почек наступает раньше, чем на Южном берегу.

К началу октября или ноября все органы цветка бывают полностью оформлены и в пыльниках начинается образование археспориальной ткани. Ее развитие и созревание у изучавшихся сортов длится в среднем 98—114 дней и является наиболее продолжительной фазой морфогенеза (табл. 1).

Как уже указывалось, развитие цветковых почек абрикоса в условиях Южного берега Крыма идет в течение всей зимы, включая период так называемого покоя. Это подтверждается данными анатомо-морфологического контроля и динамикой накопления сухого вещества (Елманов, Яблонский, Шолохов, 1969). Следовательно, понятие «период покоя» в местных климатических условиях применительно к абрикосу весьма относительно.

При этом потребность в пониженных температурах для нормального прохождения органического покоя в значительной степени соответствует температурным требованиям для развития археспориальной ткани.

Все это дает нам право предположить, что в условиях Южного берега Крыма как формирование мужского археспория, так и его созревание проходит в период органического покоя. Кроме того, в этой фазе цветковые почки обладают наибольшей морозостойкостью (Шолохов,



Таблица 1

**Продолжительность развития мужского археспория**

| Сорт | Год | Начало | Конец | Продолжительность периода $M \pm \delta \pm m$ |
|---|---|---|---|---|
| Нью-Кестль | 1957/1958 | 28/X | 15/I | 79 |
| | 1959/1960 | 10/X | 29/XII | 80 |
| | 1960/1961 | 30/IX | 19/I | 111 |
| | 1961/1962 | 5/XI | 22/I | 78 |
| | 1966/1967 | 12/X | 26/II | 137 |
| | 1967/1968 | 5/X | 18/I | 105 |
| Средняя дата и продолжительность периода | — | 15/X | 21/I | 98±24±10 |
| Зард | 1957/1958 | 17/XI | 26/II | 101 |
| | 1959/1960 | 26/XI | 7/III | 102 |
| | 1960/1961 | 3/XI | 14/III | 131 |
| | 1962/1963 | 30/XI | 1/III | 91 |
| | 1963/1964 | 10/XII | 23/III | 104 |
| | 1966/1967 | 30/X | 12/III | 133 |
| | 1967/1968 | 10/X | 25/II | 138 |
| Средняя дата и продолжительность периода | — | 13/XI | 7/III | 114±19±7 |

1961), что, по мнению большинства исследователей, свойственно почкам, находящимся в состоянии покоя. На последующих этапах развития лимитирующим фактором является пониженная температура, что характерно для периода вынужденного покоя.

Следовательно, развитие мужского археспория происходит при постепенном осенне-зимнем понижении, а мейоз и развитие пыльцы — при зимне-весеннем повышении температуры.

В многочисленных работах приводятся данные о влиянии внешних условий, и в частности температуры, на продолжительность периода органического покоя.

Так, Л. И. Сергеев (1951), В. В. Петров (1953), Ю. Л. Гужев (1958) и другие считают, что прохождение органического покоя у плодовых культур возможно только при воздействии на них пониженной температуры от 0° до 10°.

У. Чендлер и М. Кимбал (Chandler, Kimball, 1937) называют для абрикоса, персика и сливы диапазон от 0° до 9°, Т. П. Петровская (1955) от «нескольких градусов мороза» до 5°, Л. И. Сергеев и О. А. Забранская (1955) — от 0° до 5° Д. С. Браун (1960) для абрикоса и персика 4,4°—7,2° и т. д.

Изложенное свидетельствует о том, что до настоящего времени общепринятых числовых температурных показателей, необходимых для прохождения плодовыми растениями осенне-зимнего покоя, нет. Это в какой-то мере объяснимо, так как исследования проводились на различных объектах и в различных климатических условиях. Кроме того, в большинстве случаев не учитывалось морфологическое состояние цветковых почек и тем более темпы их развития в зависимости от температуры.

Для выяснения вопроса, при каких именно температурах цветковые почки проходят основные этапы зимне-весеннего развития, были прове-

дены исследования на кадочных растениях в политермостатных камерах.

Кадочные растения, находившиеся до начала опытов в естественных условиях, были помещены в камеры с температурами —2°, 0°, 5°, 10°, 18° в три срока: 1-й — в начале образования археспория, 2-й в момент наступления редукционного деления (мейоза) и 3-й — в начале одноклеточной пыльцы. Контролем служили растения, находящиеся в естественных условиях сада. При температуре —2° археспориальная ткань не заканчивала своего развития, т. е. редукционного деления не произошло, хотя опыт продолжался в течение почти шести месяцев. Аналогичное явление наблюдалось во втором и третьем опытах, когда температура —2° также задерживала процесс редукционного деления и развитие пыльцы. Однако при переносе в конце первого опыта растений из камеры с температурой —2° в теплое помещение (18°) все последующие этапы морфогенеза прошли ускоренным темпом — за 4—5 дней. Этот факт свидетельствует о том, что на прохождение периода покоя оказывают влияние и отрицательные температуры.

Постоянная высокая температура (18°) в фазе археспория, по-видимому, угнетающе влияет на нормальный ход физиолого-биохимических процессов, вследствие чего цветковые почки, несколько продвинувшись в своем развитии, погибают. У неморозостойкого сорта Нью-Кестль, который резко реагирует на провокационные потепления зимой, почки погибают значительно быстрее, чем у зимостойкого сорта Зард.

Температура 0° у обоих сортов обеспечивает медленное развитие внутренних структур цветковых почек до фазы одноклеточной пыльцы, затем развитие прекращается. Это говорит о том, что температура 0° является нижним биологическим порогом для фазы одноклеточной пыльцы. При 5° и 10° развитие цветковых почек у обоих сортов шло непрерывно, причем в первом случае развитие археспория у сорта Нью-Кестль шло быстрее, чем при 10°, а у Зарда примерно одинаково и в том, и в другом варианте. На следующих этапах морфогенеза от мейоза до цветения у обоих сортов наблюдается общая тенденция к ускорению темпов развития цветковых почек по мере повышения температуры. Во всех вариантах опытов и в контроле у сорта Зард отмечен замедленный темп развития почек по сравнению с Нью-Кестлем. Таким образом, помимо температурного фактора, длительность той или иной фазы морфогенеза определяется биологическими особенностями сорта.

Кроме того, исследованиями ряда авторов (Потапенко и Захарова, 1940; Браун, 1960; Самиш, Леви, Эрец, 1964) установлено, что в развитии растений, наряду с другими факторами внешней среды, большую роль играет термопериодизм.

В частности, Д. С. Браун (1960) указывает, что для развития цветковых почек в период покоя наиболее эффективными являются температуры, которые достаточно низки, чтобы его прервать, но еще недостаточно высоки, чтобы стимулировать рост, когда влияние покоя уменьшится. Температуры же, которые слишком низки для стимуляции роста, имеют влияние на выход из покоя лишь при чередовании их с температурами, благоприятными для роста. Подтверждение этому мы получили в наших опытах, когда растения после продолжительного воздействия температуры —2° были перенесены в теплое помещение, на что указывалось выше.

Чтобы выяснить влияние колебаний температуры на прохождение периода покоя (развитие археспория) и уточнить температурные пороги для отдельных фаз морфогенеза, мы проделали опыт, результаты которого представлены в таблице 2. Методика проведения опыта анало-



Таблица 2

**Продолжительность фаз морфогенеза при различных температурах (1967—1968 гг.)**

| Варианты опыта | Археспорий — МКП | | Редукционное деление — тетрады | | 1-клеточная пыльца-крахмал | | Цветение |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | календарн. сроки | продолжительность, дни | календарн. сроки | продолжительность, дни | календарн. сроки | продолжительность, дни | календарные сроки |
| | I проба | | Нью-Кестль | | II проба | | |
| 2°—10° | 10/XI—19/I | 71 | 25/I—31/I | 7 | 1/II—8/III | 37 | 9/III |
| 2° | 10/XI—8/II | 91 | 9/II—25/II | 17 | 26/II | — | — |
| 6° | 10/XI—20/I | 72 | 5/II—11/II | 7 | 12/II—1/IV | 50 | 2/IV |
| 10° | 10/XI—28/I | 80 | 23/I—27/I | 5 | 28/I—20/II | 24 | 21/II |
| 15° | 10/XI—26/I | 78 | 25/I—28/I | 4 | 29/I—11/II | 14 | 12/II |
| 18° | | | 24/I—25/I | 2 | 26/I—1/II | 7 | 2/II |
| | | | | | III проба | | |
| 15° | | | | | 18/II— 4/III | 16 | 5/III |
| 20° | | | | | 17/II—24/II | 8 | 25/II |
| 25° | | | | | 17/II—22/II | 6 | 23/II |
| 30° | | | | | 17/II—20/III | 4 | 21/II |
| Контроль | 10/XI—22/I | 74 | 23/I—25/II | 34 | 26/II—31/II | 35 | 1/IV |
| | | | Зард | | | | |
| 2°—10° | 10/XI—28/II | 111 | 27/II—29/II | 3 | 1/III—16/IV | 47 | 17/IV |
| 2° | 10/XI—24/III | 136 | 25/II—10/III | 15 | 11/III | — | — |
| 6° | 10/XI—8/III | 120 | 26/II—29/II | 4 | 1/III—24/IV | 60 | 25/IV |
| 10° | 10/XI—22/III | 134 | 26/II—28/II | 3 | 29/II—27/III | 28 | 28/III |
| 15° | 10/XI | — | 25/II—27/II | 3 | 28/II—14/III | 16 | 15/III |
| 18° | | | 26/II—27/II | 2 | 28/II—5/III | 7 | 6/III |
| | | | | | III проба | | |
| 15° | | | | | 13/III—26III | 14 | 27/III |
| 20° | | | | | 12/III—18III | 7 | 19/III |
| 25° | | | | | 12/III—16III | 5 | 17/III |
| 30° | | | | | 12/III—16III | 5 | 17/III |
| Контроль | 10/XI—25/II | 108 | 26/II—10/III | 14 | 11/III—7/IV | 28 | 8/IV |

гична изложенной ранее. Был добавлен лишь вариант с температурой, колеблющейся от 2° до 10°.

Из таблицы 2 видно, что у обоих рассматриваемых сортов развитие археспория при постоянных температурах 2°, 6° и 10° проходило медленнее, чем в варианте с колеблющейся температурой. У сорта Зард при постоянной температуре 6° развитие археспория длилось 120 дней, тогда как в варианте с колебаниями температур от 2° до 10° (где средняя температура также составляет 6°) эта фаза прошла за 111 дней. Еще большее развитие наблюдалось при сравнении вариантов с колеблющейся температурой и постоянными температурами на крайних пределах этого диапазона: 2° и 10°.

В естественных условиях средняя температура за период развития археспория у контрольных растений сорта Зард составляла 5,8°, однако, как и в варианте с колеблющейся температурой, продолжительность

этой фазы была на 12 дней меньше, чем в варианте с постоянной температурой 6°.

Разница температуры в 0,2° вряд ли могла сыграть существенную роль, поэтому объяснить этот факт можно только влиянием колебаний температуры, наблюдающихся в природе.

У сорта Нью-Кестль развитие археспория в контроле при средней температуре за этот период 5,3° продолжалось 74 дня, в то время как в варианте с постоянной температурой 6° оно закончилось за 72 дня. Причина заключалась в том, что завершение этой фазы у контрольных растений совпало со значительным понижением температуры. Средняя температура за вторую декаду января составляла лишь 0,8°, что, естественно, задержало переход к редукционному делению.

В целях уточнения верхнего температурного порога для фазы археспория при проведении данного опыта был включен вариант с температурой 15°. Как показали наблюдения (см. табл. 2), у сорта Зард при этой температуре археспориальная ткань не завершает своего развития и цветковые почки погибают, т. е. температура 15° для фазы мужского археспория у этого сорта является верхним температурным порогом. У сорта Нью-Кестль он находится в пределах от 16° до 18°, так как при 15° через 118 дней у него наблюдалось единичное цветение, а при 18° цветковые почки, несколько продвинувшись в своем развитии, погибали. Нижний температурный порог для этой фазы морфогенеза у обоих сортов находится между 0° и —2°.

Для подтверждения и уточнения полученных экспериментальных данных нами была предпринята попытка установить влияние температурного фактора на развитие цветковых почек в естественных условиях при помощи вариационно-статистических методов наименьших отклонений и наименьших квадратов. С этой целью использовались многолетние данные анатомо-морфологического анализа о сроках и продолжительности отдельных фаз морфогенеза, а также фенологические наблюдения.

Вариационно-статистические методы изучения взаимоотношения растений с условиями внешней среды позволяют найти количественные связи между качественными изменениями, наблюдающимися в них, и главными метеорологическими факторами, которыми обусловлены эти изменения.

Как показали наши наблюдения, свет в период зимнего развития цветковых почек не оказывает заметного влияния на темпы прохождения и продолжительность фаз морфогенеза. Поэтому главным фактором, оказывающим наибольшее влияние на развитие цветковых почек, следует считать температуру воздуха. При этом мы исходим из того, что температура, не являясь комплексным показателем, косвенно учитывает большое разнообразие факторов внешней среды, влияющих на рост и развитие растений. В расчетах использованы суммы активных среднесуточных температур выше 0°.

Суммирование данных более частых наблюдений, например почасовых, нецелесообразно вследствие громоздкости расчетов, а также потому, что растения, являясь относительно теплоинертной средой, более чувствительны к продолжительному тепловому воздействию, чем к кратковременным изменениям температуры.

Несмотря на возражения некоторых исследователей, метод учета сумм активных (или эффективных) температур имеет по сравнению с другими то важное преимущество, что он позволяет учесть не только средние значения температуры за определенный период, но и продолжительность их воздействия.



Как уже указывалось выше, без воздействия пониженной температуры в фазе мужского археспория дальнейшее развитие цветковых почек останавливается и они погибают.

Пределы активности температур для этой фазы определялись по методу наименьших отклонений. С этой целью за каждый год для фазы археспория последовательно суммировались среднесуточные температуры в диапазонах 0—1°, 0—2° . . . . . 0—18°.

Получив таким образом суммы активных температур в различных диапазонах и вычислив их отклонения от средней величины, по наименьшему отклонению определили оптимальный диапазон температур, в которых нуждается растение.

Следует отметить, что при расчете сумм температур за период развития археспория среднесуточные температуры учитывались не с момента устойчивого осеннего перехода их через определенный верхний предел, а с первого появления в эту фазу. Среднесуточные температуры, превышавшие установленный верхний предел в оптимальном диапазоне, а также отрицательные в расчет не принимались, так как температура за пределами оптимального диапазона превращается в ингибирующий фактор.

Наши расчеты показывают, что за период осенне-зимнего развития почек, т. е. в фазу археспория, для обоих сортов абрикоса активными являются среднесуточные температуры от 0° до 10°.

В этом диапазоне суммы температур оказываются наиболее постоянными, а их годовые отклонения от средней величины составили у сорта Нью-Кестль 6%, у сорта Зард 5%. Коэффициент варьирования сумм температур у первого сорта равен 9%, у второго 7%.

За период развития археспория сумма среднесуточных температур в диапазоне 0—10°, необходимая для завершения этой фазы, у Нью-Кестля равна 324° ± 12° при среднеквадратической ошибке ± 29°, у Зарда — 414° ± 13° при $\sigma = \pm 30°$. Средняя температура воздуха за фазу археспория у первого сорта равна 3,2°, у второго 3,8°.

Между продолжительностью периода органического покоя и суммами положительных температур в диапазоне 0—10° существует довольно тесная корреляционная связь. У сорта Нью-Кестль она характеризуется коэффициентом корреляции 0,79 ± 0,14, у сорта Зард 0,70 ± 0,21. Таким образом, чем выше температура воздуха в период органического покоя, тем длительнее последний.

По мнению академика Н. А. Максимова (1958), процессы жизнедеятельности растительных организмов начинаются при некотором температурном минимуме, наивысшей активности они достигают при оптимальной температуре и затухают при некоторой максимальной. Ю. Л. Гужев (1958) отмечает, что для различных плодовых растений и их сортов существуют свои температурные пределы, вблизи которых прохождение периода органического покоя замедляется и на их уровне становится невозможным.

Для прохождения периода органического покоя плодовыми культурами Л. И. Сергеев и О. А. Забранская (1955) оптимальной считают температуру от 0° до 5°, И. Н. Кондо (1955) около 5°, С. И. Елманов (1959) 2,5°, У. Чендлер и М. Кимбал (1937) 5°.

Комбинируя среднесуточные температуры в диапазоне 0—10° по интервалам и коррелируя их суммы с общим числом дней периода покоя, мы установили, что наиболее высокая связь в этот период наблюдается с температурой в интервале 2—6°. У сорта Нью-Кестль эта связь характеризуется коэффициентом корреляции 0,65 ± 0,21, у сорта Зард 0,67 ± 0,20.

Сумма температур в интервале 2—6° за период покоя у первого сорта составляет 105°, у второго 157°. При этом период воздействия указанными температурами у Нью-Кестля длится 23—27 дней, у Зарда — 40—45 дней.

В развитии растений наряду с фотопериодизмом (освещением) большую роль играет суточный ход температуры — термопериодизм.

По данным Я. И. Потапенко и Е. И. Захаровой (1940), южные плодовые культуры лучше развиваются при определенных амплитудах суточной температуры. При этом суточная амплитуда может быть разной не только для одного вида растений, но и для различных фаз их развития.

Расчеты показывают, что в условиях Южного берега Крыма наибольшее влияние на прохождение органического покоя у сортов абрикоса Нью-Кестль и Зард оказывают суточные амплитуды температуры воздуха от 3 до 8°. Зависимость продолжительности фазы археспория от суммы указанных амплитуд температуры воздуха у Нью-Кестля характеризуется коэффициентом корреляции 0,99 ± 0,02, у Зарда 0,95 ± 0,05.

Суточные амплитуды температуры воздуха меньше 3° и больше 8° на прохождение осенне-зимнего покоя существенного влияния, по-видимому, не оказывают. Об этом говорит тот факт, что связь между суммами амплитуд за указанными пределами и общей продолжительностью периода развития археспория практически не прослеживается или оказывается крайне слабой.

По мнению И. И. Туманова (1945), для абрикоса во время органического покоя кроме пониженных положительных температур важное значение приобретает воздействие отрицательных температур.

Связь продолжительности периода органического покоя с суммой минимальных отрицательных суточных температур у сорта Нью-Кестль характеризуется коэффициентом корреляции 0,62 ± 0,20, у сорта Зард 0,55 ± 0,18. Положительные коэффициенты корреляции и данные, полученные экспериментальным путем, по существу подтверждают мнение И. И. Туманова о роли отрицательных температур в период органического покоя цветковых почек абрикоса.

Действительно, наблюдения показывают, что чем раньше в естественных условиях в период покоя проявляются отрицательные температуры и чем чаще они повторяются, тем этот период продолжительнее.

После окончания органического покоя растения приобретают способность к вегетации. Для возобновления вегетации нужны повышенные температуры, что в естественной обстановке бывает далеко не всегда, и растения под влиянием отрицательных и низких положительных температур некоторое время пребывают в состоянии вынужденного покоя.

Весеннее развитие цветковых почек абрикоса начинается с мейоза и заканчивается цветением.

В этот период наблюдается общая для всех сортов тенденция к ускорению темпов развития цветковых почек по мере повышения температуры. Можно считать установленным, что в фазе мейоза все положительные температуры являются эффективными.

Даже при 0° проходят процессы мейоза, прекращаясь лишь при дальнейшем понижении температуры. В период развития пыльцы нижним температурным порогом является 2°. Верхним порогом в наших опытах была температура 30°, когда наблюдалось неполное цветение и ненормальное развитие цветка. В таблице 3 приведены результаты опыта по изучению влияния температуры на продолжительность мейоза и развития пыльцы.



Приведенные данные свидетельствуют о том, что у сорта Нью-Кестль развитие цветковых почек в этот период может идти при более низких температурах и ему для перехода к цветению требуется меньшая напряженность тепла. Этим объясняется раннее цветение данного сорта по сравнению с Зардом. Однако чем выше температура, тем меньше различия в продолжительности фаз у обоих сортов.

Исходя из полученных данных, была предпринята попытка определить сумму температур, необходимых тому и другому сорту в период от редукционного деления до цветения (см. табл. 3). Оказалось, что в варианте с температурой 18° суммы температур у обоих сортов совпали, тогда как в остальных вариантах, а также в контроле у сорта Зард они были более высокими, чем у Нью-Кестля.

Таблица 3

**Продолжительность фаз весеннего развития цветковых почек в различных температурных условиях**

| Температурный режим | Мейоз | | Развитие пыльцы | | От мейоза до начала цветения | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | дни | сумма температур, С° | дни | сумма температур, С° | дни | сумма температур, С° |
| **Нью-Кестль** | | | | | | |
| 18° | 2 | 36 | 13 | 243 | 15 | 270 |
| 10° | 4 | 40 | 24 | 240 | 28 | 280 |
| 5° | 6 | 30 | 48 | 240 | 54 | 270 |
| Контроль | 7 | 31 | 59 | 227 | 66 | 258 |
| Средний показатель | — | 34 | — | 235 | — | 269 |
| **Зард** | | | | | | |
| 18° | 3 | 54 | 12 | 216 | 15 | 270 |
| 10° | 6 | 60 | 27 | 270 | 33 | 330 |
| 5° | 11 | 55 | 55 | 275 | 66 | 330 |
| Контроль | 17 | 58 | 37 | 206 | 54 | 264 |
| Средний показатель | — | 57 | — | 242 | — | 299 |

В среднем сумма температур для сорта Нью-Кестль составила 269°, для Зарда 299°. В естественных условиях за период от редукционного деления до начала цветения сумма температур выше 5° у Нью-Кестля составляет 206° ± 26°, у Зарда 220° ± 28°. С повышением температуры ее биологическая эффективность повышается, а сумма температур и число дней до цветения соответственно уменьшаются.

Таким образом, пользуясь вариационно-статистическим методом в сочетании с экспериментальным методом воздействия на растения различными температурами, можно определить пределы активности температуры и ее оптимальные величины для отдельных фаз зимне-весеннего развития цветковых почек. По этим показателям и связанным с ними ритмом морфогенеза, в свою очередь, можно определить соответствие последнего климатическим условиям произрастания; что очень важно при размещении пород и сортов в конкретных эколого-географических районах.

## ЛИТЕРАТУРА

Генкель П. А., Окнина Е. З., 1964. Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений. Изд-во «Наука», М.

Гужев Ю. Л., 1958. О периоде покоя у плодовых растений. Тр. Ин-та генетики АН СССР, № 24.

Гужев Ю. Л., 1962. Знание температурного и светового факторов в прохождении периода покоя. Тр. Ин-та генетики АН СССР, вып. 29.
Елманов С. И., 1959. Зимнее развитие цветочных почек персика и абрикоса. Тр. Гос. Никитского бот. сада, т. 29.
Елманов С. И., Яблонский Е. А., Шолохов А. М., 1969. Анатомо-морфологические и физиологические исследования цветочных почек абрикоса в связи с их зимостойкостью. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, т. 40.
Коломиец И. А., 1952. Биологический анализ развития цветочных почек у яблони. Докл. АН СССР, V, т. 34, № 4.
Кондо И. Н., 1955. О состоянии покоя (непрорастании) почек винограда. Докл. АН СССР, т. 102, № 3.
Максимов Н. А., 1958. Краткий курс физиологии растений. М.
Нестеров Я. С., 1962. Период покоя плодовых культур. Докл. АН СССР, т. 4.
Петров В. В., 1953. К вопросу о зимнем покое дикорастущих древесных. Бюл. Моск. общества исп. природы. Нов. сер., Отдел ботан.
Петровская Т. П., 1955. Состояние покоя цветочных почек древесно-кустарниковых пород. Тр. Ин-та физиол. растений им. Тимирязева, т. 9.
Потапенко Я. И., Захарова Е. И., 1940. Влияние суточных колебаний температуры на развитие растений. Докл. АН СССР, т. 26, № 3.
Сергеев Л. И., 1951. Значение пониженных температур для развития цветочных почек плодовых культур. Агробиология № 2.
Сергеев Л. И., Забранская О. А., 1955. Биологический анализ цветочных почек косточковых плодовых пород. Физиология растений, т. 2, вып. 2.
Сергеев Л. И. и Сергеева К. А., 1959. Морфо-физиологические особенности годичного цикла развития древесных растений в Башкирии. В сб.: «Рост растений». Львов.
Туз А. С., 1957. О развитии цветковых почек косточковых пород в Средней Азии. Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. 30, вып. 3. М.—Л.
Туманов И. И., 1945. Физиология осеннего вызревания плодовых деревьев. Изв. АН СССР, № 5.
Шолохов А. М., 1961. Зимостойкость абрикоса в связи с морфогенезом цветочных почек. В сб.: «Морфогенез растений», т. 2. М.
Chandler W. H., Kimbal M. H., 1937. Chilling requirement for opening of buds on deciduous orchard and some other plants in California. Agr. Expt. Sta. Berkeley, California bull.
Samish, Levee and Erez, 1964. The physiology of rest and application to fruit growing. The nationale and University of Agr. Spec. Bull. No 68, Rehovot.
Brown D. S., 1960. The relation of temperature to the growth of apricot flowers bud. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci, v. 75.

## EFFECTS OF TEMPERATURE FACTOR ON APRICOT WINTER-SPRING DEVELOPMENT

*A. M. SHOLOKHOV, V. I. VAZHOV*

SUMMARY

Experimental and variation-statistical methods of estimating temperature effect on apricot flower bud development are considered. Investigations were conducted in the Nikita Botanical Gardens on two varieties: ‚Zard' and ‚New-Castle' differing by morphogenesis rate and flowering terms. By means of creating various temperature conditions in polythermostat chambers where tube plants of the studied varieties were placed, and also as a result of outdoor observations, the limits and optimum temperatures for certain morphogenetic phases were stated.

Data obtained make it possible to ascertain rhythm of flower bud development and its correspondence to ecological conditions of growing. Taking these indicators into account is necessary for properer placing the varieties in concrete climatic areas.

ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

*Том LXIV* *1974*

# ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ ЧЕРЕШНИ НА РАЗЛИЧНЫХ ПОДВОЯХ

*Г. Н. ЕРЕМЕЕВ, А. И. ЛИЩУК,*
*кандидаты биологических наук*

Черешня менее засухоустойчива по сравнению с другими плодовыми породами, культивируемыми в Крыму. Тем не менее данных по устойчивости ее к неблагоприятным условиям летнего периода очень мало. Недостаточно исследовано и влияние подвоев на засухоустойчивость сортов черешни. Литературные данные, касающиеся этого вопроса, часто противоречивы. Учитывая, что многие районы Крыма отличаются засушливым климатом, выявление сортов черешни, способных выносить атмосферную и почвенную засуху, крайне необходимо как для районирования их, так и для селекции.

Согласно литературным источникам, в разных климатических зонах юга СССР для черешни рекомендуются в основном два подвоя: дикая черешня и магалебская вишня (антипка). В отдельных случаях в качестве подвоя для черешни используют и вишню. Антипку Г. В. Трусевич (1954, 1964) рекомендует использовать в степных районах юга с засушливым климатом и суровыми малоснежными зимами, черешня как подвой перспективнее для более теплых и влажных районов, в орошаемых садах. Однако ни один из этих подвоев не является универсальным, поэтому производство больше устраивает выбор подвоя в зависимости от особенностей внешней среды и сортов-привоев. По данным А. И. Касьяненко (1962) и А. Н. Рябовой (1962), сорта черешни, привитые на антипке, по толщине штамба, приросту однолетних побегов, ширине кроны превосходят привитые на черешне. А. И. Касьяненко (1962) считает, что в неорошаемых условиях юга наряду с сильнорослыми формами антипки как подвой можно использовать и сильнорослые формы черешни, а на орошаемых и пониженных участках — и вишню.

М. Т. Оратовский (1954) основным подвоем для засушливой зоны юга УССР считает дикую черешню. По его мнению, в качестве подвоя можно использовать и антипку, но лишь после тщательного отбора наиболее долголетних и высокопродуктивных ее форм. Хорошим подвоем для черешни на почвах, отличающихся тяжелым механическим составом и менее благоприятным водным режимом, является также и вишня. По данным многолетних наблюдений И. А. Сагача и И. А. Топора (1954), в Молдавии у 10—15-летних деревьев черешни на антипке отмечаются камедетечение, суховершинность и выпадение скелетных ветвей. Использование здесь в качестве подвоя местной черешни обеспечивает нормальное развитие растений.

По данным А. А. Волошиной (1971), изучавшей влияние подвоя на устойчивость растений к засухе, на 6—7-й год после посадки на подвое антипка погибло 26,7% деревьев черешни, а на дикой черешне — 15%. При этом гибель растений наблюдалась ежегодно. В засушливый летний период у деревьев, привитых на антипке, листовой аппарат страдал в большей степени, чем у привитых на дикой черешне.

Результаты опытов, проведенных в колхозе «Дружба народов» (Красногвардейский район Крымской области) агрономом И. Н. Блувштейном (1964), показали, что на 10-й год после посадки семи разных сортов черешни количество выпадов на подвое антипка составило 26%, а на подвое дикая черешня — всего 2,7%.

В. Я. Маслов (1960) считает, что говорить об антипке как о слаборослом, недолговечном и незасухоустойчивом подвое еще рано. Некоторые формы ее заслуживают внимания благодаря силе роста, хорошей совместимости с привоем, морозо- и засухоустойчивости. Для повышения продуктивности растений необходимо проводить подбор подвоя для каждого сорта.

Несомненный интерес представляют исследования по характеристике сортов черешни на их устойчивость к засушливым условиям Молдавии и юга Украины. А. А. Волошиной (1973) выявлена различная реакция сортов на перенесение засушливых условий. По данным указанного автора, в Крыму устойчивыми оказались сорта: Красавица Крыма, Мелитопольская Ранняя, Ранняя Риверса, Скороспелка и Янтарная. З. А. Герасимова (1971) для культуры на склонах в Молдавии выделила следующие наиболее засухоустойчивые сорта черешни: Наполеон Розовая, Жабуле, Трушенская 2, Кодринская, Лана, Молдавская Черная и Рекорд.

Цель наших исследований — дать оценку степени устойчивости к засухе различных сортов черешни в зависимости от подвоя.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа велась в 1971—1973 гг. в двух агроклиматических зонах Крыма: в южнобережной (Никитский ботанический сад) и степной (Степное отделение Сада, Симферопольский район). В первом случае почва участка коричневая легкоглинистая хрящеватая на продуктах выветривания глинистых сланцев. В Степном отделении почвы представлены южным карбонатным черноземом легкосуглинистым на аллювиальных глинистых отложениях.

Визуальная оценка повреждений листьев черешни в обеих зонах осуществлена в 1971 году, который был исключительно засушливым. Так, на Южном берегу Крыма максимальная температура воздуха в конце июля достигала 37°, а в первой и второй декадах августа 35°. За июль и август выпало всего 20 *мм* осадков. Влажность почвы на участке произрастания черешни на глубине 80 *см* составляла 6% на сухой вес почвы. В Степном отделении Сада максимальная температура воздуха днем в июле достигала 39,2°, а в августе — 35,4°. Количество осадков в июле и августе составило 25,3 *мм*. Определялось количество листьев опавших (% от общего количества до засухи), пожелтевших и получивших ожоги (% от имеющихся на дереве). Состояние завядших листьев на дереве учитывалось по пятибалльной системе.

Физиологические исследования проводились нами в коллекционных насаждениях Никитского ботанического сада с сортами черешни, привитыми на разных подвоях (черешне, антипке). Они сводились к определению водоудерживающей способности и стойкости листьев к обезвоживанию по методу Г. Н. Еремеева (1964) в модификации Е. А. Яблонского и А. И. Лищука (1971). Способность листьев переносить обезвоживание находили и по выходу оптически активных веществ и электролитов. Для этого завядшие листья, потерявшие 20, 30 и 40% воды на сырой вес, помещали в колбы и заливали бидистиллятом из расчета 40 *см*³ воды на 1 *г* листьев. Листья в колбах с водой выдерживали в течение 24 часов, перемешивая раствор через каждые 2 часа. В конце опыта раствор фильтровали и с помощью реохордного моста (Р-38) определяли экзосмос электролитов, а на интерферометре (ИТР-2) находили выход оптически активных веществ.



Параллельно определяли общий выход оптических активных веществ и электролитов. При этом помещенные в колбы листья выдерживали в кипящей водяной бане в течение 10—15 минут, после чего их охлаждали до комнатной температуры, при которой и велось определение выхода оптически активных веществ и электролитов.

Выход веществ при завядании листьев выражали в % от общего выхода оптически активных веществ и электролитов.

Кроме визуальной оценки повреждений листьев непосредственно в полевых условиях устойчивость их к высоким температурам изучалась нами и с помощью лабораторных опытов. Жаростойкость листьев оценивали по выходу оптически активных веществ и экзосмосу электролитов под действием высоких положительных температур по методу Т. В. Олейниковой (1962) в нашей модификации применительно к плодовым культурам (Яблонский, Лищук, 1971).

Данные выхода оптически активных веществ из листьев при их завядании и прогреве выражали в показаниях интерферометра × 100, а экзосмос электролитов — в единицах удельной электропроводности × 1000.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

**Визуальная оценка повреждений сортов черешни засухой.** Как уже отмечалось, визуальная оценка повреждений листьев черешни засухой и высокой температурой в Степном отделении проведена на 144 сортах. Из них 62 сорта засуху 1971 г. перенесли хорошо, 67 — удовлетворительно и 15 — очень плохо (табл. 1). Способность сорта противостоять воздействию атмосферной и почвенной засухи, его адаптационные возможности определяются и специфическими особенностями подвоев. Анализ результатов оценки повреждений сортов черешни в зависимости от подвоя показал (табл. 1), что на подвое антипка из 78 сортов 57 (73,1%) были в удовлетворительном и плохом состоянии, на подвое черешня из 46 сортов — 21 (45,6%), на подвое вишня из 20 — 4 (20%). Таким образом, в данных условиях в наибольшей степени пострадала

Таблица 1

**Оценка повреждения засухой сортов черешни на различных подвоях**
(Степное отделение, август 1971 г.)

| Подвой | Количество сортов, шт. | Количество сортов, перенесших засуху | | | % сортов, перенесших засуху | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | хорошо | удовлетворительно | плохо | хорошо | удовлетворительно | плохо |
| Антипка | 78 | 21 | 47 | 10 | 26,9 | 60,3 | 12,8 |
| Черешня | 46 | 25 | 17 | 4 | 54,4 | 36,9 | 8,7 |
| Вишня | 20 | 16 | 3 | 1 | 80,0 | 15,0 | 5,0 |

черешня на подвое антипка. Лучше всего перенесли засуху сорта, привитые на вишне. Этот подвой заслуживает внимания, однако, количество сортов на нем было минимальным, и это затрудняет характеристику степени его засухоустойчивости. Исходя из вышеизложенного, можно предположить, что отдельные формы вишни могут применяться в качестве подвоя в самых засушливых условиях.

В Степном отделении на подвое черешня хорошо перенесли засуху 1971 г. следующие сорта: Заветная Ранняя, Белоснежная, Шахтерская, Лучистая, Любительская, Ранняя Белая, Гвардейская Светло-Розовая, Симферопольская Розовая, Остряковская Ранняя, Гвоздика, Крупная Розовая, Ребячья, Победительница, Восход, Солнце, Заречная, Комета, Радуга; на вишне — Спутница, Зарница, Медея, Куманевая, Пигаина, Муза, Рекордная, Борей, Тира, Аленушка, Красная Девица; на антипке — Диана, Земфира, Профессорская, Оливье, Африканка, Сопричная, Кленовая, Мелитопольская, Знатная, Степь, Дар Степи, Нежная, Остряковская, Высокогорная, Сердечная и другие.

На подвое черешня в сильной степени пострадали от засушливых условий сорта: Заря Степи, Труженица Степи, на антипке — Пигаина, Совхозная, Людмила, Метеор, Джанкойская, Заря Востока, Валентина, Терешкова, Мелитопольская Ранняя; на вишне — Доцнее Высокое.

Данные визуальной оценки повреждений сортов черешни засухой 1971 г. на участке Никитского ботанического сада приведены в таблице 2, из которой видно, что наиболее сильно пострадали сорта, привитые на антипке. Так, на 12 сортов черешни на данном подвое достоверно и сильно перенесли засуху 10 сортов (83,3%), тогда как на 37 сортов, привитых на черешне — 15 (40,5%).

Таблица 2

Оценка повреждения засухой сортов черешни на различных подвоях (Никитский ботанический сад, 1971 г.)

| Подвои | Количество обследованных сортов, шт. | Количество сортов, имеющих повреждения листьев | | | Сорта, имеющие повреждения листьев | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | антипка | черешня | вишня | антипка | черешня | вишня |
| Антипка | 12 | 10 | 3 | 1 | 10 | 3 | 1 |
| Черешня | 37 | 15 | 15 | 4 | 15 | 15 | 4 |

На участке Никитского ботанического сада сорта, привитые на черешне, в большинстве случаев оказались более устойчивыми к засухе, чем привитые на антипке. Так, на черешне в Степном отделении в сильной степени пострадали сорта: Заря Степи, Труженица Степи, Снегурочка, Ласточка, Наполеон Розовая, Молодежная, Гибридная Ранняя, Южанка, Заречная, Ласточка, Родина; на антипке — Пигаина, Совхозная, Людмила, Метеор, Джанкойская, Заря Востока, Валентина, Терешкова, Мелитопольская Ранняя; на вишне — Доцнее Высокое.



Параллельно с определением способности листьев черешни переносить засушливые условия большое внимание уделено устойчивости сортов к действию повышенных температур. На основании визуальных учетов установлено, что на обоих участках у большинства сортов ожоги были незначительными. Так, на участке Степного отделения Сада только у одиннадцати сортов отмечено поражение 10% площади листьев краевым ожогом.

На участке Никитского ботанического сада ожог больше 10% площади листьев наблюдался у 16 сортов. У некоторых сортов пострадало более трети листьев. В частности, у 40% листьев сорта Гвардейская Ранняя (подвой черешня) ожог охватывал четверть площади листа. Такая же степень повреждения наблюдалась у 60% листьев сорта Высокогорная (подвой антипка).

Интенсивность повреждений листьев экстремальными температурами в какой-то мере определяется подвоем (табл. 3).

Таблица 3

**Визуальная оценка повреждений листьев черешни высокими температурами**

| Участок | Количество обследованных сортов, шт. | Повреждение 5—10% площади листа | | | Повреждение больше 10% площади листа | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | количество сортов на подвоях | | | | | |
| | | антипка | черешня | вишня | антипка | черешня | вишня |
| Степное отделение Сада | 144 | 9 | 6 | 2 | 2 | 9 | 0 |
| Никитский ботанический сад | 129 | 21 | 12 | — | 6 | 10 | — |

Как видно из данных таблицы 3, повреждение сортов черешни высокими температурами наблюдается на всех подвоях. При этом минимальные повреждения в Степном отделении отмечены на подвое вишня. Интересно, что независимо от участка произрастания количество сортов с повреждением площади листьев до 10% было больше на подвое антипка, чем на черешне. Однако с увеличением степени повреждения листьев на подвое черешня количество сортов, получивших ожоги, возрастает.

У следующих сортов листья не были повреждены высокими температурами:

| Никитский сад | | Степное отделение |
|---|---|---|
| | На подвое черешня | |
| Победа | | Заветная Ранняя |
| Отечественная | | Симферопольская Розовая |
| Труженица Степи | | Крупная Розовая |
| Снегурочка | | |
| Заречная | | |
| Голубиное Сердце | | |
| Консервная Ранняя | | |
| Ласточка | | |
| Наполеон Розовая | | |
| Молодежная | | |
| | На подвое антипка | |
| Гибридная Ранняя | | Земфира |
| Южанка | | Оливье |
| Заречная | | Африканка |
| Ласточка | | |
| Родина | | |
| | На подвое вишня | |
| | | Спутница |
| | | Зарница |
| | | Медея |

Таким образом, визуальная оценка повреждений листового аппарата высокими положительными температурами показала, что черешня больше пострадала от почвенной и атмосферной засухи, чем от жары. Причем ожог листьев у сортов, хорошо перенесших засуху, был минимальным, хотя есть и исключения. Так, на участке Никитского сада у сорта Высокогорная (подвой черешня), хорошо перенесшего засушливые условия 1971 г., 17% листьев получили краевые ожоги (повреждена пятая часть каждого листа).

**Физиологические исследования засухо- и жаростойкости сортов черешни на различных подвоях.** Исследования были начаты в 1971 г. в условиях значительного недостатка влаги в почве и действия высоких температур. Объектами служили сорта черешни Гвоздичка, Лира, Шахтерская и Генеральская, привитые на черешне и магалебской вишне (антипке).

Оказалось, что по общей оводненности листьев заметных различий между сортами в зависимости от подвоя нет. При этом способность листьев удерживать воду в процессе завядания различна: повышенной она была у сорта Лира на обоих подвоях и у сорта Шахтерская на подвое черешня. Между остальными сортами различия не существенны.

С целью определения способности листьев черешни переносить обезвоживание и восстанавливать тургор завядание листьев вели до потери ими 35% воды на сырой вес (потеря воды, при которой наиболее четко проявлялись сортовые различия). Анализ полученных данных показал, что количество листьев, восстановивших тургор после одинакового обезвоживания, у всех сортов, кроме сорта Гвоздичка, было выше на подвое черешня (табл. 4). Последнее согласуется с данными визуальной оценки, которая свидетельствует, что сорта черешни на подвое черешня значительно лучше перенесли засушливые условия летнего периода.

Таблица 4

**Водоудерживающая способность и стойкость к обезвоживанию листьев черешни на различных подвоях**

| Сорт | Подвой | Содержание воды в листьях, % на сырой вес | Осталось воды (% на сырой вес) в процессе завядания через | | Время, за которое листья отдали 35% воды на сырой вес | Количество листьев (%), восстановивших тургор после отдачи 35% воды на сырой вес |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 4 часа | 8 часов | | |
| Гвоздичка | Черешня | 56,0±1,3 | 37,6±2,3 | 22,6±2,9 | 8 час. 00 мин. | 62 |
| | Антипка | 56,9±0,3 | 36,3±2,5 | 21,6±0,9 | 8 час. 20 мин. | 71 |
| Лира | Черешня | 57,8±0,1 | 45,6±1,1 | 31,4±1,2 | 13 час. 45 мин. | 70 |
| | Антипка | 56,0±0,2 | 45,3±0,4 | 30,0±3,3 | 13 час. 40 мин. | 57 |
| Шахтерская | Черешня | 57,3±0,2 | 35,1±0,7 | 22,3±0,2 | 8 час. 00 мин. | 72 |
| | Антипка | 57,4±0,3 | 42,4±0,5 | 32,4±0,6 | 12 час. 20 мин. | 64 |
| Генеральская | Черешня | 57,5±0,0 | 38,5±0,4 | 23,2±0,2 | 8 час. 20 мин. | 86 |
| | Антипка | 56,1±0,0 | 34,8±1,4 | — | 7 час. 50 мин. | 70 |

В 1972—1973 гг. лабораторным исследованиям, кроме указанных, были подвергнуты сорта Гвардейская Ранняя и Высокогорная, плохо перенесшие засушливое и жаркое лето 1971 г. Согласно полученным данным, у сортов Гвардейская Ранняя и Высокогорная водоудерживающая способность листьев от подвоя практически не зависит (табл. 5). У сорта Гвоздичка только при отдаче 40% воды (на сырой вес) способность листьев удерживать воду была несколько большей на подвое антипка. Значительные колебания водоудерживающей способности листьев в зависимости от подвоя характерны для сорта Шахтерская. Низкая отдача воды у этого сорта на подвое антипка наблюдалась нами и в опытах 1971 г. (см. табл. 4).



Таблица 5

**Водоудерживающая способность и экзосмос электролитов при завядании листьев черешни в зависимости от подвоя**

| Сорт | Подвой | Время, за которое листья отдали воду | | | Экзосмос электролитов при отдаче воды | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | потеря 20% | потеря 30% | потеря 40% | потеря 20% | потеря 30% | потеря 40% |
| Гвоздичка | Черешня | 15 час. | 20 час.40 мин. | 25 час. | 91 | 118 | 119 |
| | Антипка | 13 час. 40. мин. | 20 час.35 мин. | 29 час. | 90 | 122 | 125 |
| Гвардейская Ранняя | Черешня | 13 час. 30. мин. | 22 час. | 37 час. | 110 | 111 | 139 |
| | Антипка | 15 час. 20. мин. | 26 час. | 37 час. 30мин. | 141 | — | 159 |
| Шахтерская | Черешня | 12 час. 20. мин. | 18 час.35 мин. | 24 час. | 148 | 164 | 192 |
| | Антипка | 17 час. | 24 час. | 36 час. | 86 | 95 | 103 |
| Высокогорная | Черешня | 12 час. 45. мин. | 17 час.25 мин. | 24 час. 30мин. | 104 | 124 | 175 |
| | Антипка | 12 час. | 17 час. | 22 час. 45мин. | 142 | 147 | 182 |

Следует отметить, что у сорта Высокогорной листья в процессе завядания быстрее отдают воду, чем у остальных изучаемых сортов, а относительно высокая водоудерживающая способность наблюдалась у сорта Гвардейской Ранней (все сравниваемые сорта привиты на черешне).

Определение экзосмоса электролитов из листьев сортов черешни после завядания показало, что выход их возрастает при усилении степени обезвоживания. Между водоудерживающей способностью и изменением проницаемости протоплазмы определенной зависимости не установлено, хотя тенденция к этому и наблюдается. Так, у сортов Высокогорной независимо от подвоя и Шахтерской на черешне, отличающихся сравнительно низкой водоудерживающей способностью, экзосмос электролитов был самым большим.

По выходу электролитов в условиях одинакового обезвоживания между сортами (подвой черешня) наметились определенные различия. Минимальным экзосмос электролитов был у сорта Гвоздичка, сравнительно высоким — у сортов Шахтерская и Высокогорная.

Таблица 6

**Водоудерживающая способность листьев черешни на подвое черешня**

| Сорт | Содержание воды в листьях, % на сырой вес | Количество воды (% на сырой вес), оставшейся в листьях после завядания, через | | Количество листьев (%), восстановивших тургор после завядания, через | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | 8 час. | 22 час. | 8 час. | 22 час. |
| Шахтерская | 53,6±0,4 | 39,5 | 15,3 | 100 | 27 |
| Гвардейская Ранняя | 54,1±0,3 | 36,5 | 17,3 | 100 | 42 |
| Гвоздинка | 52,6±0,9 | 38,9 | 18,2 | 100 | 63 |
| Генеральская | 57,4±1,1 | 44,2 | 21,4 | 100 | 68 |
| Лира | 55,8±0,2 | 46,2 | 29,4 | 100 | 90 |
| Высокогорная | 57,1±1,4 | 37,8 | 8,0 | 100 | 43 |

В таблице 6 приведены данные о водоудерживающей способности листьев черешни, привитой на черешне. Из них видно, что этот показатель у всех изучаемых нами сортов черешни различен. Количество воды, оставшейся в листьях после 22 часов завядания, максимальным

было у сорта Лира. Сорт Высокогорная характеризуется самой низкой водоудерживающей способностью. Остальные изучаемые сорта занимают промежуточное положение.

Способность листьев восстанавливать тургор находится в прямой зависимости от водоотдачи. Чем больше листья отдают воды в процессе завядания, тем меньшее количество их восстанавливает тургор.

Данные по определению выхода оптически активных веществ и экзосмоса электролитов из листьев при действии высоких температур приведены в таблице 7. Из нее видно, что увеличение экспозиции опыта

Таблица 7

Проницаемость протоплазмы листьев черешни на различных подвоях

| Сорт | Подвой | Выход оптически активных веществ при 40° | | Общий выход веществ | Выход веществ при нагреве, % от общего | | Экзосмос электролитов | Общий экзосмос электролитов | Экзосмос при нагреве, % к общему |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | экспозиция 2 час. | экспозиция 5 час. | | экспозиция 2 час. | экспозиция 5 час. | экспозиция 2 часа при 40° | | |
| Гвоздичка | Черешня | 10 | 46 | 316 | 3,2 | 14,7 | 29 | 151 | 19,2 |
| | Антипка | 15 | 102 | 340 | 4,4 | 30,0 | 63 | 89 | 70,8 |
| Гвардейская Ранняя | Черешня | 26 | 62 | 378 | 6,9 | 16,4 | 69 | 156 | 44,2 |
| | Антипка | 37 | 46 | 287 | 12,9 | 16,0 | 25 | 145 | 17,2 |
| Шахтерская | Черешня | 22 | 54 | 310 | 7,1 | 17,4 | 29 | 123 | 23,6 |
| | Антипка | 28 | 73 | 415 | 6,7 | 17,6 | 69 | 200 | 34,5 |
| Высокогорная | Черешня | 45 | 194 | 427 | 10,5 | 45.4 | 125 | 175 | 71,4 |
| | Антипка | 38 | 98 | 404 | 9,4 | 24,3 | 71 | 196 | 36,2 |

(время прогрева листьев в термостате) усиливает выход оптически активных веществ и электролитов, что является признаком повреждения протоплазменных структур клеток. У разных сортов выход оптически активных веществ и экзосмос электролитов не одинаковы; зависят они от подвоя. У сорта Гвоздичка повреждение листьев высокой положительной температурой более сильным было на подвое антипка, а у сорта Высокогорная — на черешне, в связи с чем и выход оптически активных веществ и электролитов у них значительно увеличен.

По выходу оптически активных веществ из листьев у сортов Гвардейская Ранняя и Шахтерская различия не существенны, а влияния подвоя на величину выхода веществ не отмечено.

Таким образом, на основании визуальной оценки повреждений листового аппарата засухой и высокими температурами, а также в результате лабораторных исследований установлено, что сорта, поврежденные засухой в естественных условиях произрастания, оказались незасухоустойчивыми и по физиологическим показателям. Однако сортовые различия по повреждениям в естественных условиях проявились в большей степени, так как в условиях лабораторного опыта исследования велись на отделенных от растения листьях и в данном случае нивелируется роль корневой системы.

## ВЫВОДЫ

1. Засухоустойчивость сортов черешни определяется особенностями как сорта, так и подвоя.

2. В разных почвенно-климатических зонах Крыма сорта черешни на подвое черешня значительно лучше перенесли засушливые условия, чем на антипке. Степень повреждения сортов черешни, привитых на вишне, была самой незначительной.



3. Настоящие исследования позволили выявить засухоустойчивые сорта на соответствующем подвое (перечень сортов приведен в тексте), которые могут быть использованы при решении вопросов селекции и сорторайонирования.

## ЛИТЕРАТУРА

Блувштейн И. Н., 1964. О подвоях черешни. Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, № 5.

Волошина А. А., 1971. К вопросу о причинах усыхания черешни. Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, № 7.

Волошина А. А., 1973. Условия произрастания и преждевременное усыхание черешни. Бюл. Гос. Никитского бот. сада, вып. 3(22).

Герасимова З. А., 1971. Сорта черешни и вишни для выращивания на склонах. Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, № 2.

Еремеев Г. Н., 1964. Лабораторно-полевой метод оценки засухоустойчивости плодовых и других растений и результаты его применения. Тр. Гос. Никитского бот. сада, т. 37.

Касьяненко А. И., 1962. Еще раз о подвоях для черешни. Виноградарство и садоводство Крыма, № 11(61). Симферополь.

Маслов В. Я., 1960. О подвоях для черешни. Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, № 3(87).

Олейникова Т. В., 1962. Определение жаростойкости сортов яровой пшеницы. Вестник сельскохозяйственной науки, № 12.

Оратовский М. Т., 1954. О подвоях черешни на юге Украины. Сад и огород, № 7.

Рябова А. Н., 1962. О подвоях для черешни. Виноградарство и садоводство Крыма, № 8.

Сагач И. А., Топор И. А., 1954. Основной подвой черешни. Сад и огород. № 7.

Трусевич Г. В., 1954. К вопросу о подвоях черешни. Сад и огород, № 7.

Трусевич Г. В., 1964. Подвои плодовых пород. Издательство «Колос», М.

Яблонский Е. А., Лищук А. И., 1971. Методика физиологической оценки устойчивости южных плодовых культур. Ялта.

## DROUGHT-RESISTANCE OF SWEET CHERRY ON DIFFERENT ROOTSTOCKS

*G. N. YEREMEYEV, A. I. LISHCHUK*

## SUMMARY

Visual estimation of injuries caused by drought and high temperatures in 144 sweet cherry varieties in steppe zone and 129 varieties in South coastal zone of the Crimea was made; these cherry varieties were grafted on sweet cherry, mahaleb cherry, and sour cherry. A physiological characteristics is given in accordance with water regime indices and alteration of protoplasma permeability of six cherry varieties on rootstocks sweet cherry and mahaleb cherry in connection with their drought- and heat-resistance. According to visual estimation of injuries in sweet cherry varieties, the varieties grafted on rootstock mahaleb cherry have been damaged most hardly. Drought resistant varieties on corresponding rootstock have been revealed.

ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

*Том LXIV* *1974*

# БИОЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ КАК КРИТЕРИЙ ОЦЕНКИ ТЕПЛОВОГО ПОВРЕЖДЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОБЪЕКТОВ

*С. А. СТАДНИК, Т. В. ФАЛЬКОВА,*
*кандидат биологических наук;*
*В. В. ЧЕРНЯК*

При определении устойчивости растений к действию высокой температуры в качестве критериев повреждения используются подавление фотосинтеза и дыхания, выход пигментов из вакуолей, изменение прижизненной окраски клеток, подавление плазмолиза и деплазмолиза, выход электролитов, угнетение движения протоплазмы и т. д. (Александров, 1963). Обстоятельное сравнение различных методов оценки теплового повреждения растительных тканей и клеток проведено в лаборатории цитофизиологии и цитоэкологии Ботанического института АН СССР под руководством проф. В. Я. Александрова. На листьях Campanula pesicifolia L. и Tradescantia fluminensis Vell.) было установлено, что о наиболее ранних стадиях повреждения растительных клеток после теплового воздействия можно судить по подавлению фотосинтеза, угнетению движения и увеличению вязкости протоплазмы (Александров, 1963; Завадская, 1963). Плазмолиз, дыхание, выход антоциана, прижизненная окраска нейтральротом, люминесценция флюорохрома оказались сигналами более глубокого повреждения клеток. Даже при дозах нагрева, необратимо останавливающих движение протоплазмы и обрекающих клетку на гибель, эти параметры сразу после нагрева могут не отличаться от нормы.

Выделенные в лаборатории цитофизиологии и цитоэкологии БИН наиболее чувствительные критерии теплового повреждения имеют, однако, общий недостаток: для их определения требуется отделение от целого растения тех или иных частей. Это, в свою очередь, затрудняет дальнейшее наблюдение за репарацией теплового повреждения растительными объектами и почти полностью исключает возможность автоматизации процесса исследования. Кроме того, далеко не все ткани хорошо просматриваются под микроскопом.

Между тем, чтобы получить более полную оценку общей теплоустойчивости протоплазмы *, наблюдение за объектами следует вести

* При оценке общей теплоустойчивости протоплазмы состояние листьев оценивается не сразу после теплового воздействия, а спустя несколько дней, в течение которых в клетках протекают процессы репарации и деструктивного последействия.

продолжительное время после тестирующего прогрева. Для этого желательно использовать такой метод, с помощью которого можно было бы непрерывно регистрировать физиологическое состояние отделенных и неотделенных частей растения. Анализ научной литературы (Бос, 1964; Гунар и Синюхин, 1959; Холодный, 1956 и др.) показал, что этому требованию мог бы удовлетворить метод регистрации биоэлектрической активности растительных тканей.

Изучение биоэлектрических свойств с помощью различных раздражителей — температурных, электрических, световых (Бос, 1964, Лоу Чень-хо, 1958; Кузьмин, 1968; Лялин, 1964; Гунар и др., 1970) — связано с рядом методических тудностей. Например, температурное воздействие в качестве раздражителя эффективно, но не всегда удобно, так как повреждая растительную ткань (Лоу Чень-хо, 1958; Гунар и др., 1970), лишает возможности прослеживать на одном растении динамику исследуемого процесса. В связи с этим в лаборатории физиологии растений Государственного Никитского ботанического сада для раздражения растительных тканей использовали короткое локальное температурное стимулирование в области неповреждающих (10°—20°) температур, воздействие которого на объект сводится к минимуму.

Цель настоящей работы — сравнить метод регистрации биоэлектрических потенциалов с общепринятыми методами и установить его применимость для определения тепловых повреждений растительных объектов.

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Развитие признаков повреждения в растительных клетках и тканях после 30-минутного тестирующего прогрева было прослежено на выросших незакаленных листьях жимолости японской (Lonicera japonica Thunb.), растущей в дендрарии Никитского сада. До начала опыта срезанные листья помещались в стаканчики с водой и выдерживались в течение суток во влажных камерах при температуре 18—22°. Прогрев листьев осуществлялся в воздухе в специально сконструированной медной камере, устройство которой показано на рисунке 1. Камера погружалась в ультратермостат Гепплера, заданная температура при этом устанавливалась в камере за 5—10 минут. Последовательные прогревы проводились начиная с 30° с интервалом в 0,5—1,0°.

Температура, при которой начиналось замедление и полностью прекращалось движение протоплазмы, определялась методом В. Я. Александрова (1956). Для этого из предварительно прогретых при заданной температуре целых листьев острой бритвой вырезали небольшие (0,6 × 0,6 *см*) кусочки, инфильтрировали их водопроводной водой и просматривали под микроскопом МББ-1А. Скорость движения протоплазмы измеряли с помощью окуляр-микрометра и секундомера.

Для наблюдения за обратимостью подавления движения протоплазмы неинфильтрированные листья после тестирующего прогрева раскладывались на влажную фильтровальную бумагу в чашки Петри. Ежедневно отрезались небольшие кусочки листьев, в которых измерялась скорость движения протоплазмы. Находилась та максимальная температура, при которой после 30-минутного прогрева еще возможно полное восстановление движения; при этом скорость его у контрольных и прогретых листьев одинакова.

О потере полупроницаемости протоплазмы судили по увеличению выхода электролитов из тканей прогретых листьев по сравнению с контрольными. Выход электролитов определялся модифицированным методом Т. В. Олейниковой (1964). Взятые из прогретых в течение 30 минут при заданной температуре листьев навески по 0,5 *г* заливались бидистиллированной водой (50 *мл*) и настаивались в течение 18 часов при комнатной температуре. Изменение выхода электролитов оценивалось по увеличению электропроводности растворов, определяемому с помощью реохордного моста Р-38. Регистрировалась температура, при



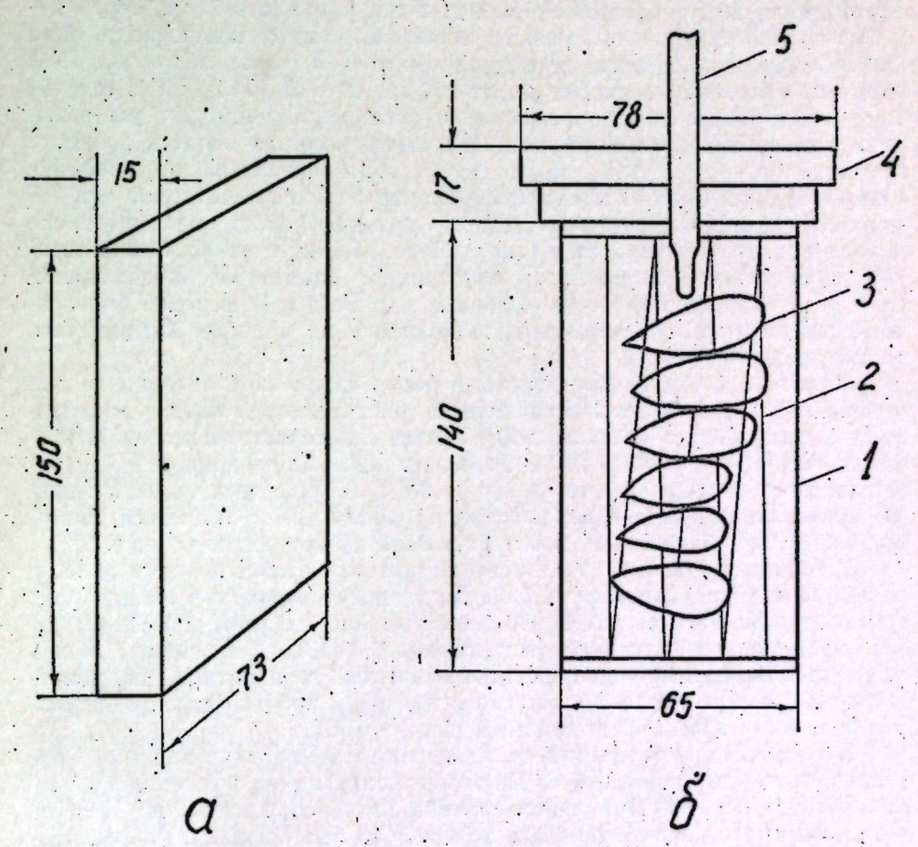



Рис. 1. Камера для прогрева листьев. *а* — корпус камеры; *б* — рамка для крепления листьев, *1* — каркас рамки для листьев, *2* — сетка из хлопчатобумажных ниток, *3* — прогреваемые листья, *4* — крышка камеры, *5* — термометр. (Размеры даны в *мм*).

которой наблюдалась частичная и полная утрата полупроницаемости протоплазмы.

Для прижизненного окрашивания клеток сразу после тестирующего прогрева из листьев вырезались небольшие кусочки (0,6 × 0,6 *см*) и погружались в бюксы с водным раствором нейтрального красного (1 : 10 000). Микроскопирование кусочков производилось в первый день через час, в последующие — два раза в день. Как известно, при прижизненной окраске нормальных клеток краситель накапливается в вакуоли, ядро и цитоплазма остаются бесцветными. У поврежденных клеток нейтральрот окрашивает цитоплазму и ядро, концентрации его в вакуоли не происходит (Александров, 1963).

Для получения плазмолиза кусочки листьев, прошедших тестирующий прогрев, погружались в бюксы с 1М раствором сахарозы. Через

час кусочки микроскопировались. Если плазмолиз не наступал и через 8 часов после погружения их в раствор сахарозы, считалось, что клетки потеряли способность к плазмолизу.

Разность потенциалов регистрировалась между двумя участками центральной жилки целого листа. На обоих участках поддерживалась температура 20°, а расстояние между ними равнялось 2 *см*. Через 1—2 минуты, когда уровень разности потенциалов стабилизировался, один из участков подвергался термораздражению, которое заключалось в быстром изменении температуры от 20° до 10° и от 10° до 20° в течение 15 ± 1 сек. Такое кратковременное изменение температуры мы называем температурным импульсом. Последний вызывал всплеск разности потенциалов, или так называемую биоэлектрическую реакцию. С помощью солевых мостиков и неполяризующихся электродов она измерялась милливольтметром ЛПУ-01 и записывалась на самописце чехословацкого производства типа EZ-11. Количественно биоэлектрическая активность выражалась отношением амплитуды биоэлектрической реакции к ее ширине на половине амплитуды. Измерение биоэлектрической активности листьев производилось до и после 30-минутного тестирующего прогрева.

Пригодность метода регистрации биоэлектрической активности для определения сдвига теплоустойчивости растительных тканей проверялась на закаленных и незакаленных листьях жимолости японской. Искусственное тепловое закаливание выросших листьев проводили в ультратермостате Гепплера при температуре 38° в течение трех часов. Во время закаливания в воду были погружены только черешки листьев, листовые пластинки находились в воздухе, насыщенном парами воды.

Устойчивость клеток к нагреву характеризовалась их первичной и общей теплоустойчивостью. Первичная теплоустойчивость * оценивалась температурой, останавливающей движение протоплазмы при 30-минутном тестирующем прогреве (Александров, 1956). Для оценки общей теплоустойчивости находилась максимальная температура, не повреждающая листья после 30-минутного прогрева при визуальном наблюдении за ними в течение шести дней (Lange, 1961).

Повторность определений повреждающих температур для всех критериев была шестикратной, в некоторых случаях ее приходилось увеличивать до 18—30. При использовании цитофизиологических методов в каждой пробе просматривалось не менее 50 полей зрения. Работа проведена в 1973 году.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Данные, полученные нами при сравнении различных методов оценки теплового повреждения растительных клеток и тканей, сведены в следующую схему (см. стр. 93). Заштрихованные полосы характеризуют показатели повреждения. Начало полосы для каждого показателя соответствует температуре, после которой впервые замечается отклонение от нормы; конец ее — температуре, при которой повреждение является максимальным. В графах «обратимость подавления движения протоплазмы» и «обратимость подавления биоэлектрической активности» приведены температурные зоны обратимого подавления указанных параметров.

* Под первичной теплоустойчивостью понимается та устойчивость клеток к нагреву, которая выявляется сразу после действия сильных краткосрочных нагревов, когда клетка не успевает активно противодействовать повреждению (Александров, 1963).

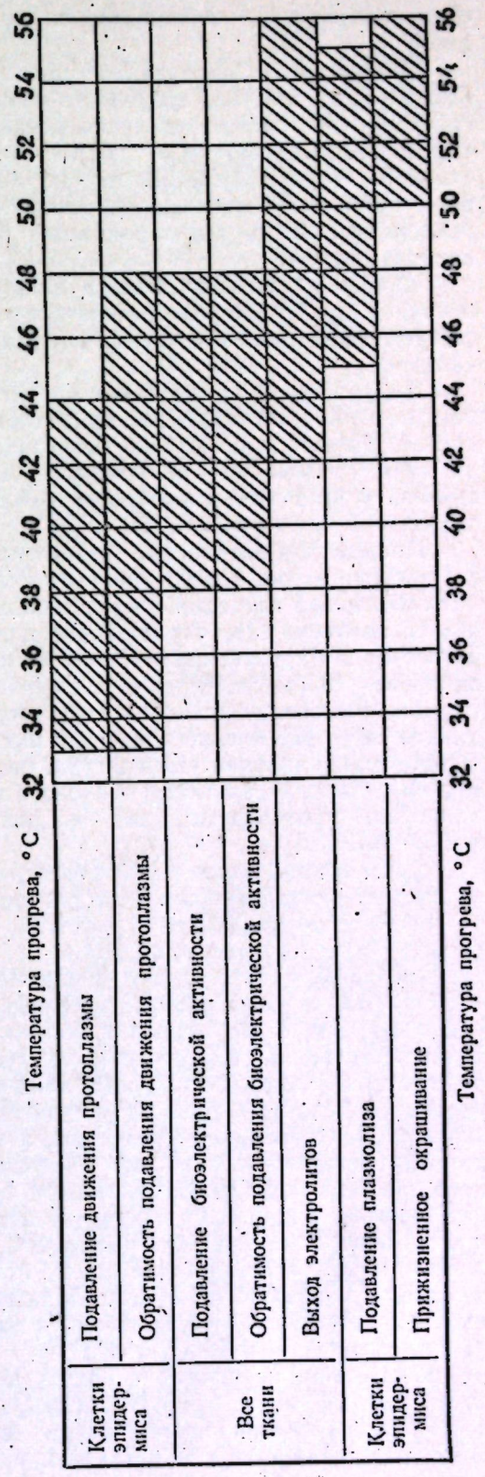


Опыты, проведенные с листьями жимолости японской, полностью подтвердили вывод В. Я. Александрова о том, что одним из наиболее чувствительных критериев является подавление движения протоплазмы. В эпидермальных клетках выросших незакаленных листьев жимолости японской замедление движения протоплазмы после 30-минутного прогрева отмечено уже при 33° (см. схему). При температуре 44° движения протоплазмы в клетках не наблюдалось сразу после прогрева, но через несколько часов оно возобновлялось, а спустя два дня было таким же, как в клетках контрольных листьев.

Полное восстановление движения после 30-минутного прогрева листьев жимолости оказалось возможным еще при температуре 47,5—48,0°. После воздействия более высокой температуры движение протоплазмы возобновлялось лишь частично: скорость его в клетках опытных листьев даже на 13-й день была значительно ниже, чем в контрольных.

Показателем наиболее глубокого необратимого повреждения в наших опытах также оказалось прижизненное окрашивание клеток нейтральным красным. Первые признаки окрашивания цитоплазмы и ядра эпидермальных клеток листьев жимолости появились лишь после 30-минутного прогрева при 50°, когда движение протоплазмы остановилось необратимо. Полное окрашивание всех клеток наблюдалось при температурах, вызывающих гибель их вскоре после тестирующего прогрева (55—56°).

Промежуточное положение между наиболее и наименее чувствительными критериями заняли биоэлектриче-



ская активность, плазмолиз и выход электролитов из тканей листа.

Статистически оправданное снижение биоэлектрической активности незакаленных листьев жимолости отмечено начиная с 38°. После прогрева при 46° биоэлектрическая реакция уменьшается более чем в четыре раза. Температура 48° полностью подавляет ее, но спустя 12 часов отмечается постепенное повышение биоэлектрической активности, а через 5 суток она полностью восстанавливается. 30-минутный прогрев при температуре 49° и выше подавляет биоэлектрические ответы листьев необратимо.

Начало увеличения выхода электролитов из листьев жимолости отмечено при 42°. Полная потеря полупроницаемости протоплазмы зарегистрирована лишь при 56—58°, когда клетки в процессе прогрева погибают.

Плазмолиз по сравнению с биоэлектрической активностью и выходом электролитов оказался признаком более глубокого повреждения клеток. Только после 30-минутного прогрева при температуре 45° и выше незакаленные клетки начинают терять способность к плазмолизу. Полная утрата этой способности наблюдалась при температуре, обрекающей клетку на гибель (55°).

Проведенное сравнение различных критериев позволяет сделать заключение о том, что биоэлектрическая активность дает сигнал о значительно менее глубоких повреждениях, чем выход электролитов, плазмолиз, прижизненное окрашивание клеток. По чувствительности метод регистрации биопотенциалов лишь немного уступает методу В. Я. Александрова (1956). Замедление движения протоплазмы в эпидермальных клетках жимолости японской отмечено при 33°, а статистически оправданное снижение биоэлектрической активности листьев — начиная с 38°. Однако максимальная температура, после воздействия которой еще возможна репарация клетками теплового повреждения, одинакова как для движения протоплазмы, так и для биоэлектрической активности (47,5°—48,0°).

Примененный нами метод регистрации биоэлектрической активности листьев оказался пригодным для определения сдвигов протоплазматической теплоустойчивости растений. Из работ В. Я. Александрова, (1956, 1963), А. Язкулыева (1964), Г. Г. Шухтиной (1965), О. Ланге (Lange, 1961), Е. О. Хельмут (Hellmuth, 1968, 1971) и др. известно, что естественное и искусственное тепловое закаливание растительных клеток повышает их первичную и общую теплоустойчивость. Ранее нами было установлено, что у клеток листьев жимолости японской в ответ на действие супероптимальных температур наблюдается увеличение первичной теплоустойчивости (Фалькова, 1973). Так, например, в результате искусственного трехчасового закаливания листьев жимолости при 38° прекращение движения протоплазмы в клетках после 30-минутного прогрева было зарегистрировано при 46,9°, а в клетках незакаленных листьев — при 44,0°. Наряду с этим, тепловое закаливание повышает и общую устойчивость протоплазмы к нагреву. Если у закаленных листьев даже после прогрева при 51,0° не отмечается повреждения при визуальном наблюдении за ними в течение шести дней, то у незакаленных некротические пятна появляются уже на второй — третий день после воздействия температурой 48,0°.

Как видим, первичная и общая теплоустойчивость незакаленных листьев на 3,0° ниже, чем у закаленных.

При определении температуры, подавляющей биоэлектрическую активность закаленных и незакаленных листьев жимолости, получены



сходные результаты. Искусственное тепловое закаливание повысило начальную температуру подавления биоэлектрических ответов листьев на 3,0°. Если у незакаленных листьев статистически оправданное снижение биоэлектрической реакции начинается с 38°, то у закаленных — только с 41° (табл. 1).

Таблица 1

**Влияние 30-минутного тестирующего прогрева на биоэлектрическую активность закаленных и незакаленных листьев жимолости японской**

| Температура 30-минутного прогрева, °С | Отношение амплитуды биоэлектрической реакции (мв) к ее ширине (сек.) на половине амплитуды | | Вероятность подавления биоэлектрической активности листьев после тестирующего прогрева | Обратимость подавления биоэлектрической активности на 6-й день после прогрева | Повторность определений |
|---|---|---|---|---|---|
| | до прогрева | после прогрева | | | |
| **Незакаленные листья** | | | | | |
| 36 | 6,0±0,3 | 3,9±0,8 | 0,89 | Обратимое подавление | 6 |
| 38 | 5,4±0,2 | 4,3±0,2 | 0,99 | » | 30 |
| 39 | 4,8±0,3 | 3,6±0,2 | 0,99 | » | 12 |
| 40 | 4,8±0,3 | 3,0±0,3 | 0,99 | » | 6 |
| 46 | 4,2±0,3 | 1,0±0,2 | >0,99 | » | 6 |
| 48 | 4,4±0,3 | —0,1±0,02 | >0,99 | » | 6 |
| 49 | 4,6±0,2 | —0,1±0,03 | >0,99 | Необратимое подавление | 6 |
| 50 | 4,4±0,3 | 0,2±0,02 | >0,99 | » | 6 |
| **Закаленные листья** | | | | | |
| 39 | 2,5±0,2 | 2,5±0,2 | 0,5 | Обратимое подавление | 6 |
| 40 | 4,4±0,4 | 3,8±0,3 | 0,87 | » | 12 |
| 41 | 4,6±0,4 | 3,3±0,4 | 0,98 | » | 12 |
| 42 | 5,9±0,5 | 2,9±0,6 | 0,99 | » | 6 |
| 43 | 4,8±0,5 | 3,4±0,2 | 0,99 | » | 6 |
| 44 | 4,7±0,4 | 2,6±0,3 | 0,99 | » | 6 |
| 46 | 4,3±0,5 | 2,6±0,4 | >0,99 | » | 6 |
| 48 | 4,3±0,6 | 0,3±0,3 | >0,99 | » | 6 |
| 50 | 5,3±0,8 | 0,1±0,07 | >0,99 | » | 6 |
| 51 | 1,8±0,4 | —0,1±0,03 | >0,99 | » | 6 |
| 52 | 3,6±0,6 | 0,0±0,0 | >0,99 | Необратимое подавление | 6 |

Максимальная температура, после действия которой еще возможно полное восстановление биоэлектрических ответов, для закаленных листьев равна 51°, для незакаленных — лишь 48° (см. табл. 1). Следовательно, при тепловом закаливании зона обратимого подавления биоэлектрической активности, так же как первичная и общая теплоустойчивость клеток, сдвигается в область более высоких температур на 3°. Этот результат позволяет сделать заключение о том, что по изменению начальной и максимальной температуры обратимого подавления биоэлектрической реакции можно судить о сдвиге протоплазматической теплоустойчивости растительного объекта.

Движение протоплазмы, как уже упоминалось, признано чувствительным тестом при исследовании репарации теплового повреждения растительными клетками и тканями. Однако сам процесс измерения скорости движения весьма трудоемок. Поэтому в целях упрощения, а в дальнейшем и автоматизации исследования мы попытались использовать биоэлектрическую активность также и для изучения репараторных процессов растительных объектов. Восстановление биоэлектрической активности тканей после 30-минутного прогрева при 48° было прослежено на закаленных и незакаленных листьях жимолости японской.

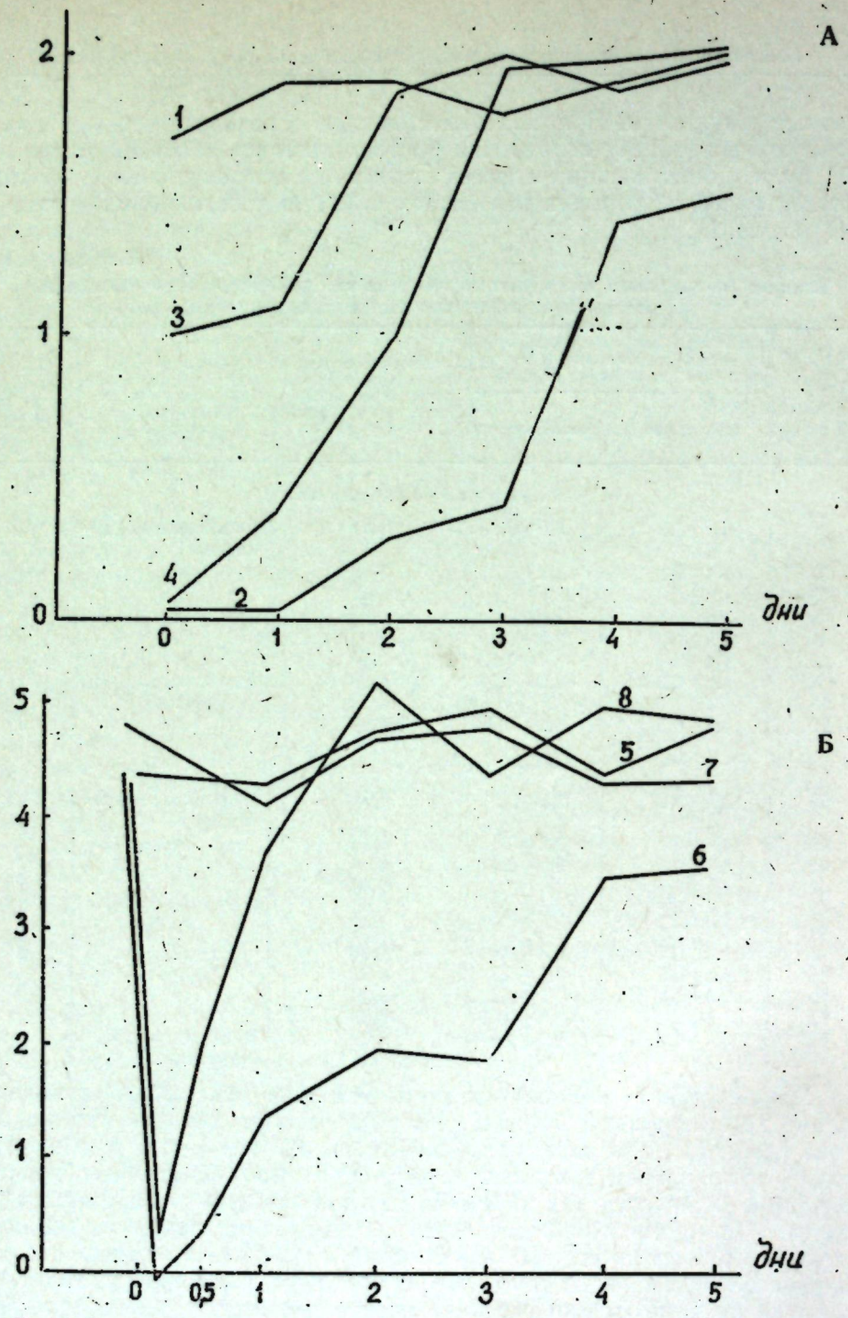



Рис. 2. Восстановление движения протоплазмы и биоэлектрической активности закаленных и незакаленных листьев жимолости японской после 30-минутного прогрева при 48°.

По оси абсцисс — время в днях. По осям ординат: А — скорость движения протоплазмы в μ/*сек.*, Б — отношение амплитуды биоэлектрической реакции (мв) к ее ширине (сек.) на половине амплитуды.

*1* — скорость движения протоплазмы в клетках незакаленных листьев (контроль); *2* — она же в клетках незакаленных листьев, прошедших тестирующий прогрев; *3* — скорость движения протоплазмы в клетках закаленных листьев (контроль); *4* — она же в клетках закаленных листьев, прошедших тестирующий прогрев; *5* — биоэлектрическая активность незакаленных листьев (контроль), *6* — она же для незакаленных листьев, прошедших тестирующий прогрев; *7* — биоэлектрическая активность закаленных листьев (контроль); *8* — она же для закаленных листьев, прошедших тестирующий прогрев.



В параллельных пробах определялась скорость восстановления движения протоплазмы.

Биоэлектрическая активность сразу после тестирующего прогрева резко снижается почти до нуля как у закаленных, так и у незакаленных листьев (рис. 2). Вскоре начинается ее восстановление, причем у закаленных листьев оно протекает более интенсивно. Уже через 12 часов после прогрева биоэлектрическая реакция закаленных листьев в шесть раз выше, а спустя сутки она полностью восстанавливается. Незакаленные листья повышают биоэлектрическую активность после теплового воздействия в несколько раз медленнее. Исходный уровень биоэлектрических ответов у них достигается лишь на 4—5-е сутки.

Скорость восстановления движения протоплазмы, подобно биоэлектрической активности, в клетках закаленных листьев также более высокая. Если в незакаленных клетках даже на шестой день после прогрева листьев движение протоплазмы несколько медленнее, чем в контроле, то у закаленных уже на третьи сутки было отмечено полное восстановление его.

Итак, биоэлектрическая активность листьев, наряду с движением протоплазмы, может быть использована в качестве теста при исследовании репарации теплового повреждения растительными тканями. Кроме того, примененный нами метод регистрации биопотенциалов позволяет непрерывно следить за динамикой и скоростью репараторных процессов.

Проведенные эксперименты позволяют сделать следующий вывод: подавление биоэлектрической активности может служить одним из наиболее ранних признаков повреждения тканей после температурного воздействия. По сдвигу зоны обратимого подавления биоэлектрической активности тканей представляется возможным судить об изменениях протоплазматической теплоустойчивости того или иного растительного объекта. Достоинством примененного нами метода регистрации биопотенциалов является то, что он позволяет упростить, ускорить и автоматизировать исследование репараторных процессов в растительных тканях.

## ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я., 1956. Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии. Бот. ж., т. 41, № 7.

Александров В. Я., 1963. Цитофизиологические и цитоэкологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. Тр. Бот. ин-та АН СССР, серия 4, экспериментальная ботаника, вып. 16.

Бос Дж. Ч., 1964. Избранные произв. по раздражимости растений, т. 1—2. Изд-во «Наука», М.

Гунар И. И., Паничкин Л. А., Маслов А. П., 1970. Ответная биоэлектрическая реакция проростков как показатель сортовых отличий озимой пшеницы. Докл. АН СССР, т. 195, № 5.

Гунар И. И., Синюхин А. М., 1959. Электрофизиологическая характеристика раздражимости растений. Известия Тимирязевской с.-х. академии, вып. 4(29).

Завадская И. Г., 1963. Влияние высокой температуры на вязкость протоплазмы растительных клеток. Цитология, т. 5, № 2.

Кузьмин Г. А., 1968. Электрофизиологические исследования сортов яблони в связи с зимостойкостью. Автореферат канд. диссертации, Уфа.

Лоу Чень-хо, 1958. О передаче раздражения электрическим током у растений. Общая биология, 19.

Лялин О. О., 1964. Некоторые закономерности биоэлектрической реакции листа растения на свет. В сб.: «Физикохимические основы происхождения биопотенциалов». Тр. Московского об-ва испыт. природы, т. 9. М.

Олейникова Т. В., 1964. Влияние высокой температуры и света на проницаемость протоплазмы клеток листьев яровых злаков. В сб.: «Цитологические основы приспособления растений к факторам среды». Изд-во «Наука», М.— Л.

Фалькова Т. В., 1973. Сезонные изменения теплоустойчивости клеток высших растений в условиях субтропиков средиземноморского типа. Бот. ж., т. 58, № 10.

Холодный Н. Г., 1956. О некоторых электрофизиологических явлениях у растений, связанных с транспирацией и поступлением воды. Т. I, Изд-во АН Украинской ССР, Киев.

Шухтина Г. Г., 1965. Влияние температуры среды на теплоустойчивость клеток листьев Catalpa speciosa Warder. и некоторых других растений. Бот. ж., т. 50, № 9.

Язкулыев А., 1964. Повышение теплоустойчивости клеток злаков Aristida Karelini (Trin. et Rupr.) Roshev и Arundo donax L. в природных условиях под влиянием высокой температуры среды. В сб.: «Цитологические основы приспособления растений к факторам среды». Изд-во «Наука», М.— Л.

Hellmuth E. O., 1968. Eco — physiological studies on plants in arid and semi — arid regions in Western Australia. 1. Autecology of Rhagodia baccata (Gabill.). Mog. j. Ecology, 59, 2.

Hellmuth E. O., 1971. Eco-physiological studies on plants in arid and semi-arid regions in Western Australia J. Ecology, 59, 1.

Lange O. L., 1961. Die Hitzeresistenz einheimischer immer und wintergrüner Pflanzen im Jahresablauf. Planta, 56, 6.

## BIOELECTRIC ACTIVITY AS A CRITERIUM OF VALUEING HEAT-INJURY OF PLANT OBJECTS

*S. A. STADNIK, T. V. FALKOVA, V. V. CHERNYAK*

SUMMARY

Comparison of bioelectric activity with well-known criteria of heat-injury of plant cells and tissues: protoplasma movement, electrolyte going out, plasmolyse, and living cells dyeing was carried out on leaves of Lonicera japonica. It was stated that suppression of bioelectric activity, together with protoplasma movement, may be one of earliest signs of tissue injury after temperature force. It seems possible to judge on changes in protoplasmatic heat-resistance of plant objects by shift of zone of reversion suppression of tissue bioelectric activity. A merit of biopotential registration method is a possibility to simplify and automatize investigation of reparative processes in plant tissues.

ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

*Том LXIV* *1974*

# ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА БИОЭЛЕКТРИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ У РАСТЕНИЙ В ЗИМНИЙ ПЕРИОД

*С. А. СТАДНИК;*
*Т. В. ФАЛЬКОВА, Е. А. ЯБЛОНСКИЙ, кандидаты биологических наук;*
*В. В. ЧЕРНЯК*

В литературе имеются сведения о зависимости биоэлектрической активности растений от температуры (Кузьмин, 1968; Шахбазов, 1971; Копейка и др., 1971). Однако биоэлектрические процессы исследовались, как правило, без параллельного изучения физиолого-биохимических параметров. Между тем, сравнение биоэлектрической активности, физиолого-биохимических процессов и теплоустойчивости позволяет более четко представить картину происходящих в растении изменений на фоне температурных воздействий окружающей среды. Это и послужило отправной точкой для проведения настоящей работы. Биоэлектрическая активность в связи с физиолого-биохимическими параметрами изучалась на плодовых, а ее связь с теплоустойчивостью клеток — на декоративных растениях.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектом исследования служили два сорта сливы — Венгерка Мичурина (зимостойкая) и Никитская Ранняя (незимостойкая), а также вечнозеленые кустарники — волчеягодник лавролистный (Daphne laureola L.) и жимолость японская (Lonicera japonica Thunb.), растущие в дендрарии Государственного Никитского ботанического сада.

Еженедельно в течение холодного периода 1971/72 г. регистрировались биоэлектрическая активность и первичная теплоустойчивость клеток листьев волчеягодника и жимолости. Во время заморозков регистрация указанных параметров производилась чаще. При температуре воздуха —3 —5° и ниже листья исследованных растений промерзали. Оттаивание их осуществлялось в течение 3—4-х часов при постепенном повышении температуры сначала до 0°, затем до 10° и 15—20°. Измерения биоэлектрической активности листьев и устойчивости клеток к нагреву проводились при 15—20°.

Биоэлектрическая активность, интенсивность дыхания плодоносных побегов сливы и содержание в них сахаров определялись в январе — марте 1972 г.

Разность потенциалов отводилась неполяризующимися электродами, которые контактировали с листом через солевые мостики в средней части листовой пластинки. Раздражение последней осуществлялось термоимпульсом путем понижения температуры локализованного участка листа или побега от 20° до 10° и последующего повышения ее до 20° в течение 30 ± 2 сек. Биопотенциалы усиливались прибором ЛПУ-01, запись велась на самописце типа EZ-11 (ЧССР).

Первичная теплоустойчивость клеток оценивалась минимальной температурой, при которой наблюдается прекращение движения протоплазмы после 5-минутного прогрева (Александров, 1956). Кусочки листьев, инфильтрированные водой, прогревали в водяном ультратермостате при заданной температуре. Интервал между последовательными нагревами составлял 0,4°. Сразу после прогрева кусочки листьев микроскопировали с помощью водяных иммерсионных объективов при комнатной температуре.

Для регистрации интенсивности дыхания побегов сливы был использован инфракрасный газоанализатор (Карпушкин, 1971). Содержание сахаров в побегах определялось общепринятыми методами (Зайцева, Афанасьева, 1957).

Для анализа отбирались однолетние плодоносные побеги сливы из средней части кроны и выросшие листья волчеягодника и жимолости с побегов прироста 1971 г. Измерения проводили в 8—10 часов при шестикратной повторности.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследование биоэлектрических свойств побегов сливы в зимний период (с 19 января по 12 февраля) выявило большую зависимость их от температурных условий (рис. 1). Во время морозов биоэлектрические ответы подавляются до минимума и лишь при наступлении оттепелей они снова повышаются (рис. 1). Следует отметить при этом, что у незимостойкого сорта Никитская Ранняя изменения биоэлектрической активности в ответ на похолодание и оттепель выражены более резко, чем у зимостойкой Венгерки Мичурина (табл. 1).

Таблица 1

**Изменение биоэлектрической активности, интенсивности дыхания и общего содержания сахаров в побегах сливы в естественных условиях**

| Сорт | Отношение амплитуды биоэлектрической реакции (мв) к ее ширине (сек.) на половине амплитуды | | Интенсивность дыхания в *мкл* $CO_2$ на 1 *г* сухого вещества в час | | Сумма сахаров, % к сухому весу | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | похолодание | оттепель | похолодание | оттепель | похолодание | оттепель |
| Венгерка Мичурина | 0,3 | 0,5 | 22 | 274 | 1,60 | 1,00 |
| Никитская Ранняя | 0,1 | 2,6 | 31 | 529 | 0,85 | 0,20 |

Колебания температуры среды вызывают также существенные изменения углеводного обмена и дыхания плодоносных побегов сливы. При наступлении оттепели интенсивность дыхания повышается, а общее количество сахаров уменьшается у обоих исследованных сортов, причем у незимостойкого сорта значительно больше, чем у зимостойкого (см. табл. 1).



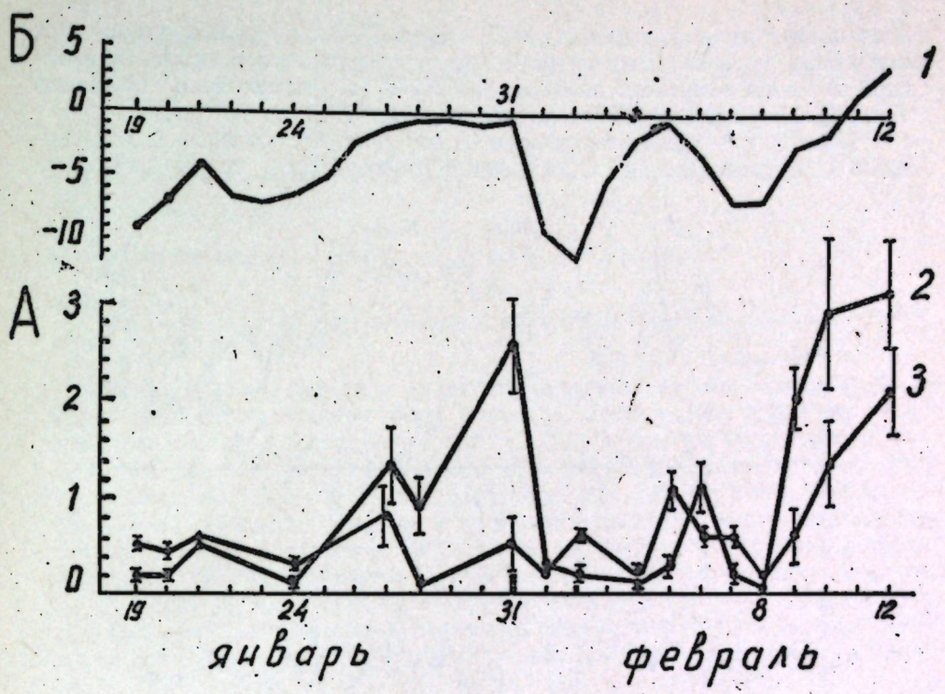



Рис. 1. Изменение биоэлектрической активности плодоносных побегов сливы в естественных условиях. По оси абсцисс — даты определений; по осям ординат: *А* — отношение амплитуды биоэлектрической реакции (мв) к ее ширине (сек.) на половине амплитуды; *Б* — температура (в° С).
*1* — минимальная температура воздуха за сутки, *2* — биоэлектрическая активность побегов сливы Никитская Ранняя, *3* — биоэлектрическая активность побегов сливы Венгерка Мичурина.
Вертикальными линиями обозначена среднеквадратичная ошибка.

При искусственном обогреве побегов выявилось такое же различие между исследованными сортами, как в естественных условиях. У зимостойкого сорта Венгерка Мичурина содержание рафинозы в побегах после обогрева уменьшается в 1,5—2,0 раза, в то время как у незимостойкого — в 2,5—3,5 раза (табл. 2).

Таблица 2

**Влияние искусственного обогрева на содержание рафинозы в плодоносных побегах сливы**

| Сорт | Содержание рафинозы, % к сухому весу | | |
|---|---|---|---|
| | до обогрева (контроль) | после обогрева при 25° | |
| | | через 2 суток | через 4 суток |
| Венгерка Мичурина | 0,89±0,02 | 0,53±0,00 | 0,45±0,03 |
| Никитская Ранняя | 1,06±0,00 | 0,43±0,01 | 0,30±0,03 |

У волчеягодника лавролистного и жимолости японской, как и у сливы, отмечены существенные изменения биоэлектрической активности листьев в ответ на колебания температуры в естественных условиях. После действия отрицательных температур биоэлектрическая активность волчеягодника лавролистного снижается, а сильное и продолжительное похолодание понижает ее до самого низкого уровня (рис. 2). При

наступлении теплого периода (с 27 марта 1972 г.) она возвращается к исходному уровню. Биоэлектрические ответы листьев жимолости японской в течение зимнего периода 1971/1972 г. изменялись примерно так же, как у волчеягодника лавролистного.

Корреляция между биоэлектрической активностью листьев исследованных кустарников и минимальной температурой среды оказалась

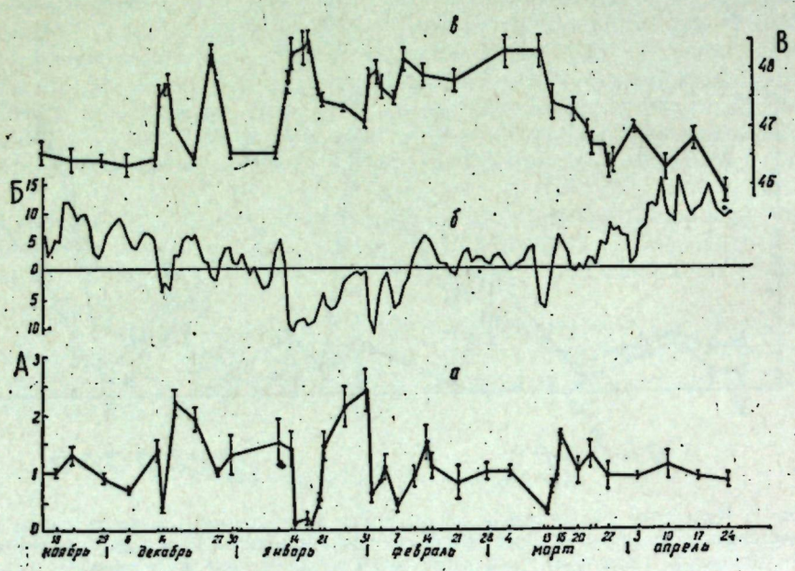



Рис. 2. Сезонный ход изменений биоэлектрической активности и теплоустойчивости клеток листьев волчеягодника лавролистного. По осям абсцисс — даты определений; по осям ординат: *А* — отношение амплитуды биоэлектрической реакции (мв) к ее ширине (сек.) на половине амплитуды: *Б* — температура (в° С); *В* — температура, при которой прекращается движение протоплазмы после 5-минутого прогрева (в° С). *а* — биоэлектрическая активность побегов, *б* — минимальная температура воздуха за сутки, *в* — первичная теплоустойчивость клеток. Вертикальными линиями обозначена среднеквадратичная ошибка.

более высокой в диапазоне от —14° до 0° (табл. 3), а связь биоэлектрических ответов с температурой в интервале от 0° до +16° при данной постановке опытов не была обнаружена.

Первичная теплоустойчивость клеток волчеягодника лавролистного и жимолости японской, подобно биоэлектрической активности их листьев, изменялась в основном в ответ на похолодание. В безморозный период (с 15 ноября по 13 декабря 1971 г.) остановка движения протоплазмы в клетках листьев волчеягодника после 5-минутного прогрева отмечалась при 46,4—46,6°. В ответ на заморозок 14 декабря (в воздухе до —4°, на поверхности почвы — до —6°) уровень первичной теплоустойчивости клеток начал повышаться и продолжал расти, достигнув 16 декабря 47,8° (рис. 2). Через три дня температура воздуха повысилась до 2,5°, на поверхности почвы — до 0°, теплоустойчивость клеток при этом начала снижаться. Остановка движения протоплазмы при 5-минутном прогреве 22 декабря, как и в начале теплого периода, была отмечена при температуре 46,5°. С 24 декабря вновь начались заморозки, температура на поверхности почвы снизилась до —3°. Первичная



Таблица 3

**Корреляция биоэлектрической активности листьев с изменениями температуры среды**

| Вид | Парные коэффициенты корреляции между сезонными изменениями биоэлектрической активности листьев и колебаниями температуры | | | |
|---|---|---|---|---|
| | воздуха | | на поверхности почвы | |
| | от —12° до 0° | от 0° до +16° | от —14° до 0° | от 0° до +16° |
| Волчеягодник лавролистный | 0,804 * | 0,109 | — | — |
| Жимолость японская | 0,306 | 0,148 | 0,509 * | 0,051 |

Примечание: * вероятность случайности коэффициентов корреляции $P < 0{,}05$, в остальных случаях $P > 0{,}05$.

теплоустойчивость клеток волчеягодника в этот период повысилась до 48,3°. Повышение устойчивости клеток к 5-минутному прогреву было отмечено также с 13 по 26 января и с 1 февраля по 24 марта 1972 г. (см. рис. 2), т. е. в периоды, когда минимальная температура воздуха опускалась до —2,5—(—11,8°), а на почве до —3—(—13,8°). С прекращением заморозков в воздухе и на почве первичная теплоустойчивость клеток начала постепенно снижаться, достигнув к середине апреля исходного уровня. Снижение устойчивости клеток к нагреву в конце апреля связано, по-видимому, со старением листьев.

Аналогичные изменения первичной теплоустойчивости клеток в течение холодного периода 1971/1972 г. наблюдались и у жимолости японской.

Основной причиной изменения теплоустойчивости клеток зимой в условиях субтропиков Крыма являются отрицательные температуры (Фалькова, 1973). Действительно, парные коэффициенты корреляции между величиной первичной теплоустойчивости клеток и температурой

Таблица 4

**Корреляция между величиной первичной теплоустойчивости клеток и минимальной температурой среды**

| Вид | Парные коэффициенты корреляции между устойчивостью клеток к 5-минутному прогреву и минимальной температурой | | | |
|---|---|---|---|---|
| | воздуха | | на поверхности почвы | |
| | от —12° до 0° | от 0° до +16° | от —14° до 0° | от 0° до +16° |
| Волчеягодник лавролистный | —0,65 * | —0,34 | —0,48 * | —0,14 |
| Жимолость японская | —0,50 * | —0,21 | —0,56 * | —0,23 |

ниже 0° лежат в пределах от —0,5 до —0,65 (табл. 4), а в области температур от 0° до +16° связь первичной теплоустойчивости клеток с температурой незначительна.

Примечание: * вероятность случайности коэффициентов корреляции $P < 0{,}05$, в остальных случаях $P > 0{,}05$.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как было показано выше, биоэлектрическая активность, углеводный обмен и дыхание у исследованных сортов сливы в холодный период зимы и во время оттепелей довольно четко следуют за колебаниями температуры окружающей среды. При наступлении оттепели происходит

реактивное изменение как биоэлектрических, так и физиолого-биохимических параметров. Биоэлектрическая активность и интенсивность дыхания при потеплении повышаются, а общее количество сахаров снижается.

Во время заморозков биоэлектрические свойства листьев исследованных вечнозеленых кустарников подавлялись, а первичная теплоустойчивость их клеток повышалась. В периоды, когда минимальная температура воздуха не опускалась ниже 0°, существенных изменений биоэлектрических свойств и устойчивости клеток к нагреву не наблюдалось.

Для выявления взаимосвязи биоэлектрической активности с теплоустойчивостью клеток были вычислены коэффициенты корреляции между указанными параметрами. Парный коэффициент корреляции между сезонными изменениями устойчивости клеток к нагреву и биоэлектрической реакцией листьев во всем диапазоне наблюдаемых температур оказался довольно высоким для жимолости японской (r = —0,6), а для волчеягодника лавролистного только —0,3. Наиболее существенная корреляция между величиной теплоустойчивости клеток и биоэлектрическими свойствами листьев обнаружилась при изменениях температуры от 0° до —14° (табл. 5). В области температур от 0° до 16° связь между ними незначительна.

Таблица 5

**Корреляция между биоэлектрической активностью листьев и первичной теплоустойчивостью клеток**

| Вид | Парные коэффициенты корреляции между биоэлектрической активностью листьев и устойчивостью клеток к 5-минутному прогреву при колебаниях температуры среды | | Частные коэффициенты корреляции между биоэлектрической активностью листьев и устойчивостью клеток к 5-минутному прогреву при колебаниях температуры среды | |
|---|---|---|---|---|
| | от —14° до 0° | от 0° до +16° | от —14° до 0° | от 0° до +16° |
| Волчеягодник лавролистный | —0,65 * | —0,02 | —0,28 | —0,10 |
| Жимолость японская | —0,55 * | —0,08 | —0,39 | —0,1 |

Примечание: * — вероятность случайности коэффициентов корреляции P <0,05; в остальных случаях P <0,05.

Парные коэффициенты корреляции не всегда отражают степень взаимосвязи между изучаемыми явлениями, поэтому были вычислены частные коэффициенты корреляции между биоэлектрической активностью и теплоустойчивостью клеток. Связь между последними оказалась слабой (см. табл. 5).

Поскольку при исключении влияния температуры среды связь между биоэлектрической активностью листьев и теплоустойчивостью клеток оказывается незначительной, можно предположить, что указанные параметры непосредственно не взаимосвязаны, сходна лишь их реакция на колебания температуры.

Проведенные наблюдения и эксперименты позволяют сделать следующие выводы.

1. При температурах ниже 0° биоэлектрическая активность исследованных объектов подавляется, а первичная теплоустойчивость клеток, напротив, повышается.

2. Связь между биоэлектрическими свойствами листьев, теплоустойчивостью клеток и температурой среды в диапазоне от 0° до +16° не обнаружена.



3. С наступлением оттепели интенсивность дыхания плодоносных побегов сливы усиливается, а содержание в них сахаров уменьшается, причем более значительно у незимостойкого сорта.

4. Взаимосвязь между первичной теплоустойчивостью клеток и биоэлектрической активностью листьев волчеягодника лавролистного и жимолости японской оказалась незначительной в области температур от —14° до 16°.

## ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я., 1956. Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии. Бот. ж., т. 41, № 7.

Зайцева Г. Н., Афанасьева Т. П., 1957. Количественное определение углеводов методом нисходящей хроматографии на бумаге. Биохимия, т. 22, вып. 6.

Карпушкин Л. Т., 1971. Применение инфракрасного газоанализатора для изучения $CO_2$ — газообмена растений. В сб.: «Биофизические методы в физиологии растений». Изд-во «Наука», М.

Копейка Е. Ф., Котенко Л. В., Набоков А. А., 1971. Влияние высокой экстремальной температуры на биоэлектрические потенциалы клеток растений, разных по генотипу. В сб.: «Устойчивость к экстремальным температурам и температурные адаптации». Харьков.

Кузьмин Г. А., 1968. Электрофизиологические исследования сортов яблони в связи с зимостойкостью. Автореферат канд. диссерт. Уфа.

Фалькова Т. В., 1973. Сезонные изменения теплоустойчивости клеток высших растений в условиях субтропиков средиземноморского типа. Бот. ж., т. 58, № 10.

Шахбазов В. Г., 1971. О связи теплоустойчивости и теплового повреждения клеток с их биоэлектрическими свойствами. В сб.: «Устойчивость к экстремальным температурам и температурные адаптации». Харьков.

## EFFECTS OF TEMPERATURE ON BIOELECTRIC ACTIVITY AND PHYSIOLOGICAL PROCESSES IN PLANTS DURING WINTER PERIOD

*S. A. STADNIK, T. V. FALKOVA, E. A. YABLONCKY, V. V. CHERNYAK*

## SUMMARY

The bioelectric activity and physiologo-biochemical parameters of plum fruit-bearing shoots and leaves of evergreen shrubs — Daphne laureola L. and Lonicera japonica L.— were studied during winter 1971—1972 under experimental and natural conditions. It was stated that respiration of plum shoots and bioelectric activity of all objects under study were suppressed at temperatures below 0° C. Sugar content of plum shoots and primary hot-resistance of leaf cells of daphne and honeysuckle increase under same conditions. After thaw coming, bioelectric responses and respiration of plum shoots increase, whereas sugar content in them goes down. Relationship between bioelectric activity of leaves and primary cell hot-resistance in daphne and honeysuckle within temperature range of —14 to 16° C is insignificant

ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

*Том LXIV* *1974*

# ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ВЕЧНОЗЕЛЕНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬЮ

*Э. Н. ДОМАНСКАЯ,*
*кандидат биологических наук;*
*Л. С. ШУБИНА,*
*кандидат сельскохозяйственных наук;*
*М. С. КОМАРСКАЯ*

Вечнозеленые лиственные деревья и кустарники, представляющие большую ценность для декоративного садоводства юга СССР, весьма чувствительны к неблагоприятным условиям зимовки. Поэтому одной из основных задач при их интродукции и районировании является подбор видов и форм, достаточно морозоустойчивых в местных климатических условиях. В решении этой проблемы существенное место занимает исследование физиологических процессов у растений, в том числе водного режима, дыхания, углеводного обмена.

По мнению ряда авторов (Newton, 1922; Brown, 1926; Васильев, 1956), морозостойкость растений главным образом зависит от содержания в них воды: чем больше в тканях растений воды, тем они менее устойчивы к низким температурам. Однако другими исследователями у плодовых, цитрусовых и некоторых древесных пород подобной взаимосвязи не установлено. Нередко морозостойкие сорта содержат воды больше, чем менее устойчивые (Вакулин, Устенко, 1960; Таранова, 1960; Филиппова, 1963 и др.). Очевидно, устойчивость растений к низким температурам обусловливается не только общей оводненностью тканей, а целым комплексом внутренних факторов.

Водный режим растений в период зимовки определяет характер протекания многих физиологических и биохимических процессов, таких как изменение и накопление сахаров и азота, интенсивность дыхания и деятельность ферментов.

Изучая процесс дыхания древесных растений в связи с морозоустойчивостью, Е. В. Хитрово и И. А. Куперман (1967) наблюдали резкое падение интенсивности дыхания у плодовых культур с понижением температуры. М. А. Соловьева (1966) отмечает, что для более зимостойких сортов яблони характерна пониженная интенсивность дыхания в зимнее время. Такая же закономерность установлена и для винограда (Погосян, Склярова, 1968).

В. Ф. Альтергот и Е. В. Хитрово (1970), определяя дыхательный газообмен контрастных по зимостойкости древесных растений в условиях Новосибирска, пришли к выводу, что незимостойкие растения

отличаются более высокой интенсивностью дыхания и, следовательно, потенциально более высокой, по сравнению с зимостойкими, метаболической активностью.

Большинство авторов считает, что у зимостойких форм в осенне-зимний период следует ожидать более резкого снижения интенсивности дыхания по сравнению с незимостойкими, однако, единого мнения о характере корреляции между зимостойкостью и интенсивностью дыхания нет.

Сезонные изменения дыхания у вечнозеленых растений (калины, лавровишни, маслины душистой, бирючины блестящей и других) изучал М. Н. Чрелашвили (1962). Проведенные им исследования показали, что зимой эти растения обнаруживают дыхание более низкой интенсивности, чем в весенне-летний период.

К противоположным выводам пришла Я. Ф. Ворошильская (1956), установившая, что у хвойных пород осенью и зимой дыхание протекает более интенсивно, чем в летние месяцы. Аналогичные данные получили Ф. В. Шатилов (1957) и В. Лархер (Larcher, 1961).

Важную роль в процессе перезимовки растений играет углеводный обмен. Многие исследователи считают, что растворимые углеводы являются защитными веществами при воздействии на растения низких температур (Максимов, 1913; Туманов, 1940). А. Окерманом (Akerman, 1927) установлена прямая зависимость между содержанием сахаров и зимостойкостью растительного организма. Однако другими авторами подобный параллелизм не обнаружен (Гочолашвили, 1961; Христо, 1962).

Делались попытки найти связь между морозостойкостью и содержанием отдельных фракций сахаров. Так, А. Окерман (1927) утверждал, что только глюкоза может играть защитную роль в зимостойкости растений. Р. Г. Саакян (1953) в опытах с виноградом наблюдал наибольшее содержание мальтозы у морозостойких сортов и отсутствие ее у неморозостойких. Для последних характерным было накопление значительного количества сахарозы.

Д. Паркер (Parker, 1959) установил взаимосвязь между содержанием рафинозы и морозостойкостью, причем, по его наблюдениям, весной этот сахар исчезал. Количество же сахарозы удерживалось на высоком уровне и весной.

Большое внимание углеводному обмену уделяется в исследованиях Л. И. Сергеева (1960), Л. И. Сергеева, К. А. Сергеевой и В. К. Мельникова (1961). Указанными авторами отмечено, что у древесных растений в зимний период олигосахариды играют существенную защитную роль, причем наряду с накоплением глюкозы и фруктозы у зимостойких пород появляются рафиноза и другие олигосахариды с большим молекулярным весом. Авторы установили коррелятивную зависимость между содержанием олигосахаридов и морозостойкостью.

Приведенный выше литературный обзор свидетельствует о том, что некоторые вопросы, касающиеся взаимосвязи физиологических процессов у растений с морозоустойчивостью, остаются в значительной степени невыясненными и требуют дальнейшего изучения.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования служили четыре вида барбариса, два — лавровишни и четыре сорта маслины.

Согласно литературным данным и нашим исследованиям, барбарисы Кокси и Вичи (Berberis coxii, Berberis veitchii) относятся к морозостойким видам, Соули и Сизый (Berberis soulieana, Berberis pruinosa) — к неморозостойким. Из лавровишен морозостойкой является Португальская (Laurocerasus lusitanica), менее морозостойкой — Лекарственная (Laurocerasus officinalis). Сорта маслины Никитская и Тифлисская морозоустойчивые, Кореджоло и Рацо слабоморозоустойчивые.



Все эти растения произрастают в коллекционных насаждениях и арборетуме Никитского ботанического сада (Южный берег Крыма).

Для анализов в течение года брали однолетние листья со средней части побегов два-три раза в месяц. Время взятия проб — с 8 до 9 часов. Оводненность листьев определялась у барбариса, маслины и лавровишни путем высушивания навески в термостате при 105°. Повторность опытов трех-восьмикратная. Сахара определяли полуколичественно методом хроматографии на бумаге (Бояркин, 1955) только у видов барбариса.

Интенсивность дыхания листьев маслины и барбариса измеряли манометрическим методом в аппарате Варбурга при постоянной температуре 25°. При статистической обработке данных вычисляли среднюю арифметическую (M) и ее ошибку ($\pm m$), достоверность различий между видами определяли по критерию Стьюдента, полный корреляционный анализ проведен по Н. А. Плохинскому (1967).

Изучение физиологических особенностей растений велось с 1966 по 1970 год. Климатическая характеристика этих лет приводится по данным метеостанции «Никитский сад». Наиболее холодным месяцем в 1967 г. был февраль (среднемесячная температура воздуха 0,9°), в последующие годы — январь. Осень 1969 г. была прохладной; зима 1969/70 г. — сравнительно теплой. За период с июня 1966 г. по май 1967 г. выпало 658,8 *мм* осадков, в 1967—1968 гг. за этот же период — 732,4 *мм*, в 1968—1969 гг. — 981,1 *мм*, и в 1969—1970 гг. — 536,1 *мм*. Таким образом, наиболее влажными были 1967, 1968 и 1969 гг.

**Оводненность листьев вечнозеленых растений.** Результаты изучения динамики содержания общей воды в листьях барбариса, лавровишни и маслины представлены в таблице 1.

Полученные данные показывают, что общим признаком для всех исследуемых растений является тенденция к снижению оводненности тканей листьев с июня по май, т. е. по мере старения листьев содержание в них воды уменьшается. Наибольшее количество воды в листьях отмечено в начале вегетации, затем оно снижается, и у одних растений в марте, у других в апреле достигает минимальной величины.

Анализируя каждый вид в отдельности (см. табл. 1), мы видим, что наибольшая оводненность листьев отмечалась у неморозостойких видов барбариса Соули и Сизого и у морозостойкого Кокси, наименьшая — у стойкого вида Вичи. Повышенное содержание воды в листьях морозостойкого вида Кокси, очевидно, связано с его происхождением. В условиях естественного местообитания (Сев. Бирма) он предпочитает тенистые места, часто в подлеске горных лесов, и достаточную обеспеченность водой.

Таким образом, по оводненности листьев судить об устойчивости видов барбариса к неблагоприятным факторам среды нельзя.

Однако, изучая динамику оводненности листьев у двух различных по морозостойкости видов лавровишни — Португальской и Лекарственной, мы установили резкие различия между ними по этому признаку. В листьях первой содержание воды было значительно ниже. Так, если у вида Португальской на протяжении всего периода исследований оно составляло 158—106% на сухой вес, то у Лекарственной — 235—132%.

Таблица 1

**Содержание общей воды в листьях вечнозеленых растений (в % на сухой вес) M±m**

| Порода, вид, сорт | Год \ Месяц | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII | I | II | III | IV | V |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Барбарис, виды: | | | | | | | | | | | | | |
| Кокси | 1968/69 | 214,9 ±9,1 | 180,6 ±6,4 | 175,4 ±4,2 | 191,0 ±6,0 | 178,9 ±5,6 | 189,6 ±4,5 | 162,8 ±4,1 | 155,2 ±6,9 | 155,0 ±3,4 | 156,8 ±7,9 | 138,6 ±6,0 | 148,6 ±3,8 |
| Вичи | » | 192,1 ±13,6 | 178,4 ±23,9 | 153,0 ±12,7 | 154,0 ±1,2 | 155,4 ±7,9 | 160,1 ±6,2 | 145,8 ±3,1 | 138,4 ±1,8 | 131,5 ±1,0 | 129,8 ±5,1 | 105,2 ±1,2 | 106,5 ±1,6 |
| Соули | » | 265,3 ±12,2 | 184,0 ±7,5 | 176,2 ±4,2 | 176,2 ±16,4 | 170,8 ±5,8 | 179,8 ±8,8 | 154,9 ±4,9 | 160,0 ±6,4 | 148,9 ±4,7 | 145,8 ±4,5 | 133,2 ±3,5 | 151,0 ±7,1 |
| Сизый | » | 220,2 ±10,9 | 193,8 ±22,6 | 177,8 ±8,6 | 188,2 ±4,9 | 168,3 ±8,6 | 190,2 ±13,1 | 163,0 ±5,9 | 158,0 ±10,9 | 147,2 ±5,1 | 148,3 ±4,8 | 134,4 ±7,4 | 151,0 ±8,6 |
| Маслина, сорта: | | | | | | | | | | | | | |
| Никитская | » | 154,3 ±6,0 | 125,0 ±2,9 | 105,6 ±2,2 | 110,2 ±1,2 | 99,6 ±4,3 | 104,1 ±4,4 | 89,5 ±4,0 | 83,4 ±4,0 | 91,3 ±3,4 | 82,6 ±3,6 | 81,7 ±3,5 | 87,8 ±1,4 |
| Тифлисская | » | 154,7 ±3,0 | 127,6 ±4,8 | 106,8 ±3,4 | 111,8 ±1,3 | 105,9 ±6,2 | 113,3 ±1,5 | 100,8 ±2,6 | 89,4 ±1,4 | 97,8 ±2,1 | 86,8 ±0,9 | 89,4 ±1,8 | 93,8 ±0,7 |
| Кореджоло | » | 150,1 ±6,1 | 129,1 ±5,8 | 117,2 ±8,0 | 125,3 ±5,0 | 115,1 ±2,4 | 112,8 ±2,6 | 106,1 ±9,9 | 85,5 ±3,9 | 89,5 ±3,4 | 89,8 ±2,8 | 88,8 ±4,7 | 85,4 ±3,2 |
| Рацо | » | 152,4 ±3,4 | 125,2 ±3,8 | 114,5 ±3,5 | 119,2 ±5,1 | 107,0 ±2,4 | 115,0 ±1,5 | 111,0 ±3,8 | 93,9 ±2,8 | 104,6 ±4,5 | 96,3 ±5,2 | 101,1 ±1,5 | 92,0 ±1,1 |
| Лавровишня, виды: | | | | | | | | | | | | | |
| Португальская | » | 157,6 ±5,4 | 138,4 ±5,4 | 124,7 ±4,8 | 122,1 ±1,3 | 116,6 ±3,7 | 119,8 ±2,5 | 124,6 ±3,4 | 118,6 ±2,2 | 121,0 ±2,3 | 113,8 ±2,2 | 105,9 ±3,2 | 106,7 ±1,7 |
| Лекарственная | » | 234,9 ±13,6 | 189,6 ±9,1 | 173,0 ±9,1 | 176,2 ±7,8 | 161,6 ±8,2 | 160,6 ±6,9 | 161,8 ±5,3 | 147,2 ±5,7 | 150,0 ±4,8 | 140,9 ±4,6 | 132,0 ±5,4 | 132,5 ±3,4 |



Наблюдаемые различия в обводненности листьев между видами достоверны (B = 0,999).

Данные по содержанию воды у различных по морозостойкости сортов маслины показывают, что в осенне-зимний период наименьшая обводненность листьев характерна для морозостойкого сорта Никитской. Аналогичные данные были получены и в 1966—1968 гг. Наиболее четкие различия между морозостойкими и слабоморозостойкими сортами маслины наблюдались в августе и сентябре 1968 г.

Методом корреляционного анализа установлена сравнительно тесная положительная зависимость между обводненностью листьев маслины и температурой воздуха. Так, у сорта Никитской показатель прямолинейной связи $r^2 = 0,60$; $m_r = 0,15$; у Тифлисской — $r^2 = 0,56$, $m_r = 0,16$; у Кореджоло $r^2 = 0,56$, $m_r = 0,17$; у Рацо — $r^2 = 0,41$, $m_r = 0,22$. Следовательно, у морозостойких сортов маслины связь между обводненностью листьев и температурой воздуха более тесная, чем у слабоморозостойкого сорта Рацо. Сорт Кореджоло по данному показателю занимает промежуточное положение. Показатели связи достоверны у всех сортов (B = 0,99) и только у сорта Рацо B = 0,95.

**Интенсивность дыхания листьев барбариса и маслины.** Из данных таблицы 2 видно, что динамика интенсивности дыхания у листьев барбариса во многом зависит от температурных условий года. Так, с июня 1968 г. по май 1969 г. интенсивность этого процесса почти у всех видов барбариса (за исключением вида Вичи) зимой по сравнению с осенним и весенним периодами возрастала, но при этом различия

Таблица 2

**Интенсивность дыхания листьев барбариса и маслины**
(*мкл* $O_2$ на 1 *г* сырого веса в 1 час.) M±m
1968—1969 гг.

| Порода, вид, сорт | Месяц: ноябрь | декабрь | январь | февраль | март | апрель | май |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Барбарис, виды: | | | | | | | |
| Кокси | 318,9±25,8 | 337,7±20,6 | 387,1±9,4 | 360,2±6,1 | 372,7±11,3 | 365,0±47,3 | 308,7±14,7 |
| Вичи | 364,2±19,9 | 364,0±16,7 | 354,8±18,7 | 322,4±4,2 | 360,3±14,6 | 333,4±21,0 | 315,0±7,9 |
| Соули | 318,7±28,2 | 360,7±13,1 | 385,6±10,8 | 392,6±29,5 | 438,6±7,0 | 300,9±9,7 | 286,0±26,7 |
| Сизый | 359,6±8,2 | 365,9±8,7 | 445,6±17,7 | 386,2±0,7 | 441,0±12,5 | 291,4±5,0 | 404,2±7,5 |
| Маслина, сорта: | | | | | | | |
| Никитская | 370,1±6,5 | 385,1±2,7 | 450,1±15,8 | 462,2±5,7 | 459,3±9,8 | 602,1±32,8 | 539,6±8,8 |
| Тифлисская | 362,5±7,0 | 379,6±22,6 | 384,2±14,4 | 420,6±13,5 | 443,9±19,6 | 488,6±0,1 | 419,9±27,7 |
| Кореджоло | 296,0±15,4 | 292,2±19,8 | 319,0±18,7 | 365,0±17,0 | 381,9±14,1 | 465,6±8,2 | 338,8±31,3 |
| Рацо | 345,6±6,5 | 330,9±14,8 | 365,0±9,8 | 383,6±29,0 | 384,4±19,2 | 479,1±31,3 | 453,2±33,6 |

Таблица 3

**Динамика содержания сахаров в листьях барбариса (в % на сухой вес)**

| Месяц определения | Морозостойкие виды | | Неморозостойкие виды | |
|---|---|---|---|---|
| | Кокси | Вичи | Соули | Сизый |
| **Листья прироста 1968 г.** | | | | |
| 1968 г. | | | | |
| VI | 3,6 | 5,3 | 1,9 | 3,2 |
| VII | 5,2 | 6,3 | 1,7 | 1,7 |
| VIII | 4,0 | 7,4 | 3,3 | 2,2 |
| IX | 3,8 | 7,6 | 1,8 | 2,4 |
| X | 5,6 | 7,8 | 3,2 | 4,4 |
| XI | 4,7 | 7,4 | 1,6 | 4,3 |
| XII | 4,9 | 6,2 | 3,6 | 5,3 |
| 1969 г. | | | | |
| I | 7,0 | 8,9 | 5,1 | 4,8 |
| II | 14,0 | 13,4 | 4,8 | 5,6 |
| III | 11,9 | 8,5 | 7,5 | 7,8 |
| IV | 8,6 | 8,8 | 4,6 | 5,9 |
| V | 8,2 | 10,6 | 3,4 | 4,4 |
| **Листья прироста 1969 г.** | | | | |
| 1969 г. | | | | |
| VI | 1,6 | 2,0 | 2,4 | 2,0 |
| VII | 3,3 | 2,9 | 1,9 | 2,8 |
| VIII | 4,2 | 3,5 | 1,7 | 2,4 |
| IX | 3,7 | 4,0 | 3,1 | 3,6 |
| X | 6,8 | 6,0 | 2,6 | 2,5 |
| XI | 3,2 | 4,2 | 3,5 | 2,1 |
| XII | 3.2 | 3,4 | 1,8 | 2,4 |
| 1970 г. | | | | |
| I | 2,8 | 3,2 | 2,8 | 3,2 |
| II | 4,9 | 5,2 | 3,8 | 3,3 |
| III | 5,4 | 5,7 | 4,0 | 5,0 |
| IV | 5,3 | 5,6 | 3,7 | 5,4 |
| V | 4,8 | 5,3 | 5,5 | 5,3 |

Таблица 4

**Показатели взаимосвязи между содержанием в листьях барбариса сахаров и температурой воздуха**

| Вид | Общее число пар признаков n | Число классов | Показатель прямолинейной связи | | Показатель криволинейной связи | | Критерий криволинейности |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | $r^2$ | $Fr^2$ | $\eta^2$ | $F\eta^2$ | $F\varepsilon$ |
| **1968—1969 г.** | | | | | | | |
| Кокси | 28 | 6 | 0,45 | 21,3 | 0,51 | 4,6 | 0,61 |
| Вичи | 27 | 6 | 0,11 | 3,1 | 0,45 | 3,4 | 3,2 |
| Соули | 28 | 6 | 0,41 | 18,0 | 0,45 | 3,6 | 0,4 |
| Сизый | 28 | 6 | 0,56 | 33,1 | 0,61 | 7,0 | 0,7 |
| **1969—1970 г.** | | | | | | | |
| Вичи | 25 | 6 | 0,13 | 3,2 | 0,54 | 4,4 | 4,2 |
| Кокси | 25 | 6 | 0,06 | 1,4 | 0,33 | 1,9 | 2,0 |
| Соули | 25 | 6 | 0,08 | 2,0 | 0,40 | 2,5 | 2,5 |
| Сизый | 25 | 6 | 0,01 | 0,23 | 0,20 | 0,95 | 1,1 |



между морозостойкими и неморозостойкими видами отмечались только в феврале, марте и апреле (среднемесячная температура воздуха в эти месяцы составляла 1,5—4°). В феврале и марте интенсивность дыхания у видов Кокси и Вичи ниже, чем у Соули и Сизого, а в апреле выше. В остальное время года различий между видами не наблюдалось. На протяжении осенне-зимне-весеннего периода 1968—1969 гг. дыхательный коэффициент (ДК) у стойких к морозу видов барбариса был выше (от 1,15 до 0,76), чем у нестойких (от 0,97 до 0,30), а за тот же период в 1969—1970 гг., наоборот, ниже (у морозостойких от 1,14 до 0,96; у неморозостойких от 1,49 до 0,98). Судя по величине дыхательного коэффициента, можно сказать, что у морозостойких видов барбариса процесс дыхания осуществляется в основном за счет окисления углеводов, содержание которых у них было бо́льшим по сравнению с нестойкими. У последних же величина ДК в разные годы была различной. Так, в 1968—1969 гг. в большинстве случаев она была меньше единицы, что свидетельствует об углеводном голодании, особенно весной (апрель, май). В 1969—1970 гг. ДК у неморозостойких видов намного превышал единицу, что может происходить в случае полного окисления органических кислот, содержащихся в листьях.

Динамика интенсивности дыхания у маслины имеет свои закономерности (см. табл. 2). В частности, интенсивность дыхания усиливается от осени к весне с достижением максимальной величины в апреле, к началу ростовых процессов, и только в мае у всех сортов наблюдается снижение дыхания. При этом между более и менее стойкими сортами маслины определились следующие различия: у морозостойких сортов Никитская и Тифлисская интенсивность дыхания выше, чем у менее морозостойких Кореджоло и Рацо. Однако эти различия отмечены только в осенне-зимнее время и в первой половине весны. В остальные периоды различий между сортами не обнаружено. Не было их и по величине дыхательного коэффициента.

**Содержание сахаров в листьях барбариса.** Как показывают данные таблицы 3, содержание суммы сахаров в листьях стойких к морозу видов Кокси и Вичи выше, чем у нестойких Соули и Сизого.

Рассматривая динамику содержания сахаров в годичном цикле развития, мы видим, что с июня по февраль-апрель количество их увеличивается. Причем максимум накопления сахаров у морозостойких видов отмечался в феврале 1969 г. и в октябре, марте и апреле 1970 г., тогда как у неморозостойких — в марте 1969 г. и апреле и мае 1970 г.

Методом полного корреляционного анализа установлено, что температура воздуха оказывает определенное влияние на содержание растворимых углеводов (табл. 4).

Как видно из таблицы, связь между накоплением сахаров и среднесуточными температурами в большей или меньшей степени достоверна почти у всех видов. Однако сила связи во многом зависит от условий погоды. Так, в более холодную зиму 1968/69 г. (среднемесячная температура воздуха с декабря по март 5,2°—4,0°, в январе 1,5°) эта связь обратнопрямолинейна почти у всех видов, за исключением морозостойкого вида Вичи. В теплую зиму 1969/70 г. (среднемесячная температура воздуха с декабря по март 6,7°—6,6°, в январе 5,1°) подобного соответствия не наблюдалось: вид Вичи реагировал на температурные изменения, а виды Кокси, Соули, Сизый нет.

Почти на протяжении всего периода исследований у морозостойких видов барбариса содержание сахаров было выше, чем у неморозостой-

ких. При этом различия между видами достоверны (в 1968/1969 г. $td = 11,4$, $B_3 = 0,999$; в 1969/1970 г. $td = 7,0$, $B_3 = 0,999$).

Повышение содержания растворимых углеводов в осенне-зимний период, особенно у морозостойких видов, очевидно, связано с фотосинтетической деятельностью листового аппарата и усиленным гидролизом крахмала в это время, вследствие чего происходит интенсивное накопление в листьях мальтозы. На протяжении исследований в листьях морозостойких видов барбариса она содержится в сравнительно больших количествах (табл. 5). У неморозостойких видов летом (июнь — сен-

Таблица 5

**Содержание мальтозы и сахарозы в листьях барбариса (в % на сухой вес)**

| Месяц определения | Морозостойкие виды | | | | Неморозостойкие виды | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Кокси | | Вичи | | Соули | | Сизый | |
| | М | С | М | С | М | С | М | С |
| **Листья прироста 1968 г.** | | | | | | | | |
| 1968 г. | | | | | | | | |
| VI | 1,1 | 1,7 | 1,8 | 2,5 | Следы | 0,4 | 0,5 | 0,6 |
| VII | 2,5 | 2,5 | 4,0 | 2,0 | » | Следы | 0 | 0,1 |
| VIII | 2,2 | 1,4 | 4,0 | 2,9 | 1,5 | 0,3 | Следы | 0,2 |
| IX | 1,8 | 1,4 | 2,2 | 3,5 | 0,2 | 0,4 | » | 0,6 |
| X | 2,8 | 0,2 | 3,8 | 0,8 | 1,0 | 1,0 | 1,0 | 1,4 |
| XI | 2,5 | 1,2 | 6,0 | 0,1 | 0,8 | 0,1 | 2,0 | 1,2 |
| XII | 2,8 | 1,7 | 4,0 | 1,5 | 1,3 | 0,8 | 2,8 | 1,0 |
| 1969 г. | | | | | | | | |
| I | 3,5 | 2,1 | 5,0 | 2,8 | 1,0 | 0,3 | 1,2 | 0,9 |
| II | 8,0 | 4,0 | 9,0 | 2,8 | 0,4 | 0,6 | 1,2 | 1,0 |
| III | 6,3 | 3,3 | 5,0 | 2,8 | 2,0 | 1,9 | 2,5 | 1,9 |
| IV | 6,0 | 1,9 | 5,8 | 2,6 | 2,6 | 0,4 | 3,0 | 1,2 |
| V | 7,0 | 1,0 | 7,0 | 3,2 | 2,0 | 0,2 | 2,6 | 0,4 |
| **Листья прироста 1969 г.** | | | | | | | | |
| 1969 г. | | | | | | | | |
| VI | 0,6 | 0,8 | 0,6 | 0,8 | 0,3 | 0,2 | 0,4 | 0,1 |
| VII | 0,5 | 2,0 | 0,5 | 1,8 | Следы | 0,2 | 0,1 | 0,4 |
| VIII | 0,2 | 3,0 | 0,2 | 2,4 | 0 | 0,2 | 0 | 0,6 |
| IX | 0,4 | 2,4 | 0,3 | 2,5 | 0 | 0,1 | 0 | 0,2 |
| X | 3.0 | 2,6 | 2,4 | 2,8 | 0 | 0,2 | 0,2 | 0,2 |
| XI | 0,8 | 2,0 | 1,3 | 2,3 | 0,1 | 0,7 | 0 | 0,5 |
| XII | 0,2 | 0,6 | 0,2 | 0,2 | 0 | Следы | 0 | Следы |
| 1970 г. | | | | | | | | |
| I | 0,2 | 0,4 | 0,3 | 0,8 | 0,1 | 0,4 | 0 | 0,2 |
| II | 0,7 | 2,8 | 0,7 | 2,8 | 0,1 | 0,8 | 0 | 0,6 |
| III | 1,0 | 3,5 | 0,8 | 3,8 | 0,1 | 0,4 | 0,1 | 0,6 |
| IV | 0,6 | 4,3 | 0,8 | 4,3 | Следы | 1,0 | Следы | 1,3 |
| V | 2,5 | 1,8 | 2,5 | 2,0 | 0 | 1,5 | » | 1,5 |

Примечание: М — мальтоза, С — сахароза.

тябрь) мальтоза либо отсутствует, либо находится в незначительном количестве, и только в осенне-зимне-весенний период содержание ее повышается.

Примерно такая же закономерность отмечалась у неустойчивых видов и по содержанию сахарозы (1968—1969 гг.); у стойких же определилось два максимума: первый в летний период, второй в зимний. Осенью (октябрь, ноябрь), с наступлением у растений относительного покоя, сахарозы было сравнительно мало (см. табл. 5). В 1969—1970 гг.



максимум накопления ее был несколько сдвинут (первый отмечен у вида Кокси в конце лета, у Вичи — в октябре; второй у обоих видов наблюдался весной). Очевидно, в данном случае сказалось влияние повышенных температур воздуха в зимний период по сравнению с предыдущим годом.

Что касается моносахаридов (фруктоза, глюкоза), то в большем количестве они накапливаются у неморозостойких видов (табл. 6). На-

Таблица 6

**Содержание глюкозы и фруктозы в листьях барбариса (в % на сухой вес)**

| Месяц определения | Морозостойкие виды | | | | Неморозостойкие виды | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Кокси | | Вичи | | Соули | | Сизый | |
| | Г | Ф | Г | Ф | Г | Ф | Г | Ф |
| **Листья прироста 1968 г.** | | | | | | | | |
| 1968 г. | | | | | | | | |
| VI | 0,6 | 0,2 | 0,6 | 0,3 | 1,0 | 0,4 | 0,8 | 0,5 |
| VII | 0,2 | 0,1 | 0,1 | 0,2 | 0,8 | 0,8 | 0,8 | 0,8 |
| VIII | 0,1 | 0,2 | 0,2 | 0,3 | 0,6 | 0,7 | 1,0 | 0,8 |
| IX | 0,1 | 0,2 | 0,1 | 0,4 | 0,6 | 0,5 | 0,6 | 1,0 |
| X | 0,1 | 0 | 0,2 | 0,1 | 0,4 | 0 | 0,6 | 0,2 |
| XI | 0,1 | 0,2 | 0,1 | След | 0,5 | 0 | 0,1 | 0 |
| XII | 0,1 | 0,2 | 0,4 | 0,2 | 0,8 | 0,8 | 0,7 | 0,7 |
| 1969 г. | | | | | | | | |
| I | 0,2 | 0,4 | 0,5 | 0,5 | 1,6 | 2,2 | 1,1 | 1,0 |
| II | 1,0 | 1,0 | 0,4 | 0,6 | 1,7 | 2,0 | 1,6 | 1,7 |
| III | 0,5 | 1,3 | 0,5 | 0,3 | 1,5 | 0,9 | 1,7 | 1,6 |
| IV | 1,2 | 0,3 | 0,2 | 0,3 | 1,0 | 0,6 | 1,0 | 0,7 |
| V | 0,4 | 0,2 | 0,1 | 0,2 | 1,0 | 0,3 | 1,1 | 0,4 |
| **Листья прироста 1969 г.** | | | | | | | | |
| 1969 г. | | | | | | | | |
| VI | След | 0,2 | 0,2 | 0,4 | 1,0 | 0,8 | 0,7 | 0,8 |
| VII | 0,3 | 0,5 | 0,2 | 0,4 | 0,8 | 1,0 | 1,1 | 1,2 |
| VIII | 0,7 | 0,3 | 0,3 | 0,6 | 0,7 | 0,8 | 0,8 | 0,8 |
| IX | 0,4 | 0,6 | 0,3 | 0,6 | 1,4 | 1,2 | 2,0 | 1,4 |
| X | 0,6 | 0,6 | 0,3 | 0,5 | 1,6 | 0,8 | 1,1 | 0,8 |
| XI | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,3 | 1,5 | 1,0 | 0,9 | 0,6 |
| XII | 1,1 | 1,6 | 1,5 | 1,3 | 0,9 | 0,9 | 0,8 | 1,2 |
| 1970 г. | | | | | | | | |
| I | 1,5 | 0,8 | 1,0 | 1,1 | 1,2 | 1,2 | 1,2 | 0,6 |
| II | 0,6 | 0,6 | 0,8 | 0,6 | 1,5 | 1,4 | 1,2 | 1,4 |
| III | 0,4 | 0,3 | 0,4 | 0,4 | 2,5 | 0,9 | 2,8 | 1,5 |
| IV | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 1,3 | 1,4 | 1,8 | 1,9 |
| V | 0,3 | 0,3 | 0,5 | 0,2 | 2,0 | 2,0 | 2,0 | 1,8 |

Примечание: Г — глюкоза, Ф — фруктоза.

копление фруктозы в январе, феврале и марте и повышенное содержание ее весной у нестойких видов совпадает с началом образования у растений бутонов и цветением, что свидетельствует о важной роли фруктозы в этом процессе.

Осенью 1968 г. в листьях барбариса обнаружено значительное количество рафинозы, что, по-видимому, связано с подготовкой растений к холодному периоду зимы, так как этот сахар играет определенную защитную роль при неблагоприятных погодных условиях и зимой присут-

ствует у всех видов если и не в больших количествах, то в виде следов. В теплую зиму 1969/70 г. по сравнению с зимним периодом 1968/69 г. рафинозы было значительно меньше, в отдельные месяцы она совсем не обнаружена или встречалась в виде следов.

Таким образом, в результате проведенных исследований можно сказать, что содержание растворимых углеводов в листьях вечнозеленых видов барбариса в известной степени может характеризовать их устойчивость к неблагоприятным условиям среды.

## ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Вечнозеленые древесные и кустарниковые растения отличаются от листопадных рядом специфических особенностей. Из них наиболее важной является сохранение на деревьях в течение всего года и даже нескольких лет листьев разного возраста. Зимой вечнозеленые растения подвергаются иссушающему действию ветров в большей степени, чем листопадные. Это нередко вызывает глубокие изменения в водном режиме, характере обмена веществ и приводит к гибели растений.

Изучение водного режима у растений в годичном цикле развития показало, что в начале лета (июнь) листья вечнозеленых видов барбариса, лавровишни и сортов маслины обладают повышенной оводненностью тканей. По мере их старения коллоидно-химические свойства протоплазмы изменяются, содержание воды снижается, достигая минимума зимой.

Интенсивность дыхания и содержание растворимых углеводов в известной мере способствуют более успешному перенесению неблагоприятных условий. Однако у разных видов вечнозеленых растений, имеющих сравнительно одинаковую степень морозостойкости, эти изменения не одинаковы. Так, морозостойкие виды барбариса по сравнению с неморозостойкими обладают пониженной активностью дыхания в зимний период, тогда как у маслины, наоборот, стойкие сорта отличаются от менее устойчивых повышенной интенсивностью дыхания. Различия в интенсивности дыхания у морозостойких растений наблюдали ранее З. В. Болховских (1955), Н. Н. Моисеев (1960), М. А. Соловьева (1966) и другие исследователи. Это, очевидно, связано с сортовыми особенностями растений в пределах вида, видовыми в пределах рода и так далее (Рубин, Ладыгина, 1966).

Морозостойкие виды вечнозеленого барбариса отличаются от неустойчивых повышенным содержанием сахаров в осенне-зимне-весенний период. В большинстве случаев морозостойкие виды сахарозы и мальтозы содержали больше, чем неморозостойкие. Последние характеризуются бо́льшим накоплением моносахаридов (фруктозы, глюкозы) по сравнению с морозостойкими, особенно в период бутонизации и цветения.

Таким образом, пути приспособления вечнозеленых лиственных древесных и кустарниковых растений к условиям произрастания весьма разнообразны. Те или иные физиологические особенности, отдельные стороны процесса обмена веществ, реакция на действие неблагоприятных факторов не могут быть одинаковыми у растений разных систематических групп, разного эколого-географического происхождения. Такой признак, как общая оводненность листьев, имеет значение для разных по степени морозоустойчивости видов лавровишни, но не является существенным для видов барбариса. Кроме того, для одних видов характерна повышенная реакция на изменение температурных условий (интенсивность дыхания у морозостойких сортов маслины), для других — пониженная (интенсивность дыхания у морозостойких видов барбариса). Поэтому при изучении вопросов устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды необходимо учитывать жизненные формы, специфику и особенности функциональной деятельности растительного организма.



Для каждой формы, сорта, видов и экологических групп растений характерны свои закономерности, присущие только данным объектам, и универсальных показателей косвенной оценки морозоустойчивости всех растений быть не может.

## ЛИТЕРАТУРА


Альтергот В. Ф., Хитрово Е. В., 1970. Дыхательный газообмен как показатель сезонной метаболической активности древесных растений в Западной Сибири. Физиология растений, т. 17, № 6.

Болховских З. В., 1955. Анатомо-физиологическое исследование некоторых декоративных растений в связи с их зимостойкостью. Экспериментальная ботаника, вып. 10.

Бояркин А. Н., 1955. Простой хроматографический и капельный метод определения сахаров на фильтровальной бумаге. Физиология растений, т. 2, вып. 3.

Вакулин А. А., Устенко Г. П., 1960. Некоторые данные по физиологии морозостойкости плодовых и лесных растений Сталинградской области. В кн.: «Физиология устойчивости растений». М.

Васильев И. М., 1956. Зимовка растений. Изд-во АН СССР, М.

Ворошильская Я. Ф., 1956. Дыхание и окислительно-восстановительные системы хвойных в связи с экологическими особенностями. Канд. диссерт., МГУ. М.

Гочолашвили М. М., 1961. Исследования по физиологии цитрусовых и тунга. Субтропические культуры, № 1—2.

Максимов Н. А., 1913. О вымерзании и холодостойкости растений. Экспериментальные и критические исследования. Изв. СПБ лесного ин-та, 25.

Моисеев Н. Н., 1960. Дыхание и морозостойкость косточковых плодовых пород. В кн.: «Физиология устойчивости растений». М.

Мочалова Т. И., 1959. Морозостойкость картофеля в зависимости от его биохимических и физиологических свойств. Вестник с.-х. науки, № 6, вып. 4.

Плохинский Н. А., 1967. Алгоритмы биометрии. Изд-во МГУ, М.

Погосян К. С., Склярова И. А., 1968. Влияние низких минусовых температур на интенсивность дыхания побегов винограда и на активность их окислительных ферментов. Биологич. ж. Армении, т. 21, № 7.

Рубин Б. А., Ладыгина М. Е., 1966. Энзимология и биология дыхания растений. Изд-во «Высшая школа», М.

Саакян Р. Г., 1953. О некоторых особенностях углеводного обмена виноградной лозы в связи со степенью морозостойкости. Изв. Арм. АН ССР, сер. биологич. и с.-х. наук, т. 6, № 7.

Сергеев Л. И., 1960. Особенности годичного цикла и зимостойкость деревьев и кустарников. В кн.: «Физиология устойчивости растений». М.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К., 1961. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа.

Соловьева М. А., 1966. Особенности зимнего дыхания у плодовых растений. В кн.: «Рост и устойчивость растений», вып. 2. Киев.

Таранова Е., 1960. Динамика запасных веществ и зимостойкость яблони. Изв. АН Латв. ССР, № 6 (155).

Туманов И. И., 1940. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. Сельхозгиз, М.

Филиппова Ю. Е., 1963. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений Кзыл-Орды. Автореф. диссерт. на соиск. уч. степени канд. наук. Уфа.

Хитрово Е. В., Куперман И. А., 1967. О зимнем дыхании местных и интродуцированных косточковых плодовых пород в условиях Сибири. В кн.: «Материалы к конференции молодых специалистов бот. садов СССР», М.—Донецк.

Христо А. А., 1962. Период покоя и зимостойкость яблони в условиях Новосибирской области. Автореф. диссерт. на соиск. уч. степени канд. наук. Томск.

Чрелашвили М. Н., 1962. Сезонные изменения фотосинтеза и дыхания у некоторых вечнозеленых растений. Тр. Тбилисск. бот. ин-та, т. 22.

Шатилов Ф. В., 1957. Обмен веществ и его значение в перезимовке древесных растений. Тр. Саратовского с.-х. ин-та, т. 10.

Akerman A., 1927. Studienüber den Kältetod und die Kälteresistenz der Pflanzen nebst Untersuchungen über die Winterfestigkeit des Weizens. Lund.

Brown W. R., 1926. Seasonal changes in the composition of winter wheat plants in relation to frost resistance. Journ. of Agr. Sci. 41.
Larcher, W. 1961. Jahresgang der Assimilations — und Respirationsvermögens von Olea europaea L. ssp. sativa Hoff. et Link, Quercus ilex L. und Quercus pubescens Willd. aus dem nördlichen Garda Seegebiet. Planta, 56.
Newton R., 1922. A comparative study of winter wheat varieties with especial reference to winter Killing. Journ. of Agr. Sci. 12.
Parker J., 1959. Seasonal changes in white pine leaves a comparison of cold resistance and free-sugar fluctuations. Bot. Gaz. 121.

## PHYSIOLOGO-BIOCHEMICAL SPECIAL FEATURES OF SOME EVERGREEN PLANT SPECIES IN CONNECTION WITH FROST-RESISTANCE

*E. N. DOMANSKAYA, L. S. SHUBINA, M. S. KOMARSKAYA*

SUMMARY

During 1966—1970, total water content, respiration intensity, and sugar content in leaves of evergreen trees and shrubs (berberis, laurel-cherry and olive) were studied in annual development cycle.

It was stated that such character as total leaf water content is important for laurel-cherry species differing by frost-hardiness degree, but this is not significant in characterizing hardiness of berberis species. Certain species are characterized by higher response to alteration of temperature conditions which shows itself in strengthening of respiration intensity (frost-hardy olive varieties), others are characterized by lower intensity than non-hardy ones). So, when one goes into the questions of plant tolerance to unfavourable environmental factors it would be necessary considarate life forms, specific features and peculiarities of plant organism functional activity. The frost — hardy berberis species are remarkable for higher sugar content as compared with non-frosthardy ones.

Using the method of complete correlation analysis, comparatively close positive dependence between olive leaf water content and air temperature has been stated, being closer in frost-hardy varieties than in less hardy ones; in berberis species the connection between sugar accumulation and air temperature was also ascertained. However, this connection intensity depends upon weather conditions in many respects. This connection is inverse-rectilinear in severer winter, whereas there is no such discrepancy in warm winter.

Every form, variety, species and ecological groups of plants are characterized by their objective laws inherent only in given objects and there can be no universal indices of indirect frost-hardiness evaluation for all plants

ТРУДЫ ГОСУДАРСТВЕННОГО НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

*Том LXIV* *1974*

# ТЕПЛОВОЙ РЕЖИМ И ВОДНЫЙ БАЛАНС ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ СКАЛЬНЫХ САДОВ ЗАСУШЛИВОГО ЮГА

*Т. В. ФАЛЬКОВА, кандидат биологических наук;*
*Г. Н. ШЕСТАЧЕНКО*

Скальные сады привлекают к себе все больший интерес как ценная форма декоративного садоводства. Однако перспективными они могут стать лишь при правильном подборе растений с достаточной степенью устойчивости к неблагоприятным факторам среды. В засушливых условиях водный баланс растений складывается очень напряженно. Поэтому изучение температурного и водного режима растений, дающее возможность раскрыть экологические особенности отдельных видов и на основе этого разработать соответствующую агротехнику, является важным условием интродукционного испытания. Тепловой режим и водный баланс растений, пригодных для скальных садов, изучены лишь частично у отдельных видов (Sapper, 1935; Lange, 1961; Lange u. Lange, 1963); ботанико-экологическое описание большинства видов растений в литературе также является далеко не полным, часто не указываются даже экологические ниши. В связи с этим нами предпринято исследование некоторых элементов температурного и водного режима листьев 26 видов интродуцированных растений, перспективных для скальных садов на Южном берегу Крыма. Работа выполнена в Государственном Никитском ботаническом саду в период с 1968 по 1972 г.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования служили низкорослые приземистые многолетники, полукустарники и кустарнички, отличающиеся друг от друга морфологически в разной степени выраженными ксероморфными признаками. Приводим список исследованных растений (табл. 1).

По своему географическому происхождению опытные растения в основном — пришельцы из Южной Европы, Малой Азии, Калифорнии, Монголии, т. е. из аридных и полуаридных районов. На родине они произрастают на скалах, известковых и меловых склонах гор, на каменистых сухих местах.

О водном режиме исследованных растений судили по величинам реального и сублетального водного дефицита, общей оводненности и водоудерживающей способности тканей листьев и облиственных побегов прироста текущего года.

Таблица 1

Список исследованных растений *

| Виды растений | Родина | Экологическая ниша |
|---|---|---|
| Aethionema pulchellum Boiss. et Huet. | Южн. Закавказье, Турция Армения и Курдистан | Сведений нет |
| Alyssum saxatile L. | Юго-восток Европейской части СССР, Ср. Европа, Балканы | На скалах |
| Aptenia condifolia (L. f.) Schwant. | Южн. Африка (Капская обл.) | Сведений нет |
| Aubrieta erubescens Griseb. | Греция | » |
| Garyopteris mongholica Bge. | Сев. Китай, Монголия | » |
| Ceratostigma plumbaginoides Bunge. | Сев. Китай | » |
| Dianthus plumarius L. | Зап. Европа (от Итальянских Альп до Татр) | На известняках |
| Dorycnium suffruticosum Vill. | Южн. Европа | Сведений нет |
| Duchesnea indica (Andr.) Focke. | Юго-вост. Азия, Зап. Европа, Сев. и Южн. Америка | Негустые леса, берега рек |
| Erigeron polymorphus Scop. | Кавказ: Предкавказье, Зап. Закавказье; Ср. Европа, Зап. Средиземноморье, Балканы, М. Азия | В горах на моренах и лужайках на высоте 2000—3000 м над ур. м. |
| Helianthemum apenninum (L.) Mill. | Зап. и юг Зап. Европы, М Азия | Каменисто-щебенистые склоны |
| Helianthemum nummularium (L.) Mill. | Средиземноморье и Ср. Европа | Каменистые склоны |
| Hypericum olympicum L. | Южн. Европа, М. Азия, Армения Малая | Сведений нет |
| Hyssopus officinalis L. | Юг. зап. Европы | Горы |
| Iberis sempervirens L. | Южн. Европа, М. Азия, о. Крит | Сухие склоны |
| Nierembergia frutescens Dur. | Чили | Сведений нет |
| Phlomis fruticosa L. | Южн. Европа | На сухих щебенистых местах |
| Phlox subulata L. f. rosea | США — к югу от Великих озер до Сев. Каролины | Песчаные холмы |
| Saponaria ocymoides L. | Высокогорья Зап. Европы, Сардиния, Корсика | Известняки |
| Satureja montana L. | Южн. Европа, Средиземноморье | Известняки карсты |
| Silene fruticosa L. | Южн. Европа | Сведений нет |
| Thymus pulegioides L. | Запад Европейской ч. СССР, Скандинавия, Атлантическая и Ср. Европа (до Карпат) | На лесных полянах и травянистых склонах |
| Veronica orientalis Mill. | Предкавказье, Вост. и Южн. Закавказье, М. Азия, Армения Малая, Иран | Сухие скалистые места |
| Veronica armena Boiss. | Вост. и Зап. Закавказье, Армения Малая | Каменистые склоны высокогорного пояса |
| Vinca minor L. | Запад и Юго-запад Европейской ч. СССР, Атлантическая Европа, Зап. Средиземноморье, Балканский п-ов, М. Азия | Тенистые леса |
| Vinca minor L. f. aureo — variegata Wegt. | — | — |

* При составлении списка использованы следующие литературные источники: Index Kewensis, part 1, 1893; Флора СССР, тт. VIII, XXI, XXV — 1939, 1954, 1959; Г. Якобсен (Jacobsen), Band 3, 1954, 1970; А. Редер (Rehder), 1956; О. М. Полетико и А. М. Мишенкова, 1967.



Оводненность листьев и облиственных побегов определяли ежемесячно общепринятым методом путем взвешивания проб до и после высушивания в термостате при температуре 100—105°. Листья и побеги, срезанные утром для анализа, тотчас же переносились в лабораторию в полиэтиленовых мешках. Содержание воды в пробах выражалось в процентах на абсолютно сухой вес.

Для определения реального водного дефицита листья и побеги срезали днем в 11—13 часов и также в полиэтиленовых пакетах сразу переносили в лабораторию, где проводилось их взвешивание и насыщение водой. Насыщение проб водой осуществлялось во влажных камерах в стаканчиках с небольшим количеством воды. Через 24—48 часов проводилось повторное взвешивание. Величина реального водного дефицита листьев рассчитывалась по формуле О. Штокера (Stocker, 1928).

Для более полной оценки водного баланса растений одной лишь величины реального водного дефицита их листьев недостаточно. Чтобы выяснить, препятствует ли реальный водный дефицит нормальной жизнедеятельности, необходимо знать величину сублетального водного дефицита (Бобровская, 1971). Реальный водный дефицит, близкий по величине к сублетальному, может свидетельствовать о затрудненном водоснабжении. Если водный дефицит далек от критического предела, можно предположить, что колебания водного баланса происходят в пределах нормы.

Сублетальный водный дефицит листьев оценивали методом, описанным И. Г. Завадской (1971). До начала опыта 80—100 облиственных побегов насыщались водой в течение 24—48 часов во влажной камере при комнатной температуре. После насыщения побеги раскладывались в лаборатории для завядания. Температура воздуха при этом колебалась в пределах 23—28°, относительная влажность его составляла 50—70%. По достижении определенной степени обезвоживания (25—30, 30—35, 35—40, 40—45, 45—50, 50—55, 55—60, 60—65, 65—70%) отдельные партии побегов (по 6—10) раскладывались на влажную фильтровальную бумагу в камерах из плексигласа для восстановления тургора. За величину сублетального принимался тот водный дефицит, который, по визуальным наблюдениям, повреждал не более 5% листовой поверхности (Höfler, Migsch, Rottenburg, 1941).

Критерием водоудерживающей способности тканей служило время завядания листьев от состояния полного насыщения до сублетального водного дефицита (Rychnowska, 1969).

Для оценки теплового режима растений определялись максимальная температура их надземных частей в природных условиях и протоплазматическая устойчивость листьев к нагреву.

Температура листьев и воздуха регистрировалась с помощью микроэлектротермометра в июле — августе с 11 до 15 часов в жаркие солнечные дни (Карманов, Рябова, 1968). Температура воздуха в тени измерялась вблизи тех же самых листовых пластинок.

Протоплазматическая теплоустойчивость листьев оценивалась методом О. Ланге (Lange, 1959). Для этого облиственные побеги прогревали 30 минут в водяном ультратермостате при температурах от 44 до 60° с интервалом в 1°. После прогрева побеги помещали во влажную камеру на рассеянном свету при комнатной температуре. В течение трех дней после теплового действия регистрировалась величина некротических пятен, которая выражалась в процентах к общей площади листа. Отмечалась максимальная температура, повреждавшая не более 5% листовой поверхности (витальная граница теплоустойчивости).

Пробы для анализов отбирались с 20—30 растений. Повторность определений 6—10-кратная (при определении температуры листьев — 15-кратная).

Полевая оценка засухоустойчивости. Повреждения интродуцированных растений в летний период оценивались полевым методом по пятибалльной шкале:

0 — нет повреждений;

1 — повреждение слабое, сказывающееся в потере тургора, скручивании листьев, пожелтении незначительного количества их в в нижней части побегов с восстановлением декоративности после полива;

2 — повреждение сильное: массовое усыхание листьев, гибель единичных однолетних побегов или их верхушек;

3 — повреждение очень сильное, сопровождающееся усыханием массы побегов;

4 — полное или почти полное усыхание надземных частей растений.

## РЕЗУЛЬТАТЫ НАБЛЮДЕНИЙ

### Визуальная оценка устойчивости интродуцированных растений к засухе в полевых условиях

В результате полевых наблюдений, проведенных над исследованными растениями на участках с разной степенью освещения и орошения, выявилась различная устойчивость отдельных видов растений к засухе, что позволило объединить их в определенные экологические группы.

1. Незасухоустойчивые растения (3—4 балла) — Erigeron polymorphus, Duchesnea indica, Aubrieta erubescens, Veronica armena, Vinca minor, Vinca minor f. aureo — variegata.

2. Среднезасухоустойчивые растения:

подгруппа А (2—3 балла) — Hypericum olympicum, Phlox subulata f. rosea, Silene fruticosa, Ceratostigma plumbaginoides, Thymus pulegioides; Veronica orientalis.

подгруппа Б (2—1 и 2 балла) — Helianthemum nummularium, Nierembergia frutescens, Helianthemum apenninum, Hyssopus officinalis, Alyssum saxatile, Caryopteris mongholica.

3. Засухоустойчивые растения (0—1 и 1 балл) — Dorycnium suffruticosum, Satureja montana, Phlomis fruticosa, Iberis sempervirens, Aethionema pulchellum.

Полевая оценка устойчивости интродуцированных растений к засухе приводится для сформировавшихся, но сравнительно молодых (трех — четырехлетних экземпляров), растущих на открытых местах при очень ограниченном поливе. С возрастом, как отмечено нами, устойчивость растений к засухе снижалась.

Молодые одно-трехлетние растения Helianthemum apenninum, Hypericum olympicum, Dorycnium suffruticosum, Nierembergia frutescens и некоторые другие почти не имеют повреждений, в то время как пятисемилетние в тех же условиях погибают в период засухи.

Итак, исследованные растения, пригодные для выращивания в скальном саду, являются в основном устойчивыми к атмосферной и относительно устойчивыми к почвенной засухе (третья и частично вторая группа) и могут расти без полива, но при орошении более декоративны. Растения из первой и частично из второй группы относительно устойчивы к атмосферной и недостаточно устойчивы к почвенной засухе. Эти



растения могут расти без полива лишь на свежих почвах и в полутени (в балках, расщелинах скал), а на открытых местах в жару нуждаются в орошении.

### Водный баланс интродуцированных растений

Оводненность листьев и облиственных побегов у большинства исследованных растений независимо от систематического положения, жизненной формы и экологической ниши уменьшалась с мая по октябрь — декабрь. У некоторых интродуцентов (Aubrieta erubescens, Duchesnea indica, Erigeron polymorphus) максимальное содержание воды в листьях отмечено в сентябре—ноябре, что объясняется энергичным отрастанием их в период осенних дождей. Особенно резкое снижение оводненности надземных частей растений наблюдалось с мая по август — сентябрь. С одной стороны, это вызвано возрастными изменениями клеток и листьев, с другой,— уменьшением влажности почвы и увеличением сухости воздуха. Как известно, молодые ткани по сравнению со старыми содержат больше воды на единицу сухого веса (Bakhuyzen Sande, 1937). Сухость воздуха на Южном берегу Крыма постепенно нарастает с мая по июль—август, затем к октябрю—ноябрю несколько уменьшается. Наиболее низкая относительная влажность воздуха (17%) отмечена в июле 1971 г.

Содержание воды в верхних горизонтах почвы (0—30 *см*), по измерениям 1970—1972 гг., уменьшалось с ноября по июль-август вследствие небольшого количества осадков и повышенной инсоляции в летний период. Наиболее высокое содержание воды (16—27% на абсолютно сухой вес) в верхнем слое почвы отмечено в ноябре, самое низкое (5—10%) — в августе 1971 г. Влажность почвы на глубине 30—50 *см* изменялась в несколько меньшей степени — от 18—19% в ноябре до 8,7% в августе. На глубине 80—100 *см* содержание воды в почве оставалось почти постоянным (на уровне 7—11%).

Особенно резкие колебания оводненности листьев в течение года и максимальное обезвоживание их наблюдалось у Erigeron polimorphus, Duchesnea indica, Aubrieta erubescens, отнесенных по полевой оценке к группе незасухоустойчивых растений. Так, например, у Aubrieta erubescens в апреле—мае содержание воды в листьях достигает 508% на сухой вес, а в июле падает до 152%. В жаркие летние месяцы у этих видов оводненность листьев снижается на 61—69% от максимального количества в них воды. Veronica armena и Vinca minor, также отнесенные нами к группе незасухоустойчивых интродуцентов, по сравнению с первыми упомянутыми видами обезвоживаются в меньшей степени, но все же несколько больше, чем растения из группы засухоустойчивых (табл. 2). В группах среднезасухоустойчивых и засухоустойчивых растений определенной зависимости между степенью засухоустойчивости и снижением оводненности листьев в летний период не обнаружено (см. табл. 2).

Реальный водный дефицит листьев и побегов исследованных растений изменялся в очень широких пределах — от 20 до 49% в группе засухоустойчивых, от 44 до 53% в группе незасухоустойчивых и от 27 до 59% у среднезасухоустойчивых интродуцентов (см. табл. 2). При этом существенной разницы по величине реального водного дефицита листьев между растениями различной степени засухоустойчивости не обнаружено. Правда, в среднем для засухоустойчивых растений характерны несколько более низкие величины дефицита насыщения листьев, но отличие их от растений других групп лежало в пределах

Таблица 2

**Реальный водный дефицит и снижение оводненности листьев в течение вегетационного периода (1971—1972 гг.)**

| Группы интродуцированных растений по степени засухоустойчивости | Макс. содержание воды в листьях, в % к сухому весу (апрель — май) | Мин. содержание воды в листьях, в % к сухому весу (июль — август) | Снижение оводненности листьев в течение вегетационного периода, в % к макс. содержанию воды | Макс. реальный водный дефицит листьев |
|---|---|---|---|---|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| **Незасухоустойчивые** | | | | |
| Erigeron polimorphus | 533 | 209 | 61 | 44 |
| Duchesnea indica | 371 | 121 | 67 | 45 |
| Aubrieta erubescens | 737 | 321 | 57 | 38 |
| Veronica armena | 311 | 131 | 58 | 53 |
| Vinca minor | 508 | 152 | 69 | 49 |
| Среднее арифм. по группе | 490±72 | 180±36 | 62±3 | 46±4 |
| **Среднезасухоустойчивые** | | | | |
| Phlox subulata f. rosea | 374 | 172 | 54 | 55 |
| Hypericum olimpicum | 301 | 148 | 51 | 23 |
| Silene fruticosa | 449 | 272 | 39 | 39 |
| Thymus pulegioides | 506 | 249 | 51 | 47 |
| Ceratostigma plumbaginoides | 275 | 173 | 37 | 27 |
| Veronica orientalis | 349 | 155 | 56 | 59 |
| Helianthemum nummularium | 379 | 186 | 51 | 50 |
| Nierembergia frutescens | 265 | 118 | 56 | 43 |
| Saponaria ocymoides | 495 | 257 | 48 | 29 |
| Helianthemum apenninum | 340 | 208 | 39 | 39 |
| Hypericum olympicum | 400 | 189 | 53 | 34 |
| Alyssum saxatile | 372 | 188 | 49 | 46 |
| Caryopteris mongholica | 358 | 172 | 52 | 42 |
| Среднее арифм. по группе | 370±20 | 190±9 | 49±2 | 42±7 |
| **Засухоустойчивые** | | | | |
| Dorycnium suffruticosum | 287 | 153 | 47 | 41 |
| Phlomis fruticosa | 245 | 119 | 51 | 37 |
| Dianthus plumarius | 369 | 211 | 43 | 49 |
| Iberis sempervirens | 402 | 223 | 45 | 20 |
| Aethionema pulchellum | 309 | 151 | 55 | 36 |
| Среднее арифм. по группе | 320±70 | 170±20 | 48±2 | 37±6 |

биологической разнокачественности. Отсутствие существенной разницы между испытанными многолетниками, полукустарниками и кустарничками по величине реального водного дефицита листьев и побегов еще раз указывает на то, что дефицит насыщения растений в естественных условиях не всегда отражает состояние их водного баланса. Для более полной оценки водного режима растений нужно знать величину суб-



летального водного дефицита и водоудерживающую способность их листьев и побегов.

Протоплазматическая устойчивость растений к обезвоживанию. Наиболее низкая величина сублетального водного дефицита (33%) и наименьшее время процесса завядания — от состояния полного насыщения до сублетального водного дефицита (3—5,5 часа) — отмечены у мезофитов Duchesnea indica, Erigeron polymorphus. Тем не менее, ни сублетальный водный дефицит, ни водоудерживающая способность листьев не могут служить надежными критериями засухоустойчивости растений, так как велик разброс их величин внутри групп. Действительно, из таблицы 3 видно, что величина суб-

Таблица 3

**Протоплазматическая устойчивость листьев и побегов интродуцированных растений к обезвоживанию (максимальная за летние периоды 1971 и 1972 гг.)**

| Группы интродуцированных растений по степени засухоустойчивости | Сублетальный водный дефицит, % | Разность между сублетальным и реальным водным дефицитом, % | Время завядания от состояния полного насыщения до сублетального водного дефицита, час. |
|---|---|---|---|
| 1 | 2 | 3 | 4 |
| **Незасухоустойчивые** | | | |
| Erigeron polymorphus | 33 | —11 | 5,5 |
| Duchesnea indica | 50 | 6 | 3 |
| Aubrieta erubescens | 49 | 11 | 9 |
| Veronica armena | 50 | —3 | 23 |
| Vinca minor | 50 | —2 | 44 |
| Vinca minor f. aureo — variegata | 40 | —10 | 36 |
| Среднее арифм. по группе | 45 ± 2 | —2 ± 4 | 20 ± 7 |
| **Среднезасухоустойчивые** | | | |
| Hypericum olympicum | 39 | 15 | 4 |
| Phlox subulata f. rosea | 54 | —1 | 27 |
| Silene fruticosa | 40 | 1 | 37 |
| Thymus pulegioides | 51 | 4 | 17 |
| Ceratostigma plumbaginoides | 49 | 22 | 10 |
| Veronica orientalis | 48 | 5 | 15 |
| Helianthemum nummularium | 53 | 3 | 13 |
| Nierembergia frutescens | 56 | 13 | 9 |
| Hypericum olympicum | 61 | 27 | 11 |
| Helianthemum apenntnum | 61 | 22 | 23 |
| Hyssopus officinalis | 57 | 4 | 25 |
| Alyssum saxatile | 54 | 8 | 18 |
| Caryopteriismongholica | 55 | 14 | 24 |
| Среднее арифм. по группе | 52 ± 2 | 10 ± 2 | 18 ± 3 |
| **Засухоустойчивые** | | | |
| Dorycnium suffruticosum | 67 | 26 | 23 |
| Satureja montana | 59 | 17 | 21 |
| Phlomis fruticosa | 61 | 24 | 40 |
| Iberis sempervirens | 41 | 21 | 47 |
| Aethionema pulchellum | 63 | 27 | 24 |
| Среднее арифм. по группе | 58 ± 5 | 23 ± 2 | 31 ± 5 |

9 Заказ 112

летального водного дефицита листьев колеблется от 33 до 50% в группе незасухоустойчивых, от 39 до 61% у среднезасухоустойчивых и от 41 до 67% у засухоустойчивых растений. Однако по средним арифметическим величинам сублетального водного дефицита листьев некоторое преимущество отмечено у среднезасухоустойчивых и засухоустойчивых растений (см. табл. 3).

Велико различие среди изученных видов растений также и по водоудерживающей способности листьев. Однако наибольшая средняя арифметическая величина времени завядания листьев и облиственных побегов до сублетального водного дефицита наблюдалась все же у засухоустойчивых интродуцентов.

Более четкое разделение растений по степени засухоустойчивости позволяет провести величина разности между сублетальным и максимальным реальным водным дефицитом листьев (см. табл. 3). Как правило, у незасухоустойчивых многолетников, полукустарников и кустарничков максимальный реальный водный дефицит листьев превышает сублетальный, что является причиной появления видимых повреждений надземной части растений (некротические пятна, частичное или полное подвядание). Напротив, у засухоустойчивых растений сублетальный водный дефицит на 10—27% превышает максимальный реальный, что позволяет культивировать эти виды на Южном берегу Крыма в условиях очень ограниченного полива.

## Тепловой режим интродуцированных растений

Температура листьев исследованных многолетников, полукустарников и кустарничков в большой степени зависела от биологических особенностей растений, микроклиматических условий их произрастания и от погоды. В пасмурные дни температура листьев почти не отличалась от температуры воздуха (табл. 4).

Таблица 4

**Температура листьев Aptenia cordifolia в дни с различными погодными условиями**

| Дата и погодные условия | Температура воздуха в тени, °С | Температура листьев | | Разность между температурой листьев и воздуха, °С |
|---|---|---|---|---|
| | | освещенных солнцем, °С | в тени, °С | |
| 28/VI 1972 г., переменная облачность | 24,2 | 27,2 | — | 3,0 |
| 5/VII 1972 г., пасмурно | 22,6 | 22,3 | 22,3 | —0,3 |
| 12/VII 1972 г., солнечно | 24,5 | 26,9 | 24,4 | 2,5 |
| 24/VII 1972 г., солнечно | 31,8 | 41,1 | — | 9,3 |
| 21/VIII 1972 г., солнечно | 31,7 | 39,8 | — | 8,1 |

В дни с переменной облачностью температура листьев некоторых видов растений, например Aptenia cordifolia, несколько превышала температуру воздуха (см. табл. 4). В ясные солнечные дни у растений всех изученных нами видов отмечался перегрев листьев в дневные часы. Наиболее значительным он был у экземпляров, растущих на пологих открытых склонах с ограниченным поливом (табл. 5).

Как видно из приведенной таблицы, максимальная температура листьев, освещенных солнцем, у исследованных растений была выше 33—35°, а у Vinca minor, Saponaria ocymoides, Phlox subulata f. rosea — выше 40°. Такой напряженный тепловой режим листьев растений, обитающих среди камней на пологих открытых склонах, несомненно, должен определять подбор интродуцентов с достаточно высокой степенью устойчивости к экстремальным температурам.



Регулярный полив некоторых растений, например Saponaria ocymoides, Hypericum olympicum может несколько снизить перегрев листьев (см. табл. 5). Этот эффект, однако, наблюдался не у всех видов.

Таблица 5

**Максимальная температура листьев исследованных растений, культивируемых в различных экологических условиях (июль — август 1971 и 1972 гг.)**

| Виды растений | Температура, °С | | Виды растений | Температура, °С | |
|---|---|---|---|---|---|
| | листьев | воздуха | | листьев | воздуха |
| **Пологий склон с очень ограниченным поливом** | | | Caryopteris mongholica | 35,7 | 32,7 |
| Vinca minor f. aureo — variegata | 45,2 | 35,6 | Aethionema pulchellum | 35,5 | 33,5 |
| Vinca minor | 44,0 | 35,1 | Phlomis fruticosa | 35,5 | 31,8 |
| Veronica orientalis | 41,0 | 35,0 | Hyssopus officinalis | 34,7 | 25,6 |
| Saponaria ocymoides | 40,2 | 33,6 | Iberis sempervirens | 33,6 | 33,1 |
| Phlox subulata f. rosea | 40,2 | 35,0 | lianthemum apenninum | 33,3 | 31,7 |
| Ceratostigma plumbaginoides | 39,4 | 37,0 | **Пологий склон с затенением в утренние и вечерние часы и регулярным поливом** | | |
| Thymus pulegioides | 37,6 | 27,1 | Phlox subulata f. rosea | 42,2 | 34,4 |
| Helianthemum nummularium | 37,6 | 33,4 | Aubrieta erubescens | 39,8 | 36,7 |
| Dorcnium suffruticosum | 37,5 | 34,7 | Veronica armena | 38,3 | 35,1 |
| Alyssum saxatile | 36,9 | 32,8 | Alyssum saxatile | 38,0 | 33,6 |
| Satureja montana | 36,4 | 32,2 | Saponaria ocymoides | 35,5 | 31,6 |
| Hypericum olympicum | 36,2 | 33,0 | Hypericum olympicum | 35,5 | 33,8 |

Величина протоплазматической теплоустойчивости исследованных растений колебалась весьма сильно и вряд ли может служить одним из надежных критериев засухоустойчивости растений. Тем не менее, средние по группам значения устойчивости протоплазмы к интенсивному нагреву оказались наиболее высокими у среднезасухоустойчивых и засухоустойчивых многолетников, полукустарников и кустарничков (табл. 6). Так, витальная граница протоплазматической теплоустойчивости листьев незасухоустойчивых Erigeron polumorphus, Aubrieta erubescens, Veronica armena, Vinca minor f. aureo-variegata, Vinca minor в летнее время лежит в пределах 45—52°, у среднезасухоустойчивых растений — от 44 до 53°, у засухоустойчивых — от 50 до 55°. Средние величины ее по группам оказались равными соответственно 47°, 49° и 53°.

Более наглядные различия между растениями выявляются при сравнении величины теплоустойчивости и максимальной температуры листьев в летний период. Наиболее значительная разница между этими величинами у засухоустойчивых растений — Aethionema pulchellum, Iberis sempervirens, Phlomis fruticosa (см. табл. 6).

Растения, различающиеся по степени засухоустойчивости, по-разному реагируют на осеннее похолодание и осадки. У незасухоустойчи-

Таблица 6

**Протоплазматическая устойчивость облиственных побегов исследованных растений к 30-минутному нагреву (1971 — 1972 гг.)**

| Группы растений по степени засухоустойчивости | Витальная граница протоплазматической теплоустойчивости листьев, °С | | $T_1 - T_2$, °С | Разность между витальной границей теплоустойчивости и макс. температурой листьев летом, °С |
|---|---|---|---|---|
| | летом $T_1$ | осенью $T_2$ | | |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| **Незасухоустойчивые** | | | | |
| Erygeron polymorphus | 44 | 44 | 0 | 11 |
| Aubrieta erubescens | 45 | 48 | —3 | 5 |
| Veronica armena | 46 | 44 | 2 | 8 |
| Vinca minor f. aureo — variegata | 47 | 53 | —6 | 2 |
| Vinca minor | 52 | 54 | —2 | 8 |
| Среднее арифм. по группе | 47±1 | 49±2 | —2±1 | 7±2 |
| **Среднезасухоустойчивые** | | | | |
| Hypericum olympicum | 44 | 46 | —2 | 8 |
| Phlox subulata f. rosea | 52 | 52 | 0 | 10 |
| Silene fruticosa | 50 | 48 | 2 | 8 |
| Thymus pulegioides | 52 | 51 | 1 | 14 |
| Ceratostigma plumbaginoides | 50 | — | — | 11 |
| Veronica orientalis | 46 | 48 | —2 | 5 |
| Helianthemum nummularium | 46 | 46 | 0 | 8 |
| Nierembergia frutescens | 49 | 52 | —3 | 14 |
| Hypericum olympicum | 46 | 48 | —2 | 10 |
| Helianthemum apenninum | 46 | 46 | 0 | 13 |
| Hyssopus officinalis | 50 | 52 | —2 | 15 |
| Alyssum saxatile | 50 | 49 | 1 | 12 |
| Caryopteris mongholica | 50 | 50 | 0 | 14 |
| Среднее арифм. по группе | 48±1 | 49±1 | 0,5±0,5 | 11±2 |
| **Засухоустойчивые** | | | | |
| Dorycnium suffruticosum | 52 | 51 | 1 | 15 |
| Satureja montana | 52 | 47 | 5 | 16 |
| Phlomis fruticosa | 52 | 49 | 3 | 17 |
| Iberis sempervirens | 53 | 51 | 2 | 19 |
| Aethionema pulchellum | 54 | 51 | 3 | 19 |
| Среднее арифм. по группе | 53±04 | 50±1 | 3±1 | 17±1 |

вых многолетников, полукустарников и кустарничков, как правило, теплоустойчивость в осенний период не изменяется или повышается (см. табл. 6), так что устойчивость к нагреву летом у них может быть даже ниже, чем осенью. Засухоустойчивые растения, напротив, отличаются более высокой теплоустойчивостью в жаркое летнее время.



## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Из описания температурного и водного режима исследованных многолетников, полукустарников и кустарничков следует, что ни один из изученных параметров в непреобразованном виде не позволяет с достаточно высокой степенью вероятности судить о засухоустойчивости растений. Для растительного организма существенна не величина сублетального водного дефицита, а превышение ее над величиной максимального реального дефицита насыщения (Бобровская, 1971). Действительно, по разности между сублетальным и реальным водным дефицитом получена более четкая картина. Если у незасухоустойчивых растений эта разность может быть отрицательной (до —11%) и не превышает +11%, то у засухоустойчивых она не ниже +11% и может достигать +27%.

Аналогичен результат сравнения различных видов растений и по их протоплазматической теплоустойчивости. Для растений важен не только и, может быть, не столько высокий температурный порог жизнедеятельности, сколько разность между величиной протоплазматической теплоустойчивости и максимальной температурой листьев. Чем выше эта разница, тем лучшими будут температурные условия протекания физиолого-биохимических процессов.

Кроме того, выявилась связь степени засухоустойчивости растений с разностью между величинами протоплазматической теплоустойчивости летом и осенью. У незасухоустойчивых интродуцентов теплоустойчивость в ряде случаев повышается в период осеннего похолодания и во время осадков. Напротив, засухоустойчивые растения протоплазматическую устойчивость к нагреву повышают в засушливый период. Сходный результат получен И. Г. Завадской и Е. И. Денько (1966), установившими, что мезофиты при частичном обезвоживании либо не изменяют, либо даже снижают устойчивость к нагреву. В то же время ксерофиты при обезвоживании, как правило, повышают теплоустойчивость клеток.

Проведенные наблюдения и анализ полученных данных позволяют сделать вывод о том, что при выращивании исследованных интродуцированных растений в каменистых садах на Южном берегу Крыма ограничивающими факторами являются недостаточное водоснабжение и перегрев их надземной части. В связи с этим при отборе растений для скальных садов в субаридных условиях следует учитывать их протоплазматическую устойчивость к высоким температурам и обезвоживанию, а также температурный режим и водный баланс надземной части.

## ЛИТЕРАТУРА

Бобровская Н. И., 1971. О водном балансе древесных и кустарниковых видов песчаной пустыни Кара-Кумы. Бот. ж., т. 56, № 3.

Завадская И. Г., 1971. О повышении устойчивости клеток злаков к повторному обезвоживанию. Бот. ж., т. 56, № 1.

Завадская И. Г., Денько Е. И., 1966. Влияние обезвоживания на теплоустойчивость растительных клеток. Бот. ж., т. 51, № 5.

Карманов В. Г., Рябова Е. П., 1968. Прибор для измерения температуры растений. Бюл. научно-техн. информации по агрономической физике, 12.

Полетико О. М., Мишенкова А. П., 1967. Декоративные травянистые растения открытого грунта. Справочник по номенклатуре родов и видов. Изд-во «Наука», Л.

Флора СССР, тт. VIII, XXI, 1939, 1954. М.

Bailey L. H., 1938. Manual of cultivated plants. London.
Bakhuyzen Sande. 1937. Wheat grown under constant conditions. Stanford University, California (цит. по Д. А. Сабинину, 1955).
Höfler K. H., H. Migsch, W. Rottenburg, 1941. Über die Austrocknungsresistenz Landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Forschungsdienst, 12.
Index Kewensis, part I, 1893. Oxford.
Jacobsen H., 1954. Handbuch der Sukkulenten Pflanzen. Band III: Mesembryanthemaceae. Jena, Veb. Gustav Fischer Verlag.
Jacobsen H., 1970. Das Sukkulenten lexikon. Jena, Veb. Gustav Fischer Verlag.
Lange O. L., 1959. Untersuchungen über Warmehaushalt und Hitzeresistenz mauretanischer Wusten- und Savannen pflanzen. Flora, 1947, 4.
Lange O. L., 1961. Hitzeresistenz einheimischer immer- und wintergrüner Pflanzen, 56, 6.
Lange O. L., R. Lange, 1963. Untersuchungen über Blattemperaturen, Transpiration und Hitzeresistenz an Pflanzen mediterraner Standorte (Costa brava, Spanien). Flora, 1953, 3.
Rehder A., 1956. Manual of cultivated trees and shrubs. New-York.
Rychnovská-Soudková Milena, 1966. Wasserhaushalt einiger Stipa — Arten am naturlichen Standort. Praha, Academia.
Sapper I., 1935. Versuche zur Hitzeresistenz der Pflanzen. Planta, 23, 4.
Stocker O., 1928. Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten und Salzpflanzen. Bot. Abhandl., 13, Jena.

## HEAT REGIME AND WATER BALANCE IN INTRODUCED PLANTS FOR ROCK GARDENS IN SOUTH ARID DISTRICTS

*T. V. FALKOVA, G. N. SHESTACHENKO*

### SUMMARY

The drought-resistance field evaluation is given and heat regime and water balance of leaves and frondose shoots have been studied in 26 species of introduced plants suitable for rock gardens on Southern Coast of the Crimea. It was revealed that insufficient water supply and foliage overheating are the factors restricting cultivation of tested perennials, subshrubs and dwarf shrubs on the Crimean coast. The most reliable drought-resistance criteria for the studied plant species may be as follows: exceeding of sublethal water deficiency over maximum real one and difference between protoplasmatic heat-resistance value and maximum leaf temperature in summer period.



УДК 581.1.02 : 634.2

**Взаимосвязь физиологических процессов и сопряженность их с внешней средой у растений с различной степенью зимостойкости.** Яблонский Е. А. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1974, том 64, стр. 5—16.

Используя корреляционный, регрессионный и дисперсионный анализы экспериментальных данных, изучали взаимосвязь физиологических процессов и сопряженность их с температурой и влажностью среды у зимостойких и менее устойчивых сортов косточковых плодовых культур в условиях Южного берега Крыма. Установлено, что первые отличаются тесной корреляцией темпов роста генеративных почек с коллоидно-химическими свойствами и проницаемостью тканей, с активностью полифенолоксидазы и пероксидазы, а также динамики сахаров с содержанием белкового азота. Для незимостойких сортов характерна бо́льшая сила влияния факторов среды на величину отношения белкового азота к небелковому. Смена теплых и холодных зим вызывает изменения величины коррелятивных связей, различную степень их нарушения. На примере корреляций динамики сахаров в однолетних побегах абрикоса с температурой показана возможность применения соответствующих показателей связи в качестве критерия при оценке сортов на зимостойкость.
Таблиц 9, библиография 26 названий.

УДК 632.111 : 547.917 : 634.25

**Динамика накопления и взаимопревращений углеводов в генеративных почках и однолетних побегах персика.** Елманова Т. С. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1974, том 64, стр. 17—28.

В течение осенне-зимнего и весеннего периодов у 10 сортов персика различного эколого-географического происхождения изучалась динамика превращения углеводов в вегетативных и генеративных органах. В результате исследования установлено, что сезонная направленность углеводного обмена в этих органах независимо от сорта и его эколого-географического происхождения подчинена закономерным изменениям, связанным с различной функцией этих органов. В однолетних побегах от осени к зиме падает содержание крахмала на фоне возрастания концентрации сахаров; весной наблюдается обратная картина. Накопление этих форм углеводов обнаруживает четкую коррелятивную зависимость от температуры воздуха.
В генеративных почках динамика содержания углеводов тесно связана с их морфогенезом. Максимумы крахмала в почках отмечаются в фазах «материнские клетки микроспор — мейоз» и «двуклеточная пыльца»; содержание сахаров увеличивается на протяжении всего периода развития. Выявлено, что сорта северокитайской группы в зимнее время характеризуются более тесной зависимостью содержания углеводов от температуры воздуха, повышенным содержанием сахаров в побегах и малым содержанием крахмала в почках по сравнению с сортами иранской группы
Таблиц 2, библиография 36 названий.

УДК 581.135.5 : 642.2

**Взаимосвязь азотно-фосфорного обмена у различных по зимостойкости сортов персика и сливы.** Литвинова О. Н., Паламарчук Л. Р. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1974, т. 64, стр. 29—34.

Проведено сравнительное изучение азотно-фосфорного обмена в генеративных почках различных по зимостойкости сортов персика и сливы. Установлено, что в период формирования генеративной сферы в почках возрастает содержание белкового азота, кислоторастворимой фракции фосфора, нуклеиновых кислот, липидов и небелкового азота. Зимостойкие сорта персика и сливы зимой отличаются от незимостойких повышенным количеством белка, менее интенсивным накоплением кислоторастворимых соединений фосфора и более высокой связью соотношения отдельных фракций азота и фосфора с температурой воздуха.

Таблиц 5, библиография 13 названий.

УДК 581.13 : 634.25

**Углеводный обмен листьев персика при разных условиях водоснабжения.** Григоренко Н. В., Лищук А. И., Шубина Л. С. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1974, том 64, стр. 35—42.

Изучено изменение фракционного состава сахаров в листьях сортов персика, относящихся к различным эколого-географическим группам, при разном водоснабжении в степной и южнобережной зонах Крыма. Исследования показали, что независимо от условий произрастания содержание растворимых углеводов снижается к середине вегетационного периода (в основном за счет глюкозы) и повышается к концу его. В условиях глубокой почвенной засухи снижается количество глюкозы, возрастает содержание фруктозы, появляется рафиноза. У большинства сортов содержание сахарозы подвержено незначительным изменениям. Установлено, что незасухоустойчивые сорта раньше и более резко реагируют на изменение количества растворимых углеводов под влиянием отрицательных факторов среды. Наиболее благоприятное влияние на углеводный обмен персика оказали подвои персик, миндаль-персик и абрикос.

Таблиц 4, библиография 25 названий.

УДК 581.11 : 634.64 : 632111

**К вопросу о водном режиме граната в связи с зимостойкостью.** Кучерова Т. П. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1974, том 64, стр. 43—50.

Изучена динамика оводненности трех типов побегов граната в годичном цикле развития. Установлено, что максимальное содержание воды побеги имеют в начале вегетации, к осени наблюдается снижение ее количества. Минимум в содержании воды отмечен в зимние месяцы, в период устойчивого похолодания.

Побеги зимостойкого сорта Борис отличаются более низким уровнем оводненности в январе и феврале по сравнению с менее устойчивым сортом Гюлоша Розовая. Отмечена взаимосвязь между зимостойкостью и степенью оводненности у побегов третьего типа.

Выявлено, что проницаемость тканей для воды у побегов граната в течение года также изменяется. С максимальной скоростью процессы поглощения и отдачи воды тканями побегов идут в начале вегетации, к осени скорость их снижается, весной возрастая вновь. Побеги первого и второго типов зимостойкого сорта характеризуются большей способностью к отдаче воды относительно скорости ее поглощения по сравнению с менее устойчивым.

Рисунок 1, таблиц 3, библиография 17 названий.



УДК 547.917 : 634.64 : 632.111

**Особенности углеводного обмена у различных по зимостойкости сортов граната.** Кучерова Т. П., Литвинова О. Н. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1974, т. 64, стр. 51—57.

Изучены особенности углеводного обмена у двух сортов граната, различающихся по степени зимостойкости. Исследовались три типа побегов: первый и второй типы — однолетние, третий — двухлетние. Установлено, что однолетние и двухлетние побеги содержат глюкозу, фруктозу, сахарозу, рафинозу и стахиозу. Количество их меняется в течение годичного цикла развития. Максимальное содержание отмечено в декабре-феврале. Побеги зимостойкого сорта отличаются от менее устойчивого повышенным содержанием сахаров, более ранним появлением олигосахаридов и более полным гидролизом крахмала.

Динамика накопления крахмала в побегах граната характеризуется двумя максимумами (осенним и весенним) и двумя минимумами (летним и зимним). Обнаружена тесная связь между накоплением углеводов и температурой, более тесная у побегов зимостойкого сорта.

Рисунок 1, таблиц 6, библиография 19 названий.

УДК : 632.111 : 577.158 : 634.25

**Деятельность кислой фосфатазы и β-фруктофуранозидазы в тканях плодовых деревьев в период зимовки.** Яблонский Е. А., Елманова Т. С. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1974, т. 64, стр. 59—67.

В осенне-зимне-весенний период развития генеративных почек различных по зимостойкости сортов персика, миндаля и абрикоса изучалось действие ферментов углеводного комплекса. Обнаружено, что в генеративных почках активность кислой фосфатазы и β-фруктофуранозидазы тесно связана с их морфогенезом и возрастает от осени к весне. Почки менее зимостойких сортов, у которых процессы морфогенеза проходят быстрее, характеризуются более высокой активностью этих ферментов по сравнению с зимостойкими. В побегах фосфатаза обнаруживает различную активность в зависимости от биологических особенностей сорта и метеорологических условий года. Выявлено, что минерализация фосфора под действием фермента в побегах миндаля ослабевает в наиболее холодный период года, причем у зимостойкого сорта подавление этого процесса выражено сильнее. Максимум активности β-фруктофуранозидазы в побегах изучаемых сортов всех пород отмечается зимой и он выше у зимостойких сортов.

Рисунков 2, таблиц 5, библиография 27 названий.

УДК 634.21 : 631.519 : 58.036

**Влияние температурного фактора на зимне-весеннее развитие абрикоса.** Шолохов А. М., Важов В. И. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1974, том 64, стр. 69—78.

Рассматривается экспериментальный и вариационно-статистический методы определения влияния температуры на развитие цветковых почек абрикоса. Исследования проводились в Никитском ботаническом саду на двух сортах: Зард и Нью-Кестль, различающихся по темпам морфогенеза и времени цветения. Путем создания различных температурных условий в политермостатных камерах, куда помещались кадочные растения изучаемых сортов, а также в результате наблюдений в природных условиях установлены пределы и оптимальные температуры для отдельных фаз морфогенеза.

Полученные данные позволяют определять ритм развития цветковых почек и соответствие последнего экологическим условиям произрастания. Знание этих показателей необходимо для более правильного размещения сортов в конкретных климатических районах.

Таблиц 3, библиография 21 название.

УДК 581.1 : 634.2

**Засухоустойчивость черешни на различных подвоях.** Еремеев Г. Н., Лищук А. И. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1974, том. 64, стр. 79—87.

Проведена визуальная оценка повреждений засухой и высокими температурами привитых на черешне, антипке и вишне 144 сортов черешни в степной и 129 сортов в южнобережной зонах Крыма. Дана физиологическая характеристика по показателям водного режима и изменения проницаемости протоплазмы 6 сортов черешни на подвоях черешня и антипка в связи с их засухо- и жаростойкостью. Согласно визуальной оценке повреждений сортов черешни оказалось, что в наибольшей степени пострадали сорта, привитые на антипке. Выявлены засухоустойчивые сорта на соответствующем подвое.

Таблиц 7, библиография 14 названий.

УДК 581.1.036/037 : 581.12/13

**Биоэлектрическая активность как критерий оценки теплового повреждения растительных объектов.** Стадник С. А., Фалькова Т. В., Черняк В. В. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1974, том 64, стр. 89—98.

На листьях жимолости японской было проведено сравнение биоэлектрической активности с общепринятыми критериями теплового повреждения растительных клеток и тканей: движением протоплазмы, выходом электролитов, плазмолизом и прижизненным окрашиванием клеток. Установлено, что подавление биоэлектрической активности может служить одним из наиболее ранних признаков повреждения тканей после температурного воздействия. По сдвигу зоны обратимого подавления биоэлектрической активности тканей представляется возможным судить об изменениях протоплазматической теплоустойчивости растительных объектов. Достоинством метода регистрации биопотенциалов является то, что он позволяет упростить, ускорить и автоматизировать исследование репараторных процессов в растительных тканях.

Рисунков 2, таблица 1, библиография 17 названий.

УДК 581.1.036/037 : 581.12/13

**Влияние температуры на биоэлектрическую активность и физиологические процессы у растений в зимний период.** Стадник С. А., Фалькова Т. В., Яблонский Е. А., Черняк В. В. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1974, том 64, стр. 99—105.

Исследованы биоэлектрическая активность и физиолого-биохимические параметры плодоносных побегов сливы и листьев вечнозеленых кустарников — волчеягодника лавролистного и жимолости японской в зимний период 1971/72 г. в эксперименте и в естественных условиях. Установлено, что при температурах ниже 0° дыхание побегов сливы и биоэлектрическая активность всех исследованных объектов подавляются. Содержание сахаров в побегах сливы и первичная теплоустойчивость клеток листьев волчеягодника и жимолости в этих же условиях повышаются. С наступлением оттепели биоэлектрические ответы и дыхание побегов сливы усиливаются, а содержание в них сахаров уменьшается. Взаимосвязь между биоэлектрической активностью листьев и первичной теплоустойчивостью клеток волчеягодника и жимолости в диапазоне температур от —14° до 16° незначительна.

Рисунков 2, таблиц 5, библиография 7 названий.



УДК 581.1 : 635.977.7 : 632.111.5

**Физиолого-биохимические особенности некоторых видов вечнозеленых растений в связи с морозоустойчивостью.** Доманская Э. Н., Шубина Л. С., Комарская М. С. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1974, том 64, стр. 107—118.

В течение 1966—1970 гг. исследовались общее содержание воды, интенсивность дыхания и содержание сахаров в листьях вечнозеленых древесных и кустарниковых растений (барбарис, лавровишня и маслина) в годичном цикле развития.

Установлено, что такой признак, как общая оводненность листьев имеет значение для разных по степени морозоустойчивости видов лавровишни, но не играет большой роли в характеристике устойчивости видов барбариса. Для одних видов характерна повышенная реакция на изменение температурных условий, проявляющаяся в усилении интенсивности дыхания (морозостойкие сорта маслины), для других — пониженная (интенсивность дыхания у стойких видов барбариса ниже, чем у нестойких). Поэтому при изучении вопросов устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды необходимо учитывать жизненные формы, специфику и особенности функциональной деятельности растительного организма. Для морозостойких видов барбариса характерно повышенное содержание сахаров по сравнению с неморозостойкими.

Методом полного корреляционного анализа установлена сравнительно тесная положительная зависимость между оводненностью листьев маслины и температурой воздуха, у морозостойких сортов эта связь более тесная, чем у менее устойчивых; у видов барбариса также установлена связь между накоплением сахаров и температурой воздуха. Однако сила связи во многом зависит от условий погоды. В более суровую зиму эта связь обратнопрямолинейна, тогда как в теплую подобного соответствия нет.

Для каждой формы, сорта, видов и экологических групп растений характерны свои закономерности, присущие только данным объектам, и универсальных показателей косвенной оценки морозоустойчивости всех растений быть не может.

Таблиц 6, библиография 30 названий.

УДК 581.1.032/036 : 635.967.2

**Тепловой режим и водный баланс интродуцированных растений для скальных садов засушливого юга.** Фалькова Т. В., Шестаченко Г. Н. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 1974, том 64, стр. 119—130.

Дана полевая оценка засухоустойчивости и изучены тепловой режим и водный баланс листьев и облиственных побегов 26 видов интродуцированных растений, пригодных для скальных садов на Южном берегу Крыма. Выяснено, что факторами, ограничивающими выращивание испытанных многолетников, полукустарников и кустарничков на Крымском побережье, являются недостаточное водоснабжение и перегрев листьев. Наиболее надежными критериями засухоустойчивости изученных видов растений могут быть: превышение сублетального водного дефицита над максимальным реальным и разность между величиной протоплазматической теплоустойчивости и максимальной температурой листьев в летний период.

Таблиц 6, библиография 18 названий.

## СОДЕРЖАНИЕ



## CONTENTS

ПЕЧАТАЕТСЯ ПО ПОСТАНОВЛЕНИЮ РЕДАКЦИОННО-ИЗДАТЕЛЬСКОГО СОВЕТА ГОСУДАРСТВЕННОГО НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

ФИЗИОЛОГИЯ УСТОЙЧИВОСТИ
ДЕКОРАТИВНЫХ И ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ

Редакторы *С. Н. Солодовникова* и *К. П. Мелешко*
Корректор *В. И. Савченко*
Технический редактор *Н. Д. Крупская*

Сдано в производство 25.IV 1974 г. Подписано к печати 18.X 1974 г. БЯ 04840.
Формат бумаги 70×108 1/16. Бумага типографская № 3. Объем 8,75 п. л., 10,45 уч.-изд. л., Тираж 600 экз. Заказ № 4—1935. Цена 76 коп.
Типография издательства «Таврида», Симферополь, проспект им. Кирова 32/1.